



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL ALTIPLANO

ESCUELA DE POSGRADO

**DOCTORADO EN CIENCIA TECNOLOGÍA Y MEDIO
AMBIENTE**



TESIS

**PRODUCTIVIDAD PRIMARIA, DESARROLLO FENOLÓGICO Y VALOR
NUTRICIONAL DE LA TOTORA *Schoenoplectus tatora* (Kunth) Palla EN
HÁBITATS PERTURBADOS POR QUEMA – LAGO TITICACA**

PRESENTADA POR:

ALFREDO LUDWIG LOZA DEL CARPIO

PARA OPTAR EL GRADO ACADÉMICO DE:

DOCTORIS SCIENTIAE EN CIENCIA, TECNOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

PUNO, PERÚ

2020



DEDICATORIA

A mis padres: ALFREDO Y MAGDA.



AGRADECIMIENTOS

A Dios por su benevolencia de entregarnos tanta riqueza natural que asegura nuestra existencia.

A Ximena, Danilo, Piero y Ariadna, por inspirarme y motivarme en mi lucha por ser un mejor humano.

A Yesika, por darle esplendor y grandeza a mi vida.

A Cristian Casas y Kevin Gonzáles, quienes apoyaron con denuedo en los muestreos de campo.

A la Reserva Nacional del Titicaca y su personal por colaborar desprendidamente con información que enriqueció la tesis.

A los pobladores aledaños al Titicaca, de quienes por años recogí sus conocimientos sobre la biodiversidad lacustre.



ÍNDICE GENERAL

	Pág.
DEDICATORIA	i
AGRADECIMIENTOS	ii
ÍNDICE GENERAL	iii
ÍNDICE DE TABLAS	vi
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
ÍNDICE DE ANEXOS	x
RESUMEN	xi
ABSTRACT	xii
INTRODUCCIÓN	1

CAPÍTULO I REVISIÓN DE LITERATURA

1.1. Marco teórico	3
1.1.1 Caracterización bioecológica de la totora y totorales del lago Titicaca	3
1.1.2. Productividad primaria y ecosistemas de humedales	20
1.1.3. Ecología del fuego	21
1.1.4. Efectos de la quema en la vegetación	30
1.1.5. Efectos de la quema en las características químicas y bromatológicas	32
1.1.6. Efectos de la quema en las condiciones del agua en humedales	33
1.2. Antecedentes	35
1.2.1. Estudios sobre productividad primaria en humedales	35
1.2.2. Antecedentes sobre el efecto del fuego en humedales	40
1.2.3. Antecedentes de efectos de la quema en hábitats terrestres	43

CAPÍTULO II PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

2.1. Identificación del problema	45
2.2. Enunciados del problema	46
2.3. Justificación	47
2.4. Objetivos	48
2.4.1. Objetivo general	48
2.4.2. Objetivos específicos	48
2.5. Hipótesis	48
2.5.1. Hipótesis general	48

2.5.2. Hipótesis específicas	48
------------------------------	----

CAPÍTULO III

MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Lugar de estudio	49
3.2. Población	57
3.3. Muestra	57
3.4. Método de investigación	58
3.5. Descripción detallada de métodos por objetivos específicos	59
3.4.1. Determinación de los efectos de la quema de totorales en la biomasa y productividad primaria neta	59
3.4.2. Determinación de los efectos de la quema del totoral en el desarrollo fenológico	61
3.4.3. Determinación del contenido nutricional de la totora bajo diferentes condiciones de quema	64
3.4.4. Otras variables a evaluadas	65

CAPÍTULO IV

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Efectos de la quema del totoral en la biomasa y productividad primaria neta	66
4.1.1. Efectos de la perturbación por quema en la biomasa verde de tallos aéreos	66
4.1.2. Variaciones mensuales en la biomasa verde y relación con la profundidad	72
4.1.3. Efecto de la quema en la biomasa de tallos secos	77
4.1.4. Efecto en producción de biomasa en materia seca según condiciones	82
4.1.5. Efecto en la productividad primaria neta aérea (PPNA)	89
4.2. Efecto de la quema en el crecimiento y desarrollo fenológico de la totora	94
4.2.1. Efecto en la densidad del totoral	94
4.2.2. Efecto en la longitud de tallos	100
4.2.3. Efecto en el diámetro de los tallos	106
4.2.4. Efecto de la quema sobre la floración: número de inflorescencias	110
4.2.4. Efecto de la quema sobre la floración: peso de inflorescencias	113
4.2.5. Relaciones entre parámetros florales y otras variables biométricas y ambientales	115
4.2.6. Efecto de la quema en la velocidad de crecimiento de tallos de totora	116
4.3. Efecto de la quema en el contenido nutricional de tallos de totora	118
4.3.1. Efectos en la materia seca y humedad	119
4.3.2. Efecto en los contenidos de cenizas	121
4.3.3. Efectos en contenidos de proteínas	121
4.3.4. Efectos en contenidos de grasa	123



4.3.5. Efectos en la fibra cruda	124
4.3.6. Efecto en los carbohidratos	124
4.3.7. Asociación entre nutrientes	125
4.3.8. Efecto del contenido de nutrientes por el período fenológico	126
4.4. Consideraciones para el manejo	128
CONCLUSIONES	130
RECOMENDACIONES	131
BIBLIOGRAFÍA	132
ANEXOS	152

Puno, 29 de octubre de 2020.

ÁREA: Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente
TEMA: Manejo de Totorales
LÍNEA: Recursos Naturales y Medio Ambiente

ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
1. Contenido nutricional de la totora, según análisis proximales por diferentes autores.	7
2. Composición química de la totora del lago Titicaca y <i>Schoenoplectus sp</i> en México.	7
3. Variaciones periódicas de la superficie de totorales en el lago Titicaca (ha)	9
4. Distribución de totorales, lago Titicaca (Perú), según sectores (PELT, 2000).	9
5. Variaciones de la cobertura de totorales en la bahía de Puno y RNT.	10
6. Variaciones temporales en la biomasa y longitud de tallos aéreos de totora, lago Titicaca (promedios o rangos).	12
7. Promedios de biomasa en materia verde de totorales de la RNT Sector Puno, según época del año y promedio histórico (2008 – 2014), según AIDER-RNT (2015).	13
8. Parámetros productivos de totora según eventos fenológicos, lago Titicaca (Iscata)	13
9. Características de los diferentes tratamientos de perturbación por quema en totorales del lago Titicaca	53
10. Análisis de correlación Pearson de variables ambientales en la zona de estudio.	57
11. Valores de incremento de biomasa en materia seca por mes.	90
12. Productividad primaria neta aérea (PPNA g/m ² /día) del total bajo diferentes condiciones de quema, lago Titicaca.	90
13. Correlaciones entre número de inflorescencias y factores biométricos y ambientales del lago Titicaca, en dos condiciones de quema.	116
14. Características nutricionales de culmos de totora bajo dos condiciones de quema.	119
15. Niveles de significancia del ANVA – DBCA del contenido de nutrientes entre dos condiciones de quema y el efecto de las épocas (lluviosa y seca).	119
16. Matriz de correlaciones Pearson entre variables nutricionales de tallos de totora.	125

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
1. Producción de biomasa verde de totora según períodos fenológicos.	6
2. Distribución de totorales en el lago Titicaca según densidades.	10
3. Variaciones anuales de la productividad de totorales, RNT.	11
4. Regímenes del fuego en ecorregiones prioritarias.	24
5. Efecto ecológico en procesos de combustión, transferencia de calor y masa.	29
6. Diagrama de ruta relaciones causa-efecto desde el fuego a comunidades fluviales.	30
7. Ubicación de lugares de muestreo (cuadros rojos) en totorales de la bahía de Puno.	50
8. Detalle de lugares evaluados y las áreas quemadas. Arriba el sector Foroba, al medio Chucuito pueblo y abajo Chucuito Barco.	51
9. Diagrama ombrotérmico (climadiagrama) de la Estación Meteorológica Puno con datos históricos de 30 años (1982 – 2012).	54
10. Fluctuaciones del nivel promedio mensual del lago Titicaca en relación a las profundidades in situ.	55
11. Fluctuaciones temperatura media mensual del agua del lago Titicaca (muelle Puno) durante el período de estudio.	56
12. Variaciones mensuales de la biomasa de tallos verdes en diferentes condiciones de quema de totorales, lago Titicaca.	67
13. Biomasa aérea en tallos verdes de totora en pie según diferentes condiciones de quema.	69
14. Variación mensual de biomasa de tallos verdes en todas las condiciones de quema del total.	73
15. Variaciones promedio de biomasa de culmos verdes de <i>S. tatora</i> en tres zonas y tratamientos distintos, respecto a la profundidad promedio del lecho.	75
16. Regresión entre biomasa del total materia verde (MV) y profundidad del lecho	77
17. Relación porcentual de biomasa de tallos aéreos verdes/secos según diferentes condiciones de quema de totorales, lago Titicaca.	79
18. Variaciones mensuales en peso, de tallos secos en diferentes condiciones de manejo de quema de totorales, lago Titicaca.	81
19. Efecto de diferentes condiciones de quema sobre presencia de tallos secos en peso en totorales.	82



20. Biomasa en materia seca de tallos aéreos según condición del totoral perturbado por quema.	84
21. Variación mensual de biomasa en materia seca de tallos aéreos según diferentes condiciones de totoral perturbado por quema.	87
22. Biomasa en materia seca acumulada durante el desarrollo fenológico de totorales con diferentes condiciones de quema en el lago Titicaca.	88
23. Variación de la PPNA (g/m ² /año MS) en totorales con diferentes tratamientos de uso de fuego.	92
24. Variaciones entre densidades de totora según condiciones de quema.	96
25. Efecto de niveles de profundidad del lecho, según condiciones de quema y la densidad.	96
26. Fluctuaciones mensuales de la densidad de totorales con diferentes condiciones de quema, lago Titicaca.	98
27. Diagramas de regresión potencial entre densidad de tallos y biomasa en materia verde en diferentes condiciones de quema del totoral.	100
28. Longitudes de tallos de totora bajo diferentes condiciones de quema.	102
29. Tendencia mensual de longitud y crecimiento de tallos aéreos en totorales con diferentes condiciones de quema (promedios \pm EE).	103
30. Longitudes de tallos de totora con respecto a la profundidad según diferentes condiciones de quema.	104
31. Variaciones de la profundidad del lecho en relación a la longitud de tallos de totora bajo diferentes condiciones de quema.	105
32. Grosos promedios de tallos desarrollados en totorales con diferente intensidad de quema.	107
33. Relación entre niveles del agua y diámetro tallos según condiciones de quema.	107
34. Fluctuaciones mensuales de cambios en grosor de tallos de totorales según diferentes condiciones de quema, con sus errores estándar.	108
35. Ecuaciones de regresión potencial para las variables diámetro-longitud de tallos de totora bajo diferentes condiciones de quema.	109
36. Efecto de diferentes condiciones de quema de totorales sobre la producción de inflorescencias.	111
37. Fluctuación mensual de producción de inflorescencias en totorales con distintas intensidades de quema.	112



38. Comparación entre peso por inflorescencia en totorales conducidos bajo dos condiciones de perturbación por fuego.	113
39. Variaciones mensuales del peso de inflorescencias en totorales con diferentes condiciones de quema.	114
40. Relación entre número y peso de inflorescencias en totorales con dos condiciones de quema, en círculos se destacan principales períodos reproductivos.	115
41. Ritmo de crecimiento diario (cm/día) en totorales con dos condiciones de quema (Chucuito Muelle Barco).	117
42. Velocidad de crecimiento diario (cm/día) totorales dos condiciones de quema.	118
43. Contenidos de nutrientes en tallos de totora según dos condiciones de quema y por época de muestreo.	127



ÍNDICE DE ANEXOS

	Pág.
1. ANVA – DCA entre seis tratamientos de diferente frecuencia de quema de totoral, para pesos de tallos en materia verde por cada mes evaluado.	153
2. Análisis de regresión lineal y correlación Pearson para la biomasa en materia verde y profundidad del lecho lacustre según tratamientos de quema de totorales.	154
3. ANVA – DBCA para peso de tallos secos en totorales con diferentes condiciones de perturbación con fuego.	155
4. ANVA bajo la prueba de contrastes ortogonales para la biomasa en materia seca de tallos aéreos de totora en áreas de totorales con diferentes condiciones de quema.	155
5. ANVA – DCA para cada mes en la biomasa en materia seca en totorales con diferentes condiciones y frecuencias de quema.	156
6. ANVA – DBCA para PPNA de totorales bajo diferentes condiciones y frecuencias de quema.	157
7. ANVA – DCA por mes para densidades de tallos según condiciones de quema, con sus respectivas pruebas de Levene para confirmar cumplimientos supuestos.	158
8. ANVA DBCA de la longitud de tallos en totorales con diferentes condiciones de quema.	160
9. ANVA DCA mensuales para longitud de tallos según tratamiento.	160
10. ANVA DBCA para número de inflorescencias según tratamientos.	161
11. ANVA DCA para número de inflorescencias para cada mes evaluado, según las condiciones de quema de totorales.	162
12. Pruebas de t de Student para el número de inflorescencias en totorales con quema por dos años seguidos y sin quema por cinco años.	164
13. ANVA DBCA para la velocidad de crecimiento diario de tallos de totora de acuerdo a dos condiciones de quema de totorales.	165

RESUMEN

Se evaluó el efecto de la quema en totorales del lago Titicaca en la productividad primaria neta aérea (PPNA), el desarrollo fenológico y la calidad nutricional de tallos aéreos de totora. La biomasa en materia verde y seca, la longitud, diámetro, número y peso de inflorescencias fueron evaluadas con cuadrantes de 0.25 m² entre noviembre y agosto (2015-2018), considerando parcelas con seis tratamientos: totorales quemados durante dos años seguidos, sin quema durante cinco años, de quema reciente, sin quema interanual (al margen del litoral), así como quema reciente y sin quema por dos años (en el litoral más profundo); materia seca, proteína cruda, grasa, ceniza, fibra cruda y carbohidratos totales fueron determinados mediante análisis proximales. Se determinó una biomasa verde estadísticamente superior en totorales no quemados por cinco años (7.41 kg/m², promedio) y menor producción en totorales quemados por dos años consecutivos (2.42 kg/m²), siendo similar el efecto en biomasa seca, con una correlación importante con la profundidad del lecho en totorales de litoral marginal ($r = 0.8$) y menor en totorales de zonas profundas ($r = 0.6$). La cantidad de tallos secos en pie fue menor en totorales con quema frecuente sólo en diciembre y enero, posteriormente fueron similares con los demás tratamientos. Una PPNA superior se dio en totorales sin quema por cinco años (2570 kg/m²) y la menor en totorales quemados por dos años consecutivos (1070 g/m²/año). Totorales de quema frecuente mostraron tallos más pequeños, delgados y menos densos, adelantando su maduración y senescencia; quemas menos intensivas produjeron más inflorescencias que totorales quemados con más frecuencia (183.32 y 111.81 inflorescencias/m² respectivamente). Mayores niveles de materia seca se propició en culmos de totorales quemados por dos años (26.73%) respecto a sin quema (20.32%), en fibra cruda similarmente (35.66% y 32.18%), en cambio la proteína bruta fue mayor en totorales con menos frecuencia de quema (9.49%) que con quema más frecuente (7.18%). Quemadas consecutivas disminuyen la calidad y biomasa de totorales, se propone limitar esta actividad y con fines de manejo realizarlas mínimamente cada tres años por parcela y en épocas de senescencia (agosto).

Palabras clave: Biomasa, fenología, fuego, lago Titicaca, totorales, valor nutricional.

ABSTRACT

Effect of burning in Titicaca lake reeds on net aerial primary productivity (ANPP), phenological development and nutritional quality of aerial stems was evaluated. Biomass in green and dry matter, as well as the length, diameter, number and weight of inflorescences were evaluated with quadrants (0.25 m^2) between November and August (2015-2018), considering plots with six treatments: reeds burned for two consecutive years, without burning during five years, of recent burning, no burning after one year (offshore), as well as recent burning and no burning for two years (deepest shoreline); dry matter, crude protein, fat, ash, crude fiber, and total carbohydrates were determined by proximal analyzes. A statistically higher green biomass was determined in reeds not burned for five years (7.41 kg/m^2 , average) and lower production corresponds to reeds burned for two consecutive years (2.42 kg/m^2), effect was similar in dry biomass, with a important correlation with the depth of the bed in totorales of marginal littoral ($r = 0.8$) and less in totorales of deep zones ($r = 0.6$). Amount of standing dry stems was lower in reeds with frequent burning only in December and January, later they were similar with other treatments. Higher ANPP occurred in reeds without burning for five years (2570 kg/m^2) and the lowest in reeds burned for two consecutive years ($1070 \text{ g/m}^2/\text{year}$). Totorales of frequent burning showed smaller, thinner and less dense stems, advancing their maturation and senescence; less intensive burns produced more inflorescences than cattails burned more frequently (183.32 and 111.81 inflorescences/ m^2 respectively). Higher levels of dry matter were favored in culms of cattails burned for two years (26.73%) compared to without burning (20.32%), in crude fiber similarly (35.66% and 32.18%), on the other hand the crude protein was higher in reeds with less frequency of burning (9.49%) than with more frequent burning (7.18%). Consecutive burns decrease quality and biomass of cattails, it is proposed to limit this activity and for management purposes to carry them out every three years minimally per plot and in senescence period (August).

Keywords: Biomass, cattails, fire, phenology, Lake Titicaca, nutritional value.

INTRODUCCIÓN

El lago Titicaca constituye uno de los recursos hídricos más importantes del Perú y un singular ecosistema acuático tropical de altura, que mantiene una importante biodiversidad, cuyo valor socioeconómico y ambiental son trascendentales para el desarrollo regional y nacional, así como para el mantenimiento del propio sistema ecológico. Entre sus componentes de esta biodiversidad, lo más destacable y conspicuo es sin duda la totora (*Schoenoplectus tatora*), macrófita emergente que conforma extensas praderas acuáticas altamente productivas en todo el lago Titicaca, constituyendo la estructura fundamental de otras formas de vida natural y beneficiando de múltiples formas a las poblaciones humanas que habitan sus inmediaciones. Por ello una de las prioridades para seguir obteniendo estos importantes beneficios, es el planteamiento y planificación de diferentes estrategias que conlleven a su conservación y manejo sostenible; pero previo a ello es necesario conocer aspectos bioecológicos básicos de este organismo y validar científicamente sus actuales formas de aprovechamiento.

Una de estas formas de manejo actual, es el uso del fuego en los totorales cuando se encuentran en época de senescencia, justificada muchas veces como práctica tradicional, con fines de eliminar rastrojos secos y propiciar el rebrote rápido de tallos tiernos; aunque muchos escritos indican que el fuego como práctica de manejo de vegetación fue generalizada por culturas occidentales (Torrejón *et al.*, 2004). De cualquier forma, este manejo ha originado controversias con respecto a sus beneficios y perjuicios, tanto para el ecosistema como para el usuario de los totorales. El fuego puede ser fundamental para numerosas especies vegetales y hábitats, pero también es altamente destructiva para otros, por lo que cada especie y tipo de hábitat responde de manera particular al uso del fuego; así, para las tolerantes se recomienda quemar prescritas o manejadas cuidadosamente y para las sensibles, en definitiva, se debe evitar dicha práctica. Desde esa perspectiva, es necesario establecer estos efectos de diferentes condiciones de quema, frecuencias e intensidades específicamente para los totorales del Titicaca, de modo que se puede definir el real efecto sobre la planta y proponer alternativas apropiadas de manejo y conservación para este importante recurso lacustre.

La investigación se encuentra dentro del área de las ciencias biológicas y la línea de investigación relacionada con la conservación y aprovechamiento de recursos naturales



de la Escuela de Posgrado de la UNA Puno y el propósito fundamental es generar conocimiento sobre los efectos del fuego en los totorales del Titicaca para establecer posteriormente los lineamientos y estrategias más adecuadas para su conservación y uso sostenible, de modo que se tengan opciones para garantizar su permanencia en el ecosistema lacustre y asegurar sus consiguientes beneficios para las actuales y futuras generaciones. La metodología está fundamentada en la evaluación de la biomasa y productividad de los totorales bajo seis distintas formas de aplicación y frecuencia del fuego, así como sus evaluaciones biométricas que incluye el tamaño, grosor, cantidad de inflorescencias y sus interacciones con estas variables y otros factores ambientales; además incluye una metodología de laboratorio principalmente para determinar sus características nutricionales de los tallos sometidos a condiciones de quema y sin quema.

El informe final está estructurado considerando el formato de la EPG de la UNA Puno, la cual incluye acápite como marco teórico, planteamiento del problema, justificación, material y métodos, objetivos e hipótesis, resultados, conclusiones y recomendaciones. Los resultados están organizados respondiendo a los objetivos específicos, por tanto, explican sistemáticamente el efecto de la quema sobre la biomasa y la productividad primaria neta, sobre los procesos fenológicos fundamentales (crecimiento y floración) y finalmente los efectos en la calidad nutritiva de los tallos, considerando que estos pueden ser destinados a su uso como forrajera para la ganadería circunlacustre.

CAPÍTULO I REVISIÓN DE LITERATURA

1.1. Marco teórico

1.1.1 Caracterización bioecológica de la totora y totorales del lago Titicaca

La totora *Schoenoplectus tatora*, es una Cyperaceae anfibia, emergente que conforman inmensas praderas acuáticas en zonas bien definidas del lago Titicaca, abarcando las más amplias áreas en la bahía de Puno, desembocadura del río Ramis hacia el norte y la península de Chucuito en el sur.

a) Clasificación taxonómica de la totora

La siguiente clasificación está basada en el sistema Cronquist (1981) y USDA (2018):

Dominio	: Eucarya
Reino	: Plantae
Subreino	: Embryophyta/Tracheobionta
División	: Magnoliophyta
Clase	: Liliopsida
Subclase	: Commelinidae
Orden	: Cyperales
Familia	: Cyperaceae
Subfamilia	: Cyperoideae
Tribu	: Fuireneae
Género	: <i>Schoenoplectus</i> (Rchb.) Palla
Especie	: <i>Schoenoplectus tatora</i> (Kunth) Palla

Nombre común: “Totora”

Sinonimia: *Schoenoplectus tatora* es sinónimo de *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Sójak, de acuerdo a lo establecido en IPNI (2019) y The Plant List (2019). Además, otras sinonimias utilizadas incluyen:

- Pinzon *et al.* (2012): *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Soják; *Elytrospermum californicum* C. A. Mey.; *Scirpus californicus* Steud.; *S. riparius* J. Presl & C. Presl.; *S. tatora* Kunth.
- León (1993): *Scirpus californicus* (CA. Mey.) Steudel ssp. *tatora* (Kunth) Koyama.
- Moreau & Le Toan (2003): *Schoenoplectus californicus* spp *tatora*

c) Aspectos de biología reproductiva de la totora

Florecen aproximadamente entre los 6 a 8 meses y alcanzan su mayor crecimiento en época de lluvias, donde la floración también es mayor (Loza, 2010). La reproducción es sexual mediante semilla y asexual mediante vástagos (PELT, 2000), aunque de forma natural, su reproducción más importante es por propagación vegetativa desde yemas de los rizomas, que constituyen tallos hipógeos estoloníferos, con catafilos y de desarrollo horizontal por debajo del lecho lacustre enviando hacia abajo raíces adventicias muy delgadas (Loza, 2010). Se establecen en aguas con profundidades de hasta 60 cm y óptimamente a profundidades de 30 cm (Neill, 2007).

Su reproducción sexual puede ser frecuente, aunque presentan bajo poder germinativo (20 a 40%) (Loza, 2010), cuya producción es abundante y pueden ser dispersadas por hidrocoria y zoocoria (Pinzon *et al.*, 2012).

d) Fenología y desarrollo

La totora es una planta herbácea perenne, dicha condición la otorgan los tallos rizomatosos subacuáticos que son estructuras efectivamente perennes (Goyzueta *et al.*, 2009; Neill, 2007).

El desarrollo de la totora en el Titicaca está sujeto a la profundidad del lago, alcanza su máximo crecimiento en épocas de lluvias (enero, febrero y marzo) (Goyzueta *et al.*, 2009). Los tallos con frecuencia alcanzan los 4 metros de altura y se han observado ejemplares de más de 6 metros (Iltis & Mourguiart, 1991). En el lago Titicaca la totora crece todo el año, más rápido durante la temporada de lluvias alcanzando promedios entre 0.1 a 1.0 cm por tallo diario; requieren un poco más de un año para alcanzar el tamaño promedio de 3.8 metros por tallo, el corte

parece que mejora el rendimiento de la planta y aumenta la densidad de los totorales (Collot, 1980).

Un crecimiento más retardado se observa en los meses de mayo a agosto, hasta 0.5 cm/día, debido posiblemente a la presencia de heladas, observándose coloraciones amarillentas con características necróticas en los tallos; entre setiembre y diciembre puede crecer hasta 1 cm/día, con rebrotes frecuentes y para enero y abril hay un máximo crecimiento de 1.5 cm/día (PELT - ADESU, 2003).

Florece con mayor intensidad desde diciembre a mayo, siendo el máximo en febrero con unas 60 inflorescencias/m², desde donde empieza a decaer y desde junio hasta agosto reduce su floración drásticamente (hasta cero por metro cuadrado), en setiembre ya aparecen unas 10 inflorescencias/m² (Arivilca, 2003).

Moreau & Le Toan (2003) en el Titicaca, para la zona de Huiñay Marka en Bolivia, indican que la totora crece en zonas interiores y en orillas litorales desarrollándose al ritmo de la acumulación mensual de la precipitación, desde el mes de noviembre hasta marzo, observándose los períodos de: rebrote (noviembre – enero), madurez (enero a junio), senescencia (junio a setiembre) y quema (octubre a noviembre). Según estos autores, su máxima biomasa verde se da en el verano lluvioso (noviembre y abril) y el mínimo al final del invierno seco (setiembre y octubre) (Figura 1).

La altura y densidad de la totora varía en función de la precipitación, manejo y condiciones del sitio, alcanzando profundidades de 5.5 m o en áreas sujetas a inundaciones en el verano, florecen entre enero y marzo y sus flores surgen del extremo central del tallo (Moreau & Le Toan, 2003), entran en senescencia entre mayo y setiembre (Moreau *et al.*, 2003).

En otros ámbitos del hemisferio sur *S. californicus* puede florecer y fructificar todo el año, pero principalmente entre octubre y abril y usualmente muere en abril o mayo y reiniciar su crecimiento en setiembre (De Lange *et al.*, 1998).

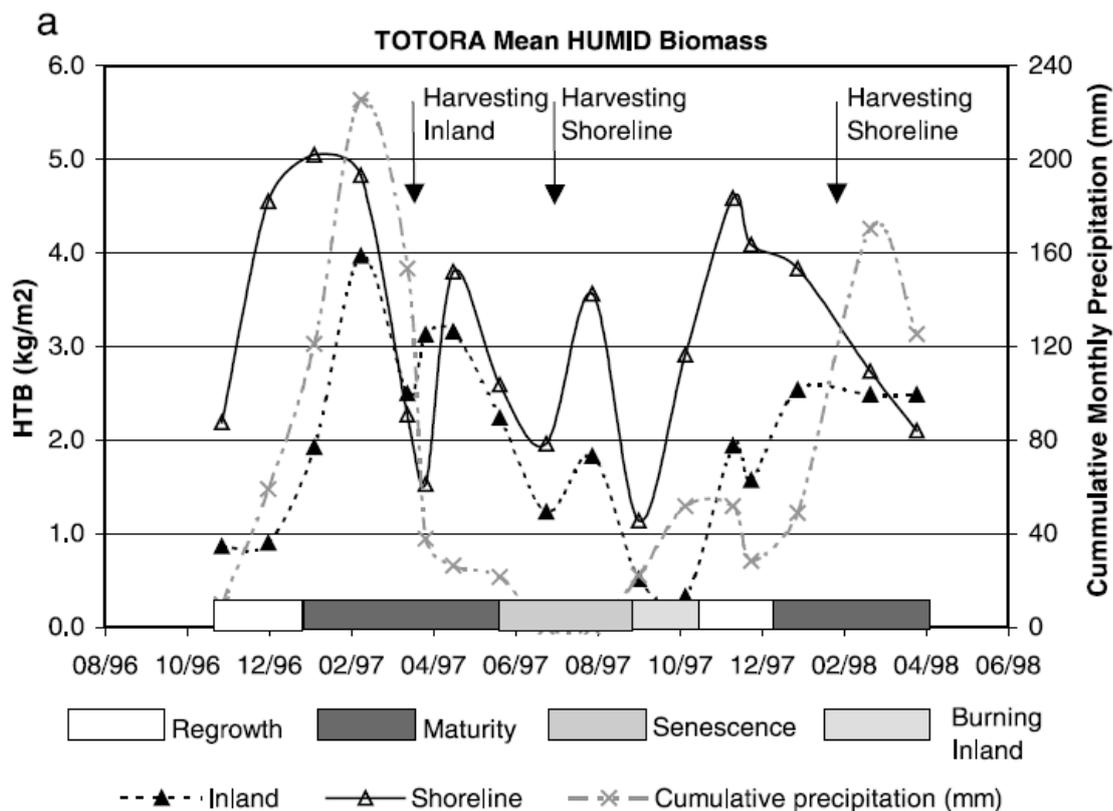


Figura 1. Producción de biomasa verde de totora según períodos fenológicos.
Fuente: Moreau & Le Toan, 2003.

e) Composición química y bromatológica de la totora

En cuanto a macroelementos, la mayoría de plantas presentan una biomasa aérea con un peso de carbono de aproximadamente 50% (Zhu *et al.*, 2017; Saatchi *et al.*, 2011). Bernardis *et al.* (2008) en pastizales estimó 49.18% de carbono, 5.64% de hidrógeno y 40.16% de oxígeno. Para *Schoenoplectus americanus* Aldave y Aponte (2019) determinó 53.93 %, por lo que la totora puede contener composición similar.

Para la totora se reporta 82.8% de humedad en floración y 78.7% cuando está madura (Roque *et al.*, 2003) y en general la proteína varía de acuerdo al estado fenológico y disminuye a medida que esta alcanza la madurez (Quispe, 1997). La composición bromatológica promedio basada en análisis proximales según cuatro autores para la totora del lago Titicaca se muestra en la Tabla 1, excepto la de Carranco *et al.* (2002) que es para una localidad en México.

Otros estudios como el de Collot *et al.* (1983) encontraron $90\% \pm 2$ de humedad del tallo completo de la totora (tallo aéreo y basal), adicionalmente reporta un

91.03% de materia orgánica para tallos verdes y 80.13% para raíces, alcanzando un 27.8% y 52.8 % de carbono respectivamente. A diferencia, Gutierrez (2014) encontró 74.97% de humedad solo para el tallo aéreo con una concentración de 74.9 % de materia orgánica y 43.45% de carbono (0.86 kg C/m²).

Tabla 1

Contenido nutricional de la totora, según análisis proximales según diferentes autores.

Composición	Carranco			Roque <i>et al.</i> (2003)		Sig. "t"
	Quispe (1996)	<i>at al.</i> (2002)	Arivilca (2003)	Floración	Madurez	
Humedad (%)	80.09	84	82.9	82.8	78.7	ns
Materia seca (%)	19.91	16	17.10	17.2	21.3	
Extracto Etéreo (%)	2.92	2.7	3.05	1.5	1.8	ns
Fibra Cruda (%)	27.47		27.18	38.1	39.4	ns
Proteína Total (%)	11.07	13.78	10.77	10.5	6.5	*
Ceniza (%)	9.43	11.53	5.13	7.2	9.1	*
Energía (kcal/100 g)		300.46	287.24			
Nifex (Carbohidratos) (%)	48.82		53.94			
ELN1				42.7	43.2	ns
FDN2		16.71		70.2	70.7	ns
FDA3		33.68		44.9	51.7	*
Carbohidratos totales (%)		71.99				
Contenido celular		73.29				
Lignina		7.28				
Celulosa		23.93				
Hemicelulosa		26.71				
Sílice		0.21				

1 Extracto libre de nitrógeno, 2 Fibra detergente neutro, 3 Fibra detergente ácido

La fibra detergente neutro incluye hemicelulosa, celulosa y lignina, y la fibra detergente ácido solo celulosa y lignina (Van Soest, 1994); la proporción de celulosa en la totora, aumenta con la madurez, su proceso de maduración tiene influencia en su contenido en proteína y fibra: en época de floración el nivel de proteína aumenta y la fibra detergente disminuye; esta relación se invierte con la madurez (Roque *et al.*, 2003).

En el contenido de sales minerales resalta los elevados niveles de potasio que llegan a un 5.85% de su peso seco, las concentraciones de calcio, hierro y zinc también son importantes (Tabla 2).

Tabla 2

Composición química de la totora del lago Titicaca y Schoenoplectus sp en México.

Autores	Porcentaje de la materia seca								Ppm de la materia seca					
	K	Na	Ca	Mg	SiO ₂	S	P	C	N	Fe	Cu	Mn	Zn	B
Collot (1980)	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
Carranco <i>et al.</i> (2002)	2.58	0.44	0.71	0.31			0.04			147	ND		20.9	

La composición del extracto etéreo incluye ácidos grasos, fosfolípidos, esteroides, vitaminas, hidrocarburos y pigmentos, la celulosa se encuentra en mayor proporción en las plantas emergentes; además *Schoenoplectus sp* tiene alta presencia de alcaloides, ácido tánico en 1.07 g/100 g y no fueron detectados glucósidos cianogénicos ni saponinas (Carranco *et al.*, 2002).

Así mismo, *Schoenoplectus sp* presenta aminoácidos en g/100 g de proteína (Carranco *et al.*, 2002): ácido aspártico: 10.18, Treonina= 5.1, Serina= 5.33, Ácido glutámico= 12.79, Prolina= 4.81, Glicine = 5.28, Alanina = 5.83, Valina= 6.22, Metionina = 2.86, Isoleucina= 5.29, Leucina= 9.64, Tironina= 3.22, Fenilalanina= 7.29, Histidina= 2.32, Lisina= 7.09, Arginina= 2.32, Lisina= 7.09, Arginina= 4.24, Cistina= 1.58, Triptófano= 0.20.

f) Distribución en el lago Titicaca

En la región Puno, la totora se encuentra distribuida en casi todo el lago Titicaca y lagunas altoandinas, en mayores áreas en el ámbito de la Reserva Nacional del Titicaca y su distribución está limitada mayormente a profundidades menores a 2 m, en cuya condición suele formar grandes y densos parches (AIDER - RNT, 2015).

Las variaciones anuales en la cobertura de totorales del lago Titicaca indican que las áreas están disminuyendo desde el año 1950 donde existían una 52885 ha de totorales para el lado peruano y para el año 2000 solo quedaron 26640 ha (CCE, 1993; PELT, 2000), perdiéndose casi el 50% de los totorales que existían décadas atrás. La disminución de totorales en el lado boliviano es menos alarmante que en el peruano (Tabla 3). Un mapa de la distribución de totorales en el lago Titicaca según sus densidades se detalla en la Figura 2.

Collot *et al.* (1983) en el lago Titicaca bahía de Puno, determinó que la totora abarca 238 km², cubriendo el 39% de la superficie acuática y el 50% de toda la vegetación macrofítica, para el lago Pequeño calculó 185 km² representando el 13% de la superficie del agua y el 24% de la vegetación.

Tabla 3
Variaciones periódicas de la superficie de totorales en el lago Titicaca (ha)

Año	Bolivia	Perú	Total
1950	Sin datos	52885	
1970	7062	52070	59132
1985	16940	44090	61030
1992	15382	24667	40056
2000	11989 *	26640 *	38629 *

Fuente: INTECSA 1993; *PELT 2000

La Tabla 4 muestra la cobertura y la distribución de totorales en el lago Titicaca para el año 2000 en diferentes sectores del lado peruano, haciendo un total de 26623,50 ha; el sector Puno representa el área más grande con 13332,5 has, seguido por el sector Ramis con 4105 has, ambas zonas pertenecientes a la RNT. Se observan áreas salinizadas que probablemente en algún momento estuvo ocupada por totorales (50,5 ha), y más de 39000 ha con probabilidades de recuperar y/o realizar plantaciones (PELT, 2000). Comparado con los datos de Collot *et al.* (1983), en la bahía de Puno se aprecia una considerable reducción de las áreas de totorales (más del 40%).

Tabla 4
Distribución de totorales, lago Titicaca (Perú), según sectores (PELT, 2000).

Zonas	Totoral (has)	Zonas	Totoral (has)	Zonas	Totoral (has)
Arapa	503.78	Conima	232.22	Santiago	154.,36
Cupisco	934.83	Puno	13332.65	Huacani	75.34
Vilquechico	286.17	Cotos	22.86	Yunguyo	31.09
Lacasani	8.64	Churo	104.87	Tinicachi	203.08
Moho	84.28	Chucuito	1651.26	Ayapata	109.97
Minicuyo	11.72	Yanaque	1599.27	Pomata	225.69
Ramis	4105.15	Pilcuyo	2253.29	Desaguadero	692.99
TOTAL			26623.5		

Específicamente para el área de la RNT en el sector Puno, se aprecia un decremento sustancial comparado con el año 1978 donde existían unas 23555 has (MAA, 1978), para alcanzar en el año 1990 algo más de 13332 has de totorales (PELT, 2000) lo que significa una reducción en más de 40%; sin embargo para el 2011 se reporta un incremento a 14230 has (Gutierrez, 2014) e incluso se estimó unas 16000 has para el 2014 (AIDER - RNT, 2015) lo que estaría evidenciando una recuperación en su cobertura (Tabla 5).

Tabla 5
Variaciones de la cobertura de totorales en la bahía de Puno y RNT.

Año	Área de totorales en la RNT (has)		
	Sector Puno	Sector Ramis	Total
1978 (MAA, 1978), Bahía Puno	23555.00		
Collot (1983), Bahía Puno	23800.00		
(PELT, 2000), RNT	13332.65	4105.15	17400
2011 (Gutiérrez 2014), RNT	14230.06		
2014 (AIDER-RNT, 2015), RNT	16058.62		

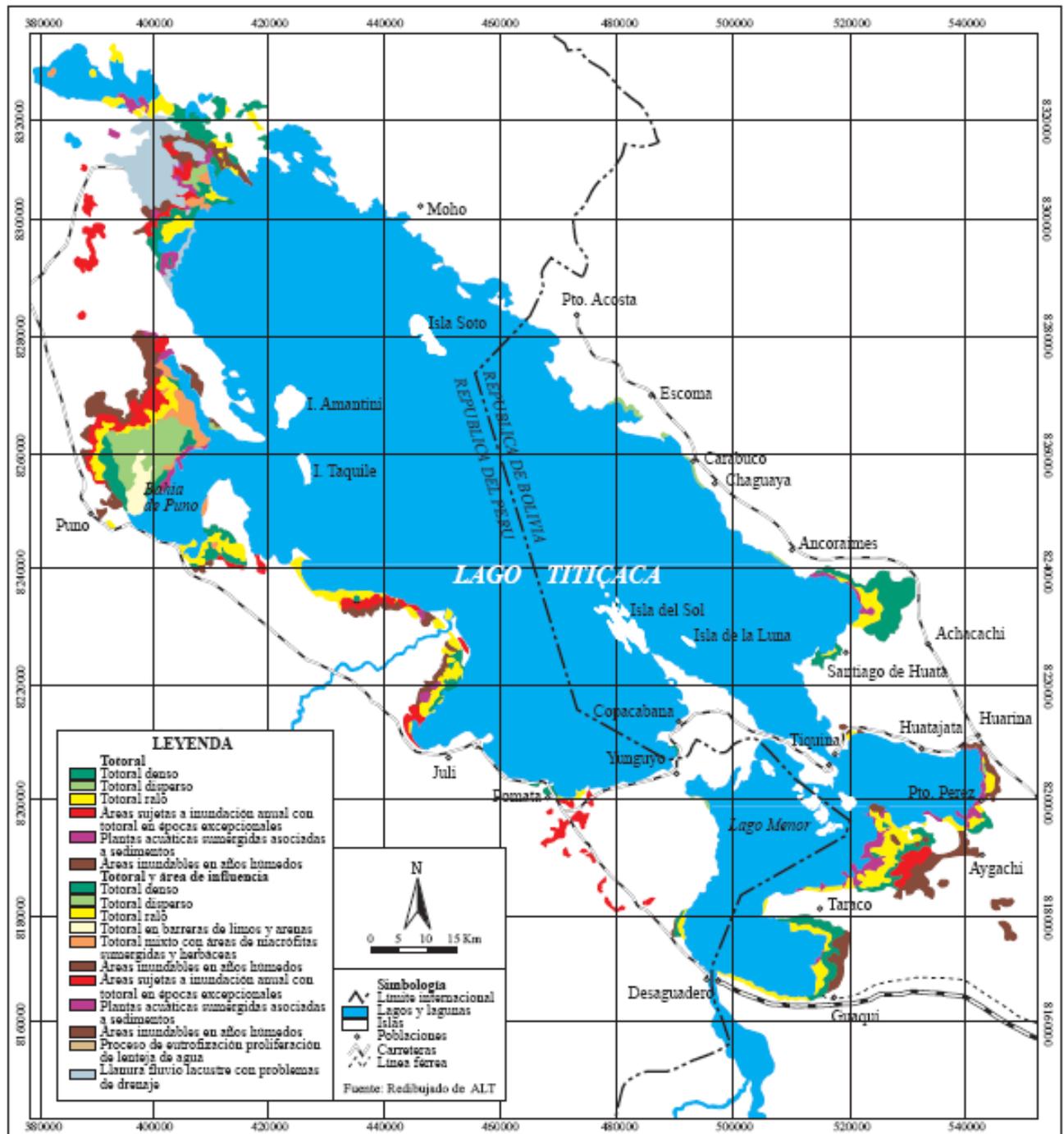


Figura 2. Distribución de totorales en el lago Titicaca según densidades.
Fuente: PELT, 2000; Reyes & Sáez, 2003.

g) Productividad y biomasa de los totorales en el lago Titicaca

Los datos disponibles revelan también que la biomasa de totorales ha ido disminuyendo en el tiempo; para el año 1977 se estimó un promedio de 68.91 kg/m² de tatora verde en la bahía de Puno (Herbas, 1978), en 1984 llegó a 31.1 kg/m² (Galiano, 1987), desde 1989 hasta 1995 se alcanzó un promedio de 11.69 kg/m² (Goyzueta *et al.*, 2009), en el 2000 se reportó 11.25 kg/m² (PELT, 2000) y desde el 2002 hasta el 2014 se han registrado generalmente biomásas entre 3 y 7 kg/m² (AIDER - RNT, 2015) para el ámbito de la bahía de Puno. Estas variaciones están sujetas al régimen de precipitaciones que determina los niveles del lago y probablemente también a la influencia de actividades antrópicas inadecuadas como la quema incontrolada de totorales, extracciones no planificadas e incluso la contaminación (AIDER - RNT, 2015) (Figura 3).

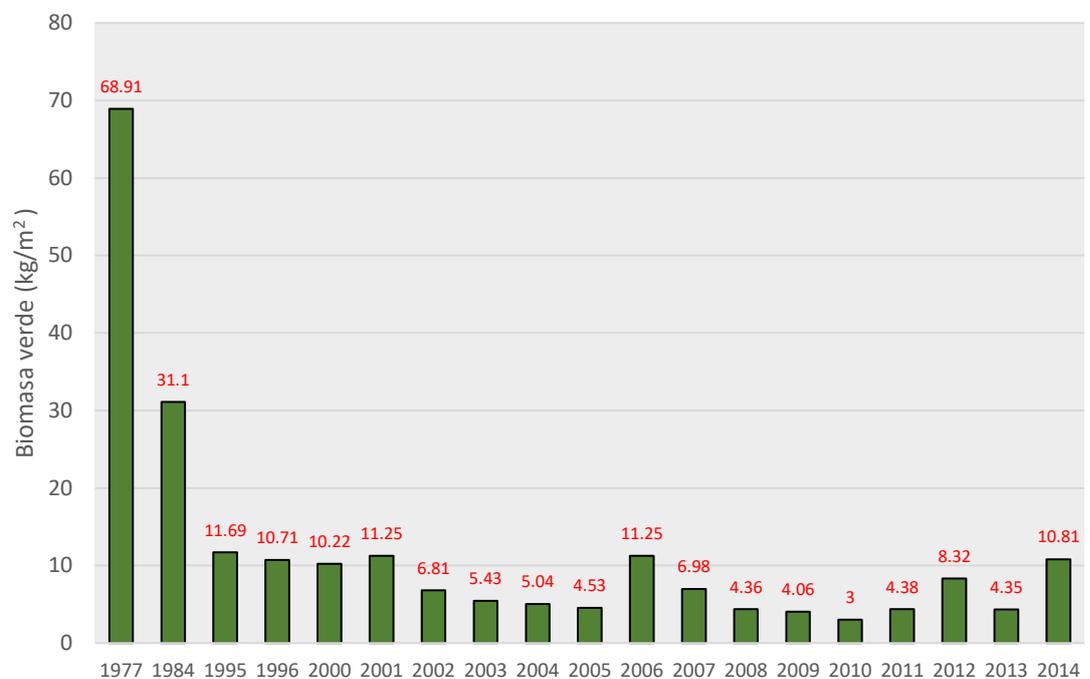


Figura 3. Variaciones anuales de la productividad de totorales, RNT.

Fuente: Herbas 1978, Galiano 1987, PELT-ALT 2000, Goyzueta *et al.*, 2009, Loza, 2010. Informes de Monitoreo de la RNT 1997 - 2014.

En la Tabla 6 se compara la biomasa de totorales en diferentes zonas del ámbito del lago Titicaca por años según diferentes autores, incluyendo las variaciones en densidad y altura de tallos. Se percibe que la biomasa por área fue superior en años anteriores (década del 70), al igual que la densidad; además, por la relación biomasa/densidad en esas épocas los tallos fueron más gruesos que en posteriores

años. Las longitudes también llegaron a niveles mayores y la biomasa seca presentó valores de hasta 7.78 kg/m². En el mismo Cuadro se incluye también información de la biomasa del tallo basal o localmente denominado “chullo”.

Tabla 6
Variaciones temporales en la biomasa y longitud de tallos aéreos de totora, lago Titicaca (promedios o rangos).

Fecha evaluación	Biomasa verde (kg/m ²)	Biomasa seca (kg/m ²)	Densidad (N°tallos/m ²)	Altura tallos aéreos (m)	Altura tallos total (m)	Biomasa verde chullo (kg/m ²)	Biomasa seca chullo (kg/m ²)	N	Autor	Lugar de evaluación (Titicaca)
1977 Ene-Jul	68.91	6.15	291.33	2.72	3.20	13.42	0.59	24	Herbas, 1978	General Bahía Puno
1977 Ene-Jul	76.81	7.78	381	2.56	3.10	17.55	0.66	8	Herbas, 1978	Sector Uros (Capicruz)
1977 Ene-Jul	65.92	5.99	296	3.10	3.55	14.67	0.67	8	Herbas, 1978	Sector Chimú
1977 Ene-Jul	36.99	4.66	197	2.51	2.96	8.04	0.43	8	Herbas, 1978	Sector Capachica
1979 -1980 Oct-Mar	8.87	0.96	165					6	Collot et al., 1983	Lago Pequeño Huiñamarca
1983 – 1984 Nov-nov	31.10	3.77	196	1.49	2.12	8.97	0.41	48	Galiano 1987	General Bahía Puno
1983 – 1984 Nov-nov	41.32	4.67	204	1.22	1.97	10.33	0.44	16	Galiano 1987	Chucuito
1983 – 1984 Nov-nov	31.99	3.93	219	1.58	2.19	9.65	0.48	16	Galiano 1987	Paucarcolla
1983 – 1984 Nov-nov	19.99	2.69	165	1.67	2.19	6.95	0.29	16	Galiano 1987	Chejoña
1984	22.5		280		3.2 - 4				MINAG, 1984	Bahía de Puno
1989 – 1995	11.69		315.67	2.17				210	Goyzueta 2009	RNT, sector Puno
1996 - 1998	0.2 - 4	0.1 – 0.8							Moreau et al., 2003	Huiñamarca
1999 – 2000	10.22 (5 – 13)		336 (152 amarillos, 184 verdes)	2.08				22	PELT, 2000	Titicaca, lado peruano, 22 comunidades
2002	3.66-5.36	0.63-1.14	702-705	1.5-1.8	1.9-2.0				Roque et al. 2003	Iscata, Perú
2007 – 2009	7.58	1.96							Gutierrez 2014	RNT, Sector Puno

Según las épocas del año, los Informes de Monitoreo de la RNT (2008 – 2014) (AIDER – RNT, 2015) evidencian que la mayor productividad en biomasa de totora verde se presenta en el segundo semestre (abril, mayo y junio), donde en la mayoría de lugares la totora alcanza su máxima madurez y concluye su desarrollo fenológico y el período de senescencia empieza a partir de julio y abarca hasta setiembre época en que se presenta la menor biomasa verde. Con esta información resulta un promedio histórico de biomasa de 53.55 ton/ha (Tabla 7).

Tabla 7

Promedios de biomasa en materia verde de totorales de la RNT Sector Puno, según época del año y promedio histórico (2008 – 2014), según AIDER-RNT (2015).

EPOCA	Kg/m ²	Ton/ha
I trimestre (Ene, feb, mar)	5.14	51.4
II trimestre (Abr, may, jun)	6.82	68.2
III trimestre (Jul, Ago, set)	4.28	42.8
IV trimestre (Oct, nov, dic)	5.18	51.8
PROMEDIO general RNT	5.355	53.55

Roque *et al.* (2003) evaluaron la producción forrajera comparando períodos fenológicos: en floración y madurez (Tabla 8). Según ello, la floración plena se da en marzo, con un periodo de 180 días de crecimiento y al mes de agosto lo considera como de madurez y el ciclo vegetativo comprende: rebrote, crecimiento, floración y madurez. Los dos primeros estados fenológicos dependen del régimen de lluvias y el nivel del agua, experimentando buen crecimiento y floración entre los meses de enero a marzo y la madurez llega a plenitud en agosto, luego la planta entra en senescencia y retorna como materia orgánica al suelo, perdiéndose una cantidad considerable de forraje, por ello la totora vieja es quemada para permitir un rebrote uniforme y libre de material senescente (Roque *et al.*, 2003).

Tabla 8

Parámetros productivos de la totora según eventos fenológicos – lago Titicaca (Iscata)

Variable Evaluadas	Floración	Madurez	Sig. “t”
Producción de MV, TM/ha	36.6	53.6	ns
Materia verde (MV) kg/m ²	3.66	5.36	
Contenido de MS, %	17.2	21.3	*
Producción de MS, TM/ha	6.3	11.4	*
Materia seca (MS) en kg/m ²	0.63	1.14	
Altura de planta, m	1.9	2.0	ns
Altura de corte, m	1.5	1.8	*
Densidad, tallos aéreos/m ²	702	705	ns

h) Importancia económica y ecológica de la totora en el lago Titicaca

- **Importancia ecológica.** La totora permite el mantenimiento de la dinámica del ecosistema lacustre y de sus componentes; sus semillas son alimento para diversas aves granívoras, los rizomas y la parte basal del tallo son utilizados también por invertebrados diversos e incluso roedores, proporciona refugios y zonas de reproducción para aves y la mayoría de especies de peces del lago se

dirigen hacia los totorales a desovar y completar sus ciclos reproductivos (AIDER - RNT, 2015).

La totora ha sido utilizada como fitoremediador bastante eficiente en lagunas de tratamiento de aguas servidas, tienen la capacidad de absorber contaminantes y disminuir parámetros como la DBO5, aumentar los niveles de oxígeno y disminuir nutrientes (Bedoya, 2014; Ramos-Franco *et al.*, 2017); pueden depurar metales pesados en un 85%, coliformes en un 99%, nitrógeno y fósforo en un 33 y 20% respectivamente (Delgadillo *et al.*, 2010), en ello radica su importancia en sistemas de tratamiento de aguas residuales tipo *wetlands*.

Así mismo tienen la capacidad de fijar carbono atmosférico, que constituye el principal gas de invernadero, en este proceso liberan oxígeno purificando el aire para beneficio humano y del ecosistema en general, calculándose una capacidad de fijación desde 23.09 t CO₂/ha en un ecosistema con alta eutrofización cultural en el lago Titicaca (Maldonado, 2012), 31.50 t CO₂/ha en el ámbito de la RNT (Gutierrez, 2014) hasta 46.47 t CO₂/ha también en la RNT (Ttimp, 2012) y este potencial es posible aprovecharlo a través del comercio de bonos de carbono.

Según los criterios de Barbier (2011), las macrófitas acuáticas como la totora dentro de los humedales tienen importancia porque participan en:

- Purificación del agua
- Secuestro de carbono
- Mantenimiento de la pesca, caza y actividades de forrajeo
- Turismo, recreación, educación e investigación
- Beneficios culturales, espirituales y religiosos
- Atenúa y/o disipa las olas, amortigua los vientos, favorece la captación de nutrientes y contaminantes, así como la retención y el depósito de partículas.
- Genera productividad y diversidad biológicas
- Crea un hábitat reproductivo adecuado y zonas de cría con espacios protegidos.

- Ofrece un paisaje único y estético, como hábitat adecuado para distintas especies de fauna y flora.
- **Importancia económica.** La totora, por los usos diversos que le atribuye la población ribereña, tiene importancia como forraje ya que es aprovechado para la alimentación de animales y es la base de la alimentación ganadera en la zona ribereña para autoconsumo y para comercialización (Roque *et al.*, 2003). La totora madura es aprovechada para la fabricación de techos de viviendas, chozas, embarcaciones de diferentes tamaños (balsas), artesanías, quesanas, entre otros; las islas flotantes Uros y sus viviendas son construidas y mantenidas permanentemente con totora (AIDER - RNT, 2015).

La parte basal del tallo aéreo denominado “chullu” es utilizada con fines de alimentación humana, los rizomas denominados “sacca” y “siphi” (rizoma tierno y maduro respectivamente) son utilizados también como recurso alimenticio, son consumidos en épocas de sequía y cuando el totoral emerge totalmente a tierra firme (AIDER - RNT, 2015; Goyzueta *et al.*, 2009). Los pobladores uros acostumbran preparar infusiones de las inflorescencias de la totora, a la que denominan “chumi”, probablemente tiene efectos diuréticos; además la ceniza de los tallos secos se usa como cicatrizante de heridas; esta se puede mezclar con aceite o grasa de aves silvestres y se suele aplicar en el ombligo de recién nacidos (Loza, 2010).

A partir de los servicios ecosistémicos que ofrecen los humedales, de Groot *et al.* (2012) estimaron que el precio aproximado de los lagos alcanzarían el monto de \$ 4267 ha/año (en dólares internacionales).

i) **Problemática de los totorales en el lago Titicaca**

El lago Titicaca y específicamente sus áreas de totorales vienen sopesando diversas problemáticas que afectarían su adecuado desarrollo y productividad y por consiguiente sus beneficios económicos y funciones ecológicas. Esta problemática se puede dividir en dos tipos:

- **Amenazas naturales.** Relacionados con acontecimientos naturales y que podrían estar afectando la vegetación acuática, se incluye a:

Aspectos climáticos: Eventos como inundaciones, sequías, heladas y granizadas pueden afectar la condición de los totorales y de otras macrófitas asociadas a esta. Las fluctuaciones del nivel del lago ocasionado por inundaciones y sequías, abarca un rango de variación de 6.37 m, siendo la cota más baja en diciembre de 1943 con 3806.21 msnm y la más alta en abril de 1986 con 3812.58 msnm (Roche *et al.*, 1991); en el primer caso, se reporta para 1943 la sequía más larga y severa (inicia en 1932) del siglo XX (Guevara, 2007), en donde desaparecieron por completo áreas litorales y con ellos los totorales, tal es así que por esas épocas se podía cruzar el área de totoral a pie desde la isla Estevez hasta Capachica (Goyzueta *et al.*, 2009). Otros eventos extremos de sequía se registran para enero de 1997 con una cota lacustre de 3808.12 msnm, quedando diezmados casi el 80% de totorales apareciendo amplias áreas de terreno emergente, e inundaciones en 1986 cuya cota máxima del nivel del lago llegó a 3812.54 msnm, reduciendo el 60% la cobertura de totorales (Goyzueta *et al.*, 2009).

Anualmente e históricamente los meses con menor nivel del lago son noviembre y diciembre sobrepasando levemente los 3809 msnm (Ronchail *et al.*, 2014) y en ellos también los totorales aparecen más secos y con menor biomasa pero una vez se reinician las lluvias resurge la vegetación (INRENA - RNT, 2002).

Otro aspecto relacionado al clima es la aparición del fenómeno El Niño, que repercute en el descenso del nivel del lago y por tanto en la productividad y cobertura de totorales, tal como sucedió en los años 1983, 1987, 1992, 1997 y 2009 (Goyzueta *et al.*, 2009; Ronchail *et al.*, 2014). El cambio climático en humedales altoandinos es una amenaza importante y en años de El Niño se genera gran tensión hídrica exacerbando procesos de eutrofización y colmatación por sedimentos (Franco - Vidal *et al.*, 2013).

- **Colmatación del lecho acuático.** Goyzueta *et al.* (2009) afirma que en la RNT dejan de aprovecharse unas 500000 ton de totora anualmente, las cuales se depositan en el fondo al cumplir su ciclo biológico, lo que coadyuvaría al incremento paulatino del sustrato hasta la eutrofización y colmatación trayendo consecuencias negativas al ecosistema y al mismo totoral. Sin

embargo el proceso de descomposición constituye la contraparte del proceso de producción de materia orgánica en los ciclos biogeoquímicos permitiendo el balance en el flujo de materiales como el carbono en los ecosistemas (Odum & Barrett, 2006); es decir principalmente microorganismos (bacterias y hongos) desintegran la vegetación y devuelven el carbono, nitrógeno y oxígeno básicamente como gas al medio abiótico y una fracción la aprovechan para conformar su propia biomasa (Molles, 2006; Smith & Smith, 2001) y al cabo de unos dos años desaparece hasta el 95% de la biomasa en el caso de plantas leñosas (Molles, 2006). Complementando ello, en el lago Titicaca la totora es rápidamente descompuesta por la fauna de invertebrados sobre todo cuando se eleva la temperatura y bajo condiciones de elevada eutroficación (Constantini *et al.*, 2004). Se sabe además que en los humedales la relación de materia orgánica viva y materia orgánica muerta es 1: 10 – 100, ello implica que la producción primaria es consumida principalmente por detritívoros (60 a 90% de las partes aéreas de los macrófitos y el 100% de sus partes enterradas) y muy poco por los herbívoros (Álvarez, 2005).

Los tejidos de totora presentan un 84 % de humedad (Carranco *et al.*, 2002) y sólo el 16% de materia es sometida a procesos de descomposición. De esta materia seca, además para el caso de otras ciperáceas, el 48.9 % es carbono y otro 48.5 % oxígeno (Raya & Aguirre, 2009), es decir el 97.4% de ese 16% de materia seca, durante la desintegración se disipan principalmente como gas a la atmósfera.

- **Amenazas de origen antrópico.** La gran mayoría de amenazas y riesgos para los totorales tienen origen en actividades humanas, como:

Contaminación. En el lago Titicaca, existen puntos focalizados con problemas de contaminación y eutroficación, que incluye principalmente la bahía interior de Puno (Northcote *et al.*, 1991), la desembocadura del río Ramis cuyas aguas traen metales pesados procedentes de la actividad minera cuyas aguas ingresan finalmente al lago Titicaca (Gammons *et al.*, 2006), las aguas del río Coata que también acarrear aguas residuales de la ciudad de Juliaca y luego ingresan al Titicaca en las inmediaciones de las localidades de Coata y Capachica (INRENA - RNT, 2002). Además en el sector boliviano el

lugar con mayores impactos por contaminación constituye la bahía de Cohana, la cual recibe no sólo aguas residuales de la ciudad de El Alto, sino además de actividades agropecuarias y minería de las inmediaciones (Fontúrbel, 2005; Molina *et al.*, 2017).

Se considera que los procesos de contaminación tienen efectos de algún modo en la distribución abundancia y calidad del totoral. Por ejemplo, en la bahía interior de Puno por el año 1975 la totora cubría un 20% de la superficie total y para el año 2012 apenas el 5% y solamente en la parte sur enfrente de la localidad de Salcedo (Loza *et al.*, 2016). La Reserva Nacional del Titicaca también reporta daños y disminución del área de totorales en el área donde desembocan las aguas del río Coata (INRENA - RNT, 2002), que arrastra consigo aguas residuales de la ciudad de Juliaca, incluyendo desde poblados humanos ubicados en su curso superior, como: Lampa, Santa Lucia, Cabana y Cabanillas.

- ***Quema de totorales.*** La quema de totorales se practica en época seca, entre los meses de julio a noviembre, el material vegetal en estas condiciones es propicio para la propagación del fuego, siendo esta actividad más intensa en años de sequías o con períodos secos más prolongados (Loza, 2010). Penalmente, en el Perú constituye un delito la quema de bosques y formaciones boscosas, aunque existe un vacío con respecto a la quema de otro tipo de vegetación (MINAM, 2008).

Las quemas en la RNT Sector Puno se han dado principalmente en las inmediaciones del canal Huili, en los sectores de Uros, Capujra, Huerta Huaraya, Collana y Yanico; además en las jurisdicciones de Llachón, Yapura, Capano y Yasín. Se ha reportado que durante el 2007 y 2008, se tuvieron de 400 a 600 ha de totorales quemados y en el 2009 aproximadamente unas 150 ha (Gutierrez & Arivilca, 2009); sin embargo, según la percepción de pobladores y personal guardaparque de la RNT, en el 2010 se observaron mayor cantidad de quemas en relación a los anteriores y en los años 2013 y 2014 las quemas no han sido muy perceptibles ocurriendo en áreas pequeñas focalizadas (AIDER - RNT, 2015).

Las quemas se practican con dos fines principalmente: aprovechar el rápido rebrote de plántulas de totora para la alimentación del ganado en época seca logrando brotes verdes con mayor rapidez para uso posterior, y con la finalidad de limpiar el área para facilitar la extracción de huevos de los nidos de aves silvestres (Loza, 2010). Se desconocía científicamente los efectos de esta práctica en el Titicaca; aunque se sabe que la quema en algunos ecosistemas es necesaria y de ello depende la persistencia de determinadas especies e incluso de biomas (Molles, 2006; Smith & Smith, 2001), otros estudios revelan que las quemas son dañinas, afectan a la vida silvestre, a la fauna invertebrada, en la disminución de nutrientes (volatilización del nitrógeno por ejemplo), la disminución de materia orgánica, contaminación atmosférica, efectos en el agua, entre otros (González, 2017; Santelices & Litton, 1996). Aunque para el ámbito del lago Titicaca Goyzueta *et al.* (2009) opina que los daños no suelen ser significativos, pero Paredes (2010) refiere que los incendios en humedales son un problema de importancia que afectan estos ecosistemas.

- ***Pastoreo directo de totora en el lago.*** Cuando los niveles del lago disminuyen su nivel histórico (3810 msnm) y en épocas de estiaje, usuarios ingresan ganado vacuno al totoral para realizar un pastoreo directo, incluso los animales se desplazan dentro del lago, lo que propicia el pisoteo de los rizomas del lecho disminuyendo su capacidad de propagación y en períodos muy secos cuando el totoral queda expuesto a la superficie ingresa ganado porcino, siendo más perjudicial ya que escarban el sustrato para consumir rizomas latentes, influyendo en la regeneración del totoral (Apaza *et al.*, 2006; Loza, 2010).
- ***Otras causas antropogénicas.*** Actividades humanas como el permanente crecimiento de centros urbanos y actividades agrícolas, afectan humedales aledaños principalmente cuando estos son rellenados (Correa *et al.*, 2011), similarmente la proliferación de residuos sólidos, construcción de canales y el incremento de diversos animales domésticos afectan también el desarrollo de macrófitas (Paredes, 2010). La acumulación de sedimentos en el lecho de los humedales por causas de obras civiles e hidráulicas, disminuye la capacidad de almacenamiento de agua (Franco *et al.*, 2013), incluyendo por causa de escorrentías no controladas y el inadecuado drenaje de aguas urbanas (Loza *et al.*, 2016) lo que podría afectar también el desarrollo de totorales.

1.1.2. Productividad primaria y ecosistemas de humedales

La cantidad de materia seca que contiene cualquier tejido vegetal, representa su nivel de eficiencia para asimilar la energía procedente del Sol y la capacidad para conformar materia orgánica, la que luego será utilizada para sus propios procesos fisiológicos y parte fluirá por los demás componentes bióticos del ecosistema, denominándose a esto como “productividad primaria” (Odum & Barrett, 2006; Tyler-Miller & Spoolman, 2019). Y, la productividad primaria neta viene a ser la cantidad de energía disponible para los consumidores (Molles, 2006). Así, mientras mayor sea la capacidad de acumulación de biomasa en materia seca (MS) por área y tiempo, mayor será la eficiencia productiva de la planta.

Bian *et al.* (2010) indican que la productividad primaria neta (PPN) es la materia orgánica acumulada por las plantas verdes en unidad de tiempo y unidad de área y es una variable importante de la actividad de la vegetación, además que también es un criterio fundamental en el balance de carbono del ecosistema y en la regulación de los procesos ecológicos.

Los humedales según la Convención Ramsar son: “extensiones de marismas, pantanos y turberas, o superficies cubiertas de aguas, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros. Adicionalmente los humedales podrán incluir sus zonas ribereñas o costeras adyacentes, así como las islas o extensiones de agua marina de una profundidad superior a los seis metros en marea baja, cuando se encuentren dentro del humedal” (Secretaría de la Convención Ramsar, 2010).

Los humedales deben reunir tres características (Cowardin *et al.*, 1979 *cit op* Lopez-Portillo *et al.*, 2010): 1) El suelo, al menos periódicamente, alberga hidrófitas; 2) Los suelos son hídricos no drenados, y 3) el sustrato está cubierto con agua somera o saturado por un intervalo anual, durante la estación de crecimiento de las plantas.

Entre los servicios que prestan los humedales, sobresale su papel en el ciclo hidrológico, al servir como reguladores de los flujos de agua y en algunos casos por ser fuente de abastecimiento para la población o como auxiliares en el tratamiento de aguas residuales; además, por la capacidad calórica del agua, el efecto de la

vegetación sobre el ambiente y su alta productividad, los humedales juegan un papel fundamental en el clima mundial como reguladores de emisiones a la atmósfera (Lopez-Portillo *et al.*, 2010).

Con un alto valor económico y una variedad de funciones ecológicas, los humedales son ecosistemas especiales en transición entre la tierra y el agua dulce, son fuente de materiales, tiene función como convertidor, es sumidero de CO₂ y estabilizador del clima a escala global; sin embargo, con el aumento de la población humana y el crecimiento de la economía, los ecosistemas de humedales enfrentan fuerte impacto y daño, y como su componente esencial, la productividad primaria neta (PPN) es uno de los factores que reflejan la salud de estos ecosistemas (Bian *et al.*, 2010).

1.1.3. Ecología del fuego

El fuego es una reacción química (proceso por el cual una o más sustancias se transforman en otras diferentes) conocida como combustión, la que consiste en una oxidación rápida del material combustible con desprendimiento de energía, en forma de luz, calor y gases (CENAPRED, 2015); esta reacción se da entre el oxígeno y un material oxidable y se manifiesta en la llama, cuyo producto es el inverso de la fotosíntesis (Kunst, 2011). En la quema de plantas el material oxidable está compuesto por vegetal vivo y muerto de diferentes especies, los mismos que están constituidos por agua, celulosa, hemicelulosa y lignina entre los compuestos más importantes de la biomasa aérea, el resto está formado por terpenos, taninos, resinas, aceites, ácidos orgánicos y minerales, componentes químicos que varían según el tipo de especies vegetales (Bernardis *et al.*, 2008).

Según López *et al.* (1999), se puede asignar una fórmula química al combustible vegetal, que representa de manera aproximada la proporción de átomos de carbono, hidrógeno y oxígeno encontrados en diferentes pastizales: C₆H₉O₄ que representa un 49.65% de C, 6.20% H y 44.13% O. De esta manera, la ecuación general de la combustión de un combustible vegetal cuando es oxidado completamente quedaría de la siguiente manera (Bernardis *et al.*, 2008): $4 \text{ C}_6\text{H}_9\text{O}_4 + 25 \text{ O}_2 \rightarrow 24 \text{ CO}_2 + 18 \text{ H}_2\text{O} + 11.6 \times 10^6 \text{ Joules}$, por tanto el calor de combustión promedio de un material vegetal es aproximadamente 20 kJ/g (4800 cal/g); para el caso del pastizal propone la siguiente reacción para representar el material combustible (M son los minerales): $4 \text{ C}_6\text{H}_9\text{O}_4 (\text{M}) + 24 \text{ O}_2 \rightarrow 24 \text{ CO}_2 + 18 \text{ H}_2\text{O} + \text{N}_2\text{O} + \text{SO}_2 + \text{cenizas} + 10.67 \times 10^6$

Joules; según esta ecuación, la energía liberada en la combustión de materia seca de biomasa aérea es de aproximadamente 18 kJ.

La temperatura de encendido es la necesaria para calentar un combustible y que pueda arder; la madera lo hace entre los 190 y 264 °C y la humedad contenida en el combustible tiene que ser evaporada (a 100° C) antes de que pueda calentarse lo suficiente para arder bien; la combustión de residuos vegetales emite CO₂, CH₄ y N₂O, ceniza (minerales que no se incineran), humos condensados y productos de la combustión incompleta cuando el oxígeno es poco disponible y la biomasa está húmeda, como el CO y hollín (partículas de carbono sin quemar) (Quintero & Moncada, 2008).

Como producto de la combustión se han identificado más de 200 compuestos, entre los principales se encuentran CO₂, agua, etano, propano, propileno, metil y etil-acetileno, ácidos orgánicos aldehídos y furanos, además durante la quema se genera un gran número de partículas, producidas en la pirólisis y combustión siendo la mayor parte líquidas formadas por la condensación de vapores orgánicos y se presentan en formas esféricas (López *et al.*, 1999). Las partículas sólidas presentan formas diversas, con tamaños que varían entre 0.01 μm y 5 μm, que forman el humo (Dentoni & Muñoz, 2013). Como producto de la quema queda depositado sobre el suelo (o el agua) el residuo de la combustión, denominado comúnmente cenizas que está formada por materia orgánica parcialmente quemada y ceniza propiamente (Bernardis *et al.*, 2008); sin embargo, se logra obtener cenizas sin resto de material orgánico cuando la temperatura alcanza los 550°C durante tres horas (AOAC, 2005). En la práctica de la quema prescrita de pastizales esto no ocurre, si bien la temperatura supera los 550°C, el tiempo que permanece es mucho menor y en consecuencia queda material vegetal sin quemarse (Bernardis *et al.*, 2008).

En quemas de pastizales Bernardis *et al.* (2008) encontró que la temperatura en la superficie del suelo alcanzaba entre 280 a 350°C, a 0.5 cm de profundidad 149 a 186°C, a 2 cm de profundidad 59 a 70°C y a 50 cm del suelo 35 a 58°C, por ello no tendría efecto importante sobre la microflora del suelo.

Las prácticas de quema, según la FAO (1996), pueden ser consideradas como: fuego controlado o quema prescrita y fuego sin control. Cuando el fuego no es controlado

puede llegar a ser destructivo; pero si se somete a un control se puede alcanzar ciertos resultados deseados en el área quemada (Dentoni & Muñoz, 2013).

El fuego se ha utilizado principalmente para la habilitación de terrenos con fines agropecuarios o para la eliminación de residuos de cosechas agrícolas, forestales o de pastizales y a pesar de su generalizado empleo como herramienta de manejo en muchos lugares, comúnmente se desconocen todos los efectos que produce su uso sobre el sitio (Santelices & Litton, 1996) y el fuego es considerado a veces perjudicial y a veces benéfico, en cualquier caso, siempre repercute sobre los recursos naturales y el ecosistema por lo que es esencial tener en cuenta su efecto probable antes de emprender su práctica (Khouri & Oliveira, 2006).

El fuego es considerado como uno de los mayores desastres en bosques y zonas de monte bajo, pero es una de las principales fuerzas motoras en la evolución de las plantas y en el desarrollo de la vegetación (Smith & Smith, 2001). El fuego iniciado por causa humana o a partir de rayos, contribuye en la estructura de paisajes como la sabana tropical, ayudando a mantener su condición como pradera con árboles dispersos, en el bosque boreal posibilita el resurgimiento de especies dependientes del fuego como algunas especies de pinos y en regiones con clima mediterráneo donde bosques y matorrales han adquirido resistencia al fuego (Molles, 2006). En biomas adaptados, los incendios periódicos producen el “climax de incendio”, donde los árboles rinden menos madera pero de mejor calidad y propicia un mejor hábitat para algunas aves de caza, en praderas los incendios ayudan a mantener la vegetación herbácea en competencia con las leñosas (Odum & Barrett, 2006). En el mundo el 46% contiene hábitats dependientes del fuego, 36% son sensibles al fuego y el 18% independientes del fuego (TNC, 2004) (Figura 4).

En ecosistemas sensibles al fuego la mayor parte de plantas y animales carecen de adaptaciones que les permiten responder de manera positiva o recuperarse después de un incendio; típicamente, estas áreas son húmedas y poseen una vegetación que inhibe el inicio o la propagación del fuego, por ello en estos ecosistemas el fuego puede influenciar en su estructura, en la abundancia relativa de las especies a largo plazo o limitar el tamaño del ecosistema, tales como los bosques tropicales húmedos del Amazonas (TNC, 2004). Se calcula que el 15% de madera que se destruye en el

mundo es por incendios y son responsables de enormes cantidades de carbono a la atmósfera (Montané de la Vega, 2012).

De este modo los incendios varían entre extremadamente devastadores hasta los que son más benéficos que nocivos, de modo que en muchos casos el incendio sin control es nocivo para los intereses del hombre, pero puede tener utilidad cuando es correctamente controlado en determinados tipos de vegetación (Daubenmire, 1986). Por ello es necesario conocer la ecología del fuego para cada tipo de vegetación y esto implica estudiar profundamente el impacto del fuego en el medio (Ladrach, 2009) para cada ecosistema en particular; por ello en la actualidad las investigaciones sobre incendios de vegetación cobran cada vez mayor importancia (Huerta & Ibarra, 2014).

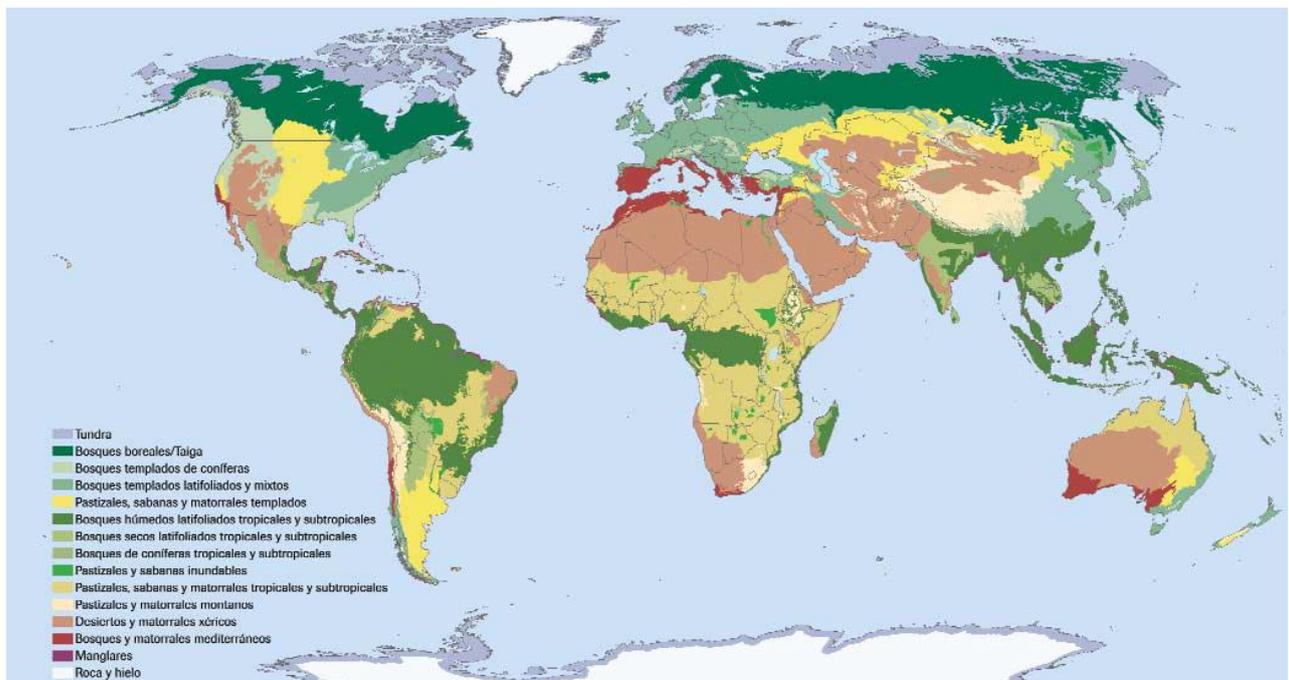


Figura 4. Regímenes del fuego en ecorregiones prioritarias.

Fuente: Hammill & Tasker, 2010.

a) La necesidad del fuego en los ecosistemas

El fuego juega un rol importante en algunos ecosistemas, muchas plantas nativas de vegetación esclerófila dependen del fuego para romper la dormancia de semillas; también remueve la competitividad de plantas dominantes, propiciando más luz y lluvia en la superficie del suelo (Hammill & Tasker, 2010).

El fuego tiene efectos estimulantes sobre algunas plantas, por ejemplo *Epilobium angustifolium* tiene especímenes estériles y enanos en bosques que no han sido quemados y casi no se notan por su tamaño, pero cuando el fuego destruye los árboles estas plantas alcanzan varias veces su tamaño y florecen abundantemente; otras hierbas son fácil presa del fuego pero se estimulan produciendo grandes cantidades de semillas, por ejemplo *Aristida stricta*, *Cynodon dactylon*, *Paspalum notatum* y *Andropogon gerardi* (Daubenmire, 1986).

Rol ecológico del fuego (Lugo, 1995):

El fuego influye en el ambiente físico-químico en:

- La liberación directa de elementos minerales como cenizas.
- La liberación indirecta de elementos al aumentar las tasas de descomposición.
- Volatilización de algunos nutrientes (N, S).
- Reducción de cobertura vegetal, aumentando así la insolación.
- Cambiando las temperaturas del suelo debido a la mayor insolación.

El fuego regula la producción y acumulación de materia seca por:

- Reciclaje de tallos, follaje, la corteza y la madera de las plantas.
- Consumo del mantillo, capas de humus y ocasionalmente incremento de suelo orgánico.
- Crean gran reserva de materia orgánica muerta matando, pero no consumiendo vegetación.
- Generalmente estimula el aumento de la producción primaria neta al menos en escalas de tiempo cortas.

El fuego controla las plantas y comunidades mediante:

- Activando la liberación de semillas.
- Alterando semilleros.
- Eliminando o reduciendo temporalmente la competencia por la humedad, los nutrientes, el calor y la luz.
- La estimulación de la reproducción vegetativa de algunas plantas.
- Estimulación de la floración y fructificación de muchos arbustos y hierbas.
- Eliminación selectiva de componentes de una comunidad vegetal.

- Influencia en la composición de la comunidad y la etapa de sucesión a través de su frecuencia y/o intensidad.

Determina patrones de hábitat de vida silvestre y poblaciones:

- Determina cantidad, disponibilidad y palatabilidad de alimentos para herbívoros.
- Regula rendimientos de las plantas productoras de frutos secos y bayas.
- Regula poblaciones de insectos que son fuente importante de alimento para muchas aves.
- Controla la escala del mosaico vegetativo total a través del tamaño, la intensidad y la frecuencia del fuego.
- Regulación de poblaciones de macroinvertebrados y peces pequeños.

El fuego influye en los insectos, parásitos, hongos, etc., por:

- La regulación del mosaico vegetativo total y la estructura de edades del individuo que se encuentra dentro de él.
- La desinfección de plantas contra patógenos.
- Produciendo carbono vegetal que puede estimular ectomicorrizas.

El fuego también regula los números y tipos de organismos del suelo; afecta los patrones de evapotranspiración y el flujo de agua superficial; cambia la accesibilidad y el atractivo estético de un área y libera productos de combustión a la atmósfera.

b) Propósitos y valor práctico de la quema de vegetación

El registro fósil demuestra que incendios ocasionados por los rayos han destruido periódicamente la vegetación de la Tierra desde su origen; luego a esto se aunó la acción del hombre primitivo, que por diversas razones quemó la vegetación y con el avance de la civilización los incendios fueron más numerosos (Daubenmire, 1986).

Dentro de la agricultura la quema de vegetación constituye un método empleado desde hace miles de años por su eficacia en clarear el terreno y dejarlo apto para sembrar rápidamente y pastorear ganado, ello y la alta fertilidad inicial del suelo ha permitido que generación tras generación se puedan producir los alimentos que

las sociedades necesitan y esta técnica es muy común en sistemas de agricultura migratoria (Molina, 1997).

Se hace uso del fuego también para deforestar con mayor rapidez áreas del bosque, lo que empobrece muchas veces el suelo al ir carbonizando la materia orgánica y eliminando ciertos organismos que forman parte del mismo, indispensables para su equilibrio (Montané de la Vega, 2012). En general el uso del fuego ocurre de distintas maneras y para distintos propósitos, siendo los más comunes (Ladrach, 2009):

- Quemadas utilizadas para la conversión de monte a usos agropecuarios
- Quemadas agrícolas o para renovar pastizales
- Quemadas prescritas utilizadas como parte del manejo forestal
- Quemadas prescritas para mejorar el ambiente para la fauna y flora silvestre en ecosistemas que dependen del fuego para su existencia.

En el lago Titicaca la quema de totorales es una práctica muy común para estimular un mayor y más rápido crecimiento de forraje tierno para el ganado, también se ha justificado como una práctica que ayuda a mantener el totoral y evitar procesos de colmatación del lecho acuático (Goyzueta *et al.*, 2009).

c) Respuestas de las plantas y tipos de fuego

Los incendios forestales pueden tener dos tipos básicos (Odum & Barrett, 2006):

- *Incendios superficiales*. Son selectivos, limitativos para algunos y no para otros y favorecen el desarrollo de ecosistemas con tolerancia a incendios (bosques de robles, pino palustre).
- *Incendios de copas*. Intensos e incontrolables, destruyen la gran parte de la vegetación y materia orgánica.

En el primer tipo el incendio se desarrolla a nivel del suelo consumiendo la litera y el humus, matando plantas herbáceas y arbustos, el mayor daño lo causan en árboles jóvenes; producto de este fuego superficial y por la acción del viento se pueden encender las copas de los árboles (fuegos de copa), matando muchos árboles (Santelices & Litton, 1996).

En suelos profundos y con abundante materia orgánica se pueden generar también los *fuegos subterráneos*, que queman la materia orgánica sobre el suelo mineral, se caracterizan por quemar bajo la superficie, ser muy inflamables y pueden matar a todas las plantas que desarrollan su sistema radicular en la materia orgánica, son de combustión lenta y generan altas temperaturas y este tipo de fuego destruyen el 100% del suelo y llevan al ecosistema a una fase de sucesión primaria, necesiándose 10000 años para su recuperación (Santelices & Litton, 1996).

La quema prescrita. Considerada como parte de las acciones de quema controlada, es la que se realiza según un plan técnico bajo prescripción, condicionado por el manejo adecuado de combustibles, clima y topografía, según objetivos marcados y compatibilidad ecológica (Martínez, 2001). La quema controlada no parece afectar el crecimiento forestal, si las especies son resistentes al fuego y la quema es leve; sin embargo, un incendio muy caliente puede destruir un bosque o, como mínimo, dañar los árboles y permitir la entrada de hongos de pudrición que reduce su calidad y el valor de la madera en pie (Ladrach, 2009).

Por definición, las quemas prescritas se encienden intencionalmente bajo un clima y condiciones ambientales favorables y están diseñadas para modificar la estructura del hábitat (como la reducción de la vegetación de matorral) sin destruir sus componentes principales (como los árboles maduros) (Main & Tanner, 2009). Sin embargo es necesario tener en cuenta que la exclusión de los incendios o su uso como herramienta de control, depende totalmente del tipo de comunidad que se desee o resulte más conveniente, desde un punto de vista del uso de la tierra, así los incendios son particularmente importantes en praderas y sabanas ya que favorece al pasto respecto a los árboles (Odum & Barrett, 2006).

d) Impactos del fuego en el ambiente

Los incendios y las quemas tienen impactos sobre diferentes fases del ambiente, entre las principales se tiene (Ladrach, 2009):

- La calidad del aire
- La fauna silvestre
- El suelo y la biota edáfica
- El crecimiento y desarrollo de las plantas

○ Los bosques naturales

Los incendios presentan efectos de primer orden, que incluyen a aquellos que evidencian efectos ecológicos y sociales directamente atribuibles al mismo por estar muy cerca del fuego en espacio y tiempo y los efectos de segundo orden surgen por causa del primero alcanzando efectos posteriores en los componentes, por ejemplo, un incendio puede consumir vegetación y dejar un sitio expuesto y predisposto a la erosión masiva, pero es la naturaleza específica de la precipitación posterior al incendio lo que determina la erosión real (Dickinson & Ryan, 2010). La Figura 5 ilustra las relaciones entre estos efectos en el ecosistema.

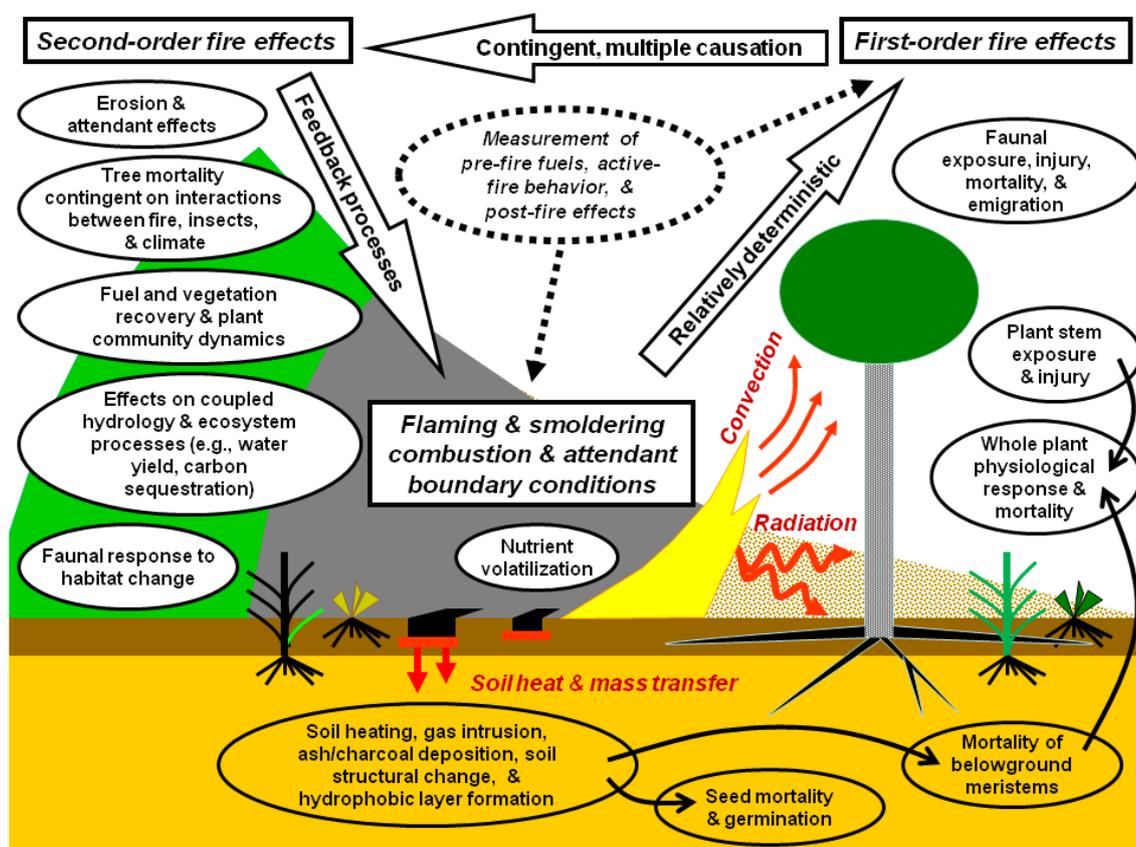


Figura 5. Efecto ecológico de los procesos de combustión, transferencia de calor y masa. Fuente: Dickinson & Ryan, 2010.

Además, los efectos de los incendios en la vegetación se asocian a su intensidad, recurrencia y duración, pudiendo provocar *efectos directos* tales como: pérdida de fauna silvestre, pérdida de vegetación y degradación del suelo; por otro lado, los *efectos indirectos*, van desde la erosión del suelo, contaminación del agua, ensuciamiento de represas y deslizamientos de tierra, los que conllevan a generar problemas ambientales, sociales y socioeconómicos (Úbeda & Sarricolea, 2016).

El fuego elimina la competencia para las especies sobrevivientes, por tanto, especies resistentes siempre aumentan su abundancia a expensas de las asociadas sensibles (Daubenmire, 1986). Los fuegos de superficie no tienen gran duración, pero pueden disminuir la permeabilidad al eliminar la materia orgánica y destruir organismos del suelo y semillas (Montané de la Vega, 2012). Overbeck (2005), en un estudio en pastizales subtropicales del sur de Brasil, determinó que la diversidad disminuye notablemente después de 3 o 4 años luego del fuego.

Quemas prescritas en pastizales realizadas a fines de invierno en vegetación inactiva tuvieron consecuencias neutrales o positivas para la producción ganadera, no hubo significancia en la productividad, pero mejoró en calidad de forraje a corto plazo (Augustine *et al.*, 2010). Otro estudio reportó que la quema prescrita anual no difiere en la productividad comparado con el testigo en pastizales, sin embargo la quema bianual si incrementó significativamente la biomasa en materia seca en la primavera (Bernardis *et al.*, 2005), aunque Scheintaub *et al.*, (2009) manifiestan que en pastizales de hábitats secos y semisecos la quema tiende a disminuir la productividad o mantenerla sin cambios, pero la comunidad varía, aumentando herbáceas perennes y disminuyendo las anuales. Otro estudio también demostró que la quema reduce significativamente la biomasa de plantas herbáceas y aumenta la diversidad de malezas luego de un año posterior a la quema (Twidwell *et al.*, 2012).

En ecosistemas boscosos de zonas boreales, la mayoría sugieren efectos benéficos; por ejemplo en un bosque templado de pinos en México se concluyó que la productividad es mayor en áreas incendiadas, beneficiando especialmente a *Pinus pseudostrobus* con más individuos en volumen por hectárea (Ramos *et al.*, 2017). Al reducir la competencia con otras plantas mejora la productividad del árbol, aumentando principalmente su crecimiento y su ancho basal, pero en quemas de alta severidad hay un alto riesgo de pérdida de productividad a largo plazo (Lindeburg, 1990). Cuando las quemas se hacen en primavera hay más posibilidades de mantener la productividad de bosques de pino (Hatten *et al.*, 2012). En algunos de estos bosques la diversidad y la densidad disminuye con la quema (Keeling *et al.*, 2006), en otros no afecta la diversidad (Gallegos *et al.*, 2014).

En un bosque tropical deciduo (Tailandia) se comparó la diversidad y producción en un área protegida del fuego por 27 años con otro frecuentemente quemado, en el área

protegida se presentó mayor diversidad de plantas y de árboles, mayor número de individuos y mayor densidad de árboles, disminuyendo además la mortalidad y daños en la foresta (Kafle, 2006).

En general las plantas responden mediante tres vías a la acción del fuego: enraizar bajo el suelo formando lignotúberes, germinar las semillas almacenadas en el suelo o dispersarse hacia afuera del área quemada (Hammill & Tasker, 2010).

1.1.5. Efectos de la quema en las características químicas y bromatológicas

El fuego en pastizales elimina material vegetal viejo, muerto y de baja calidad como forraje; después de una quema el rebrote es joven, verde y de considerablemente más alta calidad que el material vegetal muerto o tejido maduro y los animales son atraídos por este nuevo material más nutritivo (Weir *et al.*, 2011).

Estudios evidenciaron que la calidad de forraje, en cuanto a proteínas, aumenta inmediatamente después del fuego en primavera boreal (abril), pero disminuye paulatinamente a través de los meses (Augustine *et al.*, 2010; Weir *et al.*, 2011) y si se quema en época de crecimiento (agosto del verano boreal) la calidad disminuye desde el inicio prolongándose por más meses y el contenido de proteínas al final puede ser hasta el doble de las áreas sin quemar o las quemadas hace más tiempo; es decir, áreas recientemente quemadas (menos de un año después del fuego) contienen mayor calidad forrajera que áreas quemadas hace más tiempo (Weir *et al.*, 2011).

El contenido de nitrógeno con el fuego en sabanas tropicales de la India incrementó significativamente en brotes, raíces, lecho y suelo en 17, 15, 7 y 18% respectivamente, el contenido de fósforo aumentó en brotes y raíces en 38 y 30% respectivamente; en áreas sin quemar el nivel de proteínas en las plantas alcanzó 8.18% y en zonas quemadas llegó a 9.56%, aunque el nivel de carbono fue mayor en el primero con 38.59% (Singh, 1993).

Contrariamente, en otra sabana con predominio de *Trachypogon* en Venezuela, la vegetación herbácea en materia seca presentó mayores cantidades de nutrientes N, P, Ca, Mg y K antes de la quema, medido en kg/ha; por ejemplo antes de quemar hubo 4.12 kg/ha de nitrógeno, 0.96 de fósforo, 2.62 de calcio, 1.97 de magnesio y 3.06 de potasio y después de la quema se encontró contenidos de 0.07, 0.02, 0.04, 0.03 y 0.05

respectivamente de los nutrientes, calculándose que el 92% de estos elementos se liberaron hacia la atmósfera (Hernández-Valencia & López-Hernández, 2002).

En otro estudio en sabana al Norte de Camerún (Klop *et al.*, 2009), con quemas en la estación seca, al inicio, a la mitad y al finalizar la estación seca, los datos obtenidos entre enero y abril (seca) después de la quema, mostraron que de las quemas al inicio las plantas tuvieron unos 0.85% de nitrógeno, de la estación media 1.3% y al final de la estación no hubo material vegetal por la quema; la vegetación sin quema presentó 0.6% de nitrógeno. Se presentaron mayores niveles de nitrógeno (y por tanto proteínas) cuando se quemó a la mitad de la estación seca. Al evaluar ya en época lluviosa (mayo – julio) en todos los tratamientos (quema y sin quema) se alcanzó similares contenidos de nitrógeno bordeando el 1.2%.

1.1.6. Efectos de la quema en las condiciones del agua en humedales

Incendios naturales usualmente son más severos que los incendios prescritos y se espera que produzca menos efecto en la calidad de humedales adyacentes a la quema; de hecho, el pH puede incrementar después del fuego, al igual que el fósforo y los sólidos disueltos totales en el agua (USDA, 2005). Aunque Bixby *et al.* (2015) refiere que después de incendios forestales en cabeceras de cuenca, se puede evidenciar dramáticas disminuciones del O₂ disuelto y el pH aguas abajo del sistema fluvial.

Además, los efectos de los incendios sobre la calidad del agua dependen de las características orgánicas y humedad del suelo, de la severidad de los incendios y del régimen hidrológico, además la cantidad de nutrientes en el drenaje superficial están relacionados con su cantidad en el suelo, la topografía, la cubierta vegetal, la escorrentía superficial, intensidad y duración del flujo y el uso de la tierra; en áreas donde el suelo ha quedado expuesto por incendios, generalmente se incrementa la exportación de fósforo y nitrógeno (Rodríguez *et al.*, 2005).

Cuando ocurre un incendio, las principales preocupaciones con respecto a la calidad del agua son: (1) introducción de sedimentos, (2) potencial de aumentar niveles de nitratos, (3) la posible introducción de metales pesados de suelos y fuentes geológicas del área quemada, y (4) la introducción de sustancias químicas ignífugas (químicos para apagar el fuego) en los cauces que pueden alcanzar niveles tóxicos para los organismos acuáticos; la pendiente del terreno también está relacionada con la

calidad del agua, en mayores pendientes hay mayor erosión del suelo y mayor impacto al agua por el mayor movimiento de nutrientes (Neary *et al.*, 2005).

En humedales de Georgia, expuestos al fuego se incrementó el pH del agua, el carbono orgánico disuelto, el carbono inorgánico disuelto, el amonio y el nitrato, el fósforo reactivo soluble no tuvo incremento significativo respecto a humedales no expuestos a la quema de sus inmediaciones; en laboratorio se demostró que efectivamente el fuego aumenta las concentraciones de esos parámetros pero principalmente por causa del suelo quemado, no por las plantas quemadas, por ejemplo el nivel de PRS con quema llegó a 65.5 ppb y sin quema 4.34 ppb, similarmente el amonio con suelo quemado a 101.51 ppb y sin quema a 5.40 ppb (Battle & Golladay, 2003). El nitrógeno puede exceder los máximos niveles de contaminación por NO_3^- -N (10 ppm o 10 mg/L) después de un incendio severo (Neary *et al.*, 2005). Los incendios matan o dañan la vegetación y alteran la química del lecho, por lo que N y P a menudo son movilizados por el fuego, resultando en una mayor carga en los ecosistemas de arroyos y ríos (Sherson *et al.*, 2015).

Embalses San Roque y Molinos que proveen agua potable a la ciudad de Córdoba (Argentina), afectados por incendios produjeron un incremento significativo de fósforo en ambos embalses por lavado de suelos muy por encima de los valores históricos; en el tributario Cosquín a 4 meses de la quema el P llegó a 650 ug/L, siendo su histórico 200 ug/L, luego incluso a 1490 ug/L y en el río San Pedro alcanzó 250 ug/L, siendo su histórico unos 40 ug/L, este aporte adicional contribuye al agravamiento de la problemática de eutroficación (Rodríguez *et al.*, 2005).

En tres lagos de Florida USA: Little Santa Fé, Santa Fé y Bahía Melrouse aumentaron significativamente algunos parámetros del agua después de un incendio de la vegetación terrestre adyacente, siendo estos valores adaptados a promedios desde antes del fuego (1986-2007) y después del fuego (2007-2010) respectivamente: fósforo total 10 ug/L y 20 a 50 ug/L, nitrógeno total 400 ug/L y 800 a 980 ug/L, Clorofila a 7 ug/L y 15 a 20 ug/L (Ruiz, 2012).

Además de disminuir los niveles de oxígeno, el fuego puede incrementar la temperatura del agua, aumentando la actividad de patógenos en peces y elevando su actividad metabólica; aumentos de 1-5 ° C no son un problema a nivel del mar, pero sí en grandes altitudes ya que peces de aguas calientes pueden tolerar temperaturas

de arroyos por debajo de 10 mg/L y no se ven tan fácilmente afectados cuando el O₂ disminuye (USDA, 2005).

En el embalse Los Molinos, 5 meses después del fuego, se elevó la clorofila a más de 4.5 ug/L, lo que coincidió con una irrupción fuerte del alga *Microcystis aeruginosa* y en la desembocadura del río Cosquín, dos meses después, un aumento inusual de clorofila a (2.5 hasta 7 ug/L) correspondió a una floración del dinoflagelado *Ceratium hirundinella*; además en diciembre del 2003 (cuatro meses después de la quema) en Los Molinos se registró un evento de mortandad de peces, coincidente con el ingreso de una elevada cantidad de material en suspensión (0.30 m de transparencia), y bajos valores de OD (4.80 mg/L) y alta clorofila a (5.34 ug/L) (Rodríguez *et al.*, 2005).

1.2. Antecedentes

1.2.1. Estudios sobre productividad primaria en humedales

Serag (2003) en el delta del río Nilo (Egipto), determinó una biomasa aérea máxima de 30 kg/m² de materia verde de *Cyperus papyrus* en el mes de junio, disminuyendo gradualmente la biomasa para obtener su mínimo valor en invierno alcanzando los 10.1 kg/m² (enero); durante fines del otoño e invierno los culmos mueren y caen. Se encontró que los stands manejados/aprovechados producen menor biomasa en materia seca (5 – 8 kg/m²) que stand natural (2.8 – 4.4 kg/m²). Un mayor crecimiento se dio en junio y agosto (verano) alcanzando los culmos promedios de 4 m y el mínimo en diciembre (invierno) con 1 m, la densidad pico en abril y junio, disminuyendo gradualmente en otoño e invierno, produciendo brotes todo el año si hay presencia de agua, con un máximo en abril (primavera) con 60 brotes/m², en otras estaciones no excedieron los 20 brotes/m²; de acuerdo a esto se concluye que el período óptimo para el transplante de papiro es entre marzo y abril (primavera). El papiro floreció todo el año con un pico en primavera y verano y decremento gradual en otoño e invierno (45 a 50 inflorescencias/m² en abril y 3 a 5 inflorescencias/m² en diciembre. La densidad máxima se dio en abril con 120 culmos/m² en zona natural y 82 culmos/m² en zona utilizada y el mínimo en diciembre con 10 y 9 culmos/m² respectivamente. La altura promedio máximo en junio alcanzó los 4 m en medio

natural y 3.8 m en medio manejado, y el mínimo en diciembre con 1.40 y 1.20 m para zona natural y quemada respectivamente (Serag, 2003).

En un humedal de Kenia (región tropical), la biomasa seca aérea en el papiro (*Cyperus papyrus*) fue de 6486 ± 383 g/m² y 3537 g/m², con una densidad de culmos (tallos aéreos) de 15 ± 4.5 culmos/m² a 37 ± 13 culmos/m², los nuevos brotes estuvieron entre 3 ± 2 culmos/m² a 8 ± 2 culmos/m². El crecimiento fue mayor en zonas menos disturbadas por extracción con 2.5 ± 0.2 cm/día y menos en zonas altamente disturbadas con 1.4 ± 0.1 cm/día. La mortalidad de los culmos fue de 64 % debido a senescencia natural, 19 % debido a insectos y roedores, por el corte entre 3 y 24 % según la zona. La profundidad del agua tiene efectos positivos en el crecimiento del papiro, a mayor profundidad mayor crecimiento, dichas profundidades tuvieron como promedio mensual entre 38.7 a 76 cm dependiendo de la zona, siendo 24 cm en diciembre y 253 cm en junio (Rongoei *et al.*, 2016).

La productividad primaria neta en *Phragmites communis* en una reserva en Hong Kong evaluado en un período de dos años, en biomasa aérea viva total, fluctuó desde 693.4 g peso seco/m² en mayo, hasta 1250.5 g peso seco/m² en agosto, presentándose la mayor biomasa en los meses de agosto, setiembre y octubre y la menor en mayo y junio, las mayores floraciones en octubre, noviembre y diciembre y casi nula floración en mayo, junio y julio; la productividad primaria neta aérea (PPNA) alcanzó 1961.1 ± 239.7 en 1986 y 2469.4 ± 410.7 g de materia seca/m²/año en 1987, con un promedio de 2198.3 ± 416.7 g MS/m²/año o 8.24×10^7 kcal/ m²/año (Lee, 1990). La PPNA estimada en humedales de agua dulce y salada fluctúan entre 100 y 4000 g MS/m²/año, pero la mayoría están entre 1000 y 2000 g MS/m²/año (Lee, 1990).

Brinson *et al.* (1981) reportan que la productividad primaria neta en macrófitas de humedales de Norte América varía según la especie, siendo por ejemplo en materia seca para *Scirpus californicus* de 150 g/m²/año en un periodo de crecimiento de 60 días, para *Typha latifolia* de 684 g/m²/año en un crecimiento de 120 días, para *Carex lacustris* de 1580 g/m²/año en un crecimiento de 200 días; la productividad diaria para *Scirpus fluviatilis* varía de 14 a 18.2 a g/m²/día, para *Carex lacustris* entre 9.6 a 20.9 g/m²/día.

Se evaluó la biomasa en pie de *Cyperus papyrus* y la productividad primaria de las áreas no perturbadas y previamente explotadas en humedales del lago Naivasha, Kenia, estimándose que la densidad del papiro en el humedal no perturbado alcanzó 13.1 ± 1.9 tallos/m², la biomasa aérea fue de 3602 g/m² y la productividad aérea fue de 14.1 g/m²/día; mientras que en el humedal previamente cosechado alcanzó 21 g/m²/día después de 4 meses de su rebrote con una biomasa aérea de 2731 g/m² después de 6 meses; la tasa de productividad aérea anual del papiro se estimó en 5150 g/m²/año; se recomienda que para mantener los rendimientos de estos humedales los intervalos de cosecha deben exceder 1 año (Muthuri *et al.*, 1989).

En el delta del río Paraná (Argentina) se evaluó la biomasa aérea de dos ciperáceas: *Schoenoplectus californicus* y *Scirpus giganteum* determinándose una PPNA de 1999.41 ± 211.97 g/m²/año y 1866.09 ± 258.55 g/m²/año en materia seca respectivamente, encontrándose que *S. californicus* florece todo el año y en la máxima floración casi todos los tallos presentaron estructuras florales, en cambio *S. giganteum* florece sólo en setiembre y febrero y el 10% de tallos. Para *S. californicus* la biomasa de las estructuras florales fue mayor en noviembre con un promedio de 70 g/m² y mínima en junio con 5 g/m², luego la máxima biomasa seca en pie se dio en marzo con un promedio de 110 g/m² y el mínimo en abril con 0 g/m², la relación porcentual de biomasa verde – biomasa seca en pie para *S. californicus* fue casi 90 % verde y 10 % seco en casi todo el estudio (noviembre – junio), excepto en abril donde fue 100% verde. En este ambiente se observó que la biomasa seca en pie está regulada por movimientos de arrastre del agua más que por fenómenos de crecimiento y senescencia (Pratolongo & Kandus, 2005a).

En el mismo delta del río Paraná, se determinó para humedales de *Schoenoplectus californicus*, una PPNA significativamente más alta en el total afectado directamente por la marea (1999.41 ± 211.97 g/m²/año), comparado con la zona menos proclive a la inundación por mareas (1299.17 ± 179.48 /m²/año) la que mostró además una mayor capacidad para retener la biomasa producida dentro del total, con cantidades significativamente mayores de biomasa muerta en pie (1316.00 ± 336.01 vs. 112.40 ± 55.05 g m⁻²) y mayores contenidos de materia orgánica en el suelo (16.20 ± 0.12 % vs. 0.70 ± 0.08 %), la biomasa en el primer humedal llegó a 661.8 g/m² y en el segundo 1009 g/m² siendo significativamente diferentes, la

biomasa muerta llegó a 112.4 y 1316 g/m²; además las mayores floraciones se dieron en noviembre y diciembre (Pratolongo *et al.*, 2008).

El promedio de PPN aérea en general (materia seca), en humedales de Canadá fue de 337 ± 142 g/m²/año y 924 ± 463 g/m²/año y la biomasa promedio estuvo entre 1198 ± 1556 g/m² y 2291 ± 2330 g/m²; la PPN para *Scirpus fluviatilis* fue de 943 a 1116 g/m²/año, para *Carex aquatilis* de 164 a 1043.9 g/m²/año, su biomasa fue de 450 a 984 g/m² y 380 a 706 g/m² respectivamente; *Scirpus cespitosum* tuvo una biomasa de 51 a 54 g/m² (Campbell *et al.*, 2000).

La biomasa de macrófitos del lago Manasbal (India) en materia seca fue: *Carex sp* 120.7 g/m² y captura de carbono de 42.18 g/m²/año, *Cyperus difformis* biomasa de 695 g/m² y captura de 353 g/m²/año, para *Scirpus triqueter* 367.5 g/m² y captura de carbono de 169.53 g/m²/año y para *Typha latifolia* 1382 g/m² de biomasa y 741.02 g/m²/año de captura de carbono (Maqbool & Khan, 2013).

En el humedal de Santa Lucía (Uruguay) *Schoenoplectus californicus* alcanzó una biomasa verde de 696.14 a 1153.56 g/m² en toda la zona, la biomasa seca en pie fue de 177.32 – 359.26 g/m², la altura promedio 130.82 – 173.59 cm, el diámetro promedio de 8.19 – 12.20 mm, la densidad de tallos verdes entre 27.5 – 81.67 tallos/m² y la densidad de flores 46.17 – 62.33 flores/m². A mediados del verano se observó la mayor biomasa verde con 1146.25 ± 337.59 g/m² y la mayor altura con 167.43 ± 22.82 cm, respecto a los demás meses, aumentando significativamente el material seco en pie durante el otoño con una densidad de 78 tallos secos/m² y biomasa de 327.69 g/m², mientras que las inflorescencias disminuyeron tres veces su densidad (14.67 inflorescencias/m²). Durante el primer muestreo, en diciembre, se presentó la menor biomasa verde con 669.67 a 992.16 g/m² y la menor altura con 142.29 – 157.26 cm, y la mayor biomasa entre marzo y abril superando los 1500 g/m². Se reporta también que los tallos se secan a los 180 días, donde el área con corte no alcanza similar biomasa que el sin corte o control, mientras que la altura y la densidad se restablecieron progresivamente, recomendándose que el corte en un mismo sitio se podría realizar a los seis meses (Sabaj, 2011).

Collot *et al.* (1983) en el ámbito del Huiñaymarka en Bolivia encontró la mayor biomasa en materia seca de totora en el mes de noviembre con 2000 g/m² y la menor en marzo con 900 g/m² (evaluó entre octubre y marzo), similarmente en materia

fresca o verde en noviembre alcanzó los 20.67 kg/m² y en marzo con 10.15 kg/m² y la densidad fue de 2369 tallos/m² para noviembre y 1070 tallos/m² para marzo. Se observa valores muy superiores en la biomasa de totorales comparadas con lo que actualmente se produce en el lago Titicaca, indicando además que la biomasa de totora representa el 80 % de todas las macrófitas del lago.

En el lago Titicaca, en el sector boliviano, se reportó una biomasa verde promedio de 2681 g/m², altura promedio de 107 cm, diámetro 8.5 mm y densidad de 322 tallos/m² en una zona oligotrófica y 3123 g/m² de biomasa, 175 cm de altura, 8.5 mm de diámetro y 178 tallos/m² en promedio en zona eutrófica; el mismo autor, con fines de extracción reporta una producción de 80.43 tona/ha/año con tres cortes en la zona oligotrófica (Sacuco) y 93.69 ton/ha/año en zona eutrófica (Challapata) (Chacón, 2014).

En el lago Titicaca (sector boliviano) se realizaron dos estudios importantes sobre los totorales, reportando que sus períodos fenológicos incluyen: brotación, madurez, senescencia y quema (común en el lago Huyñaymarka), con picos de biomasa en la estación lluviosa de verano, entre noviembre y abril y un mínimo al final de la estación seca de primavera (setiembre y octubre); Así la biomasa entre octubre y noviembre, cuando se producen nuevos tallos es de 0.1 kg/m² en materia seca y 0.2 kg/m² en materia verde; la más alta biomasa se da entre diciembre y abril con 0.8 a 1.2 kg/m² y 3 a 4 kg/m² en materia verde, entre mayo y setiembre las plantas entran en senescencia (Moreau *et al.*, 2003). Así mismo, la humedad en zonas del litoral fue de 80% en verano y 60% en invierno, en zonas de tierras inundables de 60 a 70% en verano cuando están inundados y de 30 % en invierno cuando los sitios están secos y es justo antes del fuego; además se reporta que la altura y densidad de la totora varían en función de la precipitación, manejo y condiciones del sitio (Moreau & Le Toan, 2003).

La densidad de la totora en áreas permanentemente inundadas es mayor, alcanzando 1250 y 1000 tallos/m² versus los 1000 a 750 tallos/m² en zonas de orilla litoral; el más bajo valor fue de 500 tallos/m² en área inundada. Durante el brotamiento y madurez la mayor producción fue en áreas de orilla con 3.5 a 4.5 kg/m² de materia verde y 2.5 a 3.5 g/m² en zonas de inundación estacional (Moreau & Le Toan, 2003).

1.2.2. Antecedentes sobre el efecto del fuego en humedales

En un delta de humedal africano no presentaron diferencias en la cobertura y composición de especies de macrófitas entre zonas quemadas y sin quemar, pero en cuanto a la biomasa los efectos del fuego variaron según el tipo de hábitat, en matorrales mixtos, en pastizales de llanuras más secas el efecto del fuego en un solo evento fue débil recuperándose rápidamente la vegetación, pero en planicies con inundación activa si hubo una mayor biomasa y cobertura en zonas sin quemadas (850 g/m² versus 300 g/m²), sin embargo el fuego parece mejorar la condición del hábitat y diversificar especies debido a que reduce el dominio de especies altamente competitivas como *Panicum repens* (Heinl *et al.*, 2004).

Otro estudio sobre el efecto del fuego en hidrófitas emergentes en México en humedales de Mintzita en México, demostró que el impacto difiere según especies; así *Schoenoplectus americanus* no fue afectado por el fuego, pero *Typha dominguensis* redujo su cobertura en un 17%, además el fuego propició una pérdida de especies, disminuyendo de 34 a 26 especies en dos eventos seguidos de quema anual (Escutia *et al.*, 2009).

La eliminación de nutrientes en humedales puede disminuir con el tiempo por la acumulación de materia orgánica, la quema prescrita es una estrategia para eliminar dichos detritos en sistemas dominados por macrófitos. En un estudio sobre la disminución de material orgánico por efecto del fuego se demostró que una quema prescrita puede remover significativamente la cantidad de materia orgánica senescente de humedales, disminuyendo un 68% la biomasa total del lecho a los dos días después del fuego; pero las concentraciones de fósforo y nitrógeno del efluente fueron 3 y 1.5 veces más altas respectivamente, observándose altas liberaciones de nutrientes a corto plazo luego de la quema, por lo que las estrategias de manejo deben incluir el aislamiento hidráulico del área quemada inmediatamente después del evento de quema para evitar la exportación de nutrientes (White *et al.*, 2008).

En humedales en Alaska se evaluó también el efecto del fuego en macrófitas dependiendo del grado de la quema, en zonas quemadas fueron favorecidas plantas flotantes (*Nuphar* por ejemplo) y emergentes (*Carex* principalmente) comparadas con zonas sin quemar, alcanzando las macrófitas flotantes coberturas de 39% con quema y 21% en zonas sin quema; plantas emergentes presentaron coberturas de 79%

en parcelas quemadas versus 67% en parcelas sin quemar; en zonas severamente quemadas las macrofitas fueron muy afectadas logrando solo coberturas de 14% en macrofitas flotantes y 38% en macrofitas emergentes (Jandt & Morkill, 1994).

En los humedales de Ventanilla (Lima, Perú), se evaluó también el efecto a los 155 días post quema en la vegetación macrofítica, presentándose un efecto diferencial según especies; se determinó que *Schoenoplectus americanus* se recuperó con mayor rapidez logrando una cobertura promedio de 82% y conformando el 81% de la densidad de tallos totales a los 155 días, *Distichlis spicata* se recuperó más lentamente excepto *Typha dominguensis*, durante la sucesión aparecieron posteriormente *Sarcocornia neei* y *Bolboeschoenus maritimus* (Aponte *et al.*, 2017).

En el lago Poyang (China), se estudió el efecto del fuego prescrito en la vegetación dominante de *Carex cinerascens* y *Artemisia selengensis* durante el invierno, determinándose que el régimen hídrico es el principal factor impulsor en la regulación del proceso ecológico del lago Poyang, y un solo fuego prescrito no fue suficiente para cambiar la estructura de la comunidad vegetal, aunque sí tuvo una influencia significativa en la biomasa y la composición de especies en el temporada siguiente al incendio (fue mayor en primavera y en zonas quemadas); la densidad de brotes fue superior en la vegetación quemada para la primavera, pero en el otoño llegaron a ser similares en ambas especies; la biomasa aérea (unos 2.5 kg/m²) y subterránea (aproximadamente 0.8 kg/m²) para *C. cinerascens* fue similar en primavera y otoño en condiciones de quema y sin quema; pero para *A. selengensis* la biomasa aérea en primavera fue diferente entre la zona quemada y sin quemar (3.85 kg/m² versus 2.74 kg/m² respectivamente) y también para la biomasa del lecho, aunque en el otoño llegaron a ser similares (Wang *et al.*, 2017).

Investigaciones realizadas en humedales de la Argentina indican que los daños que produce el fuego es poco importante debido a que la mayor parte de las especies tienen bioformas adaptadas; incluso el fuego practicado según un plan de manejo adecuado a las características ecológicas del humedal, favorece la biodiversidad y evita que se acumule demasiado material combustible en el suelo (pasto seco, turba) que podría producir la muerte o segregación temporal de muchas especies; sin embargo, poco se conoce sobre el tamaño más efectivo de las parcelas a quemar, ni sobre la recurrencia más apropiada del fuego, para distintos humedales (Neiff, 2001).

Los resultados de un estudio del efecto de la quema de humedales en un humedal del Atlántico en USA, sugieren que los incendios anuales prescritos disminuyen la acumulación de mantillo, aumentan la biomasa y las densidades de tallos de algunas plantas de humedales generalmente menos deseables para la vida silvestre como *Distichlis spicata*, y tienen poco o ningún efecto benéfico en plantas que antes se creía se beneficiaban con el fuego como *Schoenoplectus americanus*; además se sugiere que la variabilidad mensual de las tasas de precipitación, pueden tener un efecto pronunciado en las respuestas de la vegetación al uso del fuego en los ecosistemas de humedales (Flores *et al.*, 2011).

En un estudio en maceteros se evaluó el efecto de la quema de hidrófitas de humedales del occidente de México, encontrándose que el fuego fue significativo para *Phragmites australis* y *Schoenoplectus americanus*, las plantas no quemadas fueron más altas, la biomasa aérea en *Schoenoplectus* fue mayor sin la quema y la biomasa de raíces fue similar (Montejo *et al.*, 2015).

En marismas de Florida se evaluó el efecto un año después del fuego en la comunidad y biomasa de *Juncus romerianus* y *Spartina bakeri*, encontrándose que la composición de especies fue similar antes y después del fuego, restableciéndose la cobertura total en ese tiempo; la biomasa viva fue afectada por el fuego en *Juncus*, alcanzando un promedio de 692.6 g/m² antes del fuego y llegando a 311.5 g/m² un año después del fuego, la biomasa muerta fue similarmente de 883.1 g/m² en la pre quema y 153.1 g/m² un año después de la quema; en *Spartina* el fuego también tuvo efecto similar (Schmalzer *et al.*, 1991). En humedales de Maryland (USA) se demostró también que el fuego prescrito anual disminuye la acumulación del litter (Flores *et al.*, 2011).

En marismas oligohialinas en New Orleans (USA), después de 3 meses de quemar el humedal, se encontró que la biomasa de macrófitas emergentes (*Scirpus*, *Cyperus*, *Eleocharis*, *Spartina*) fue afectada significativamente por la quema, llegando a promedios de 600 g/m² versus casi 1000 g/m² en la zona sin quema, pero la herbivoría si mejoró la biomasa (Taylor *et al.*, 1994).

En humedales de *Schoenoplectus californicus*, categorizan tres intensidades de quemas: severidad alta, media y baja, cuando queda un remanente de vegetación de 5%, 25% y 75% respectivamente; generalmente en la siguiente temporada después

de la quema la recuperación de biomasa dependerá de la severidad del fuego y las condiciones hidrológicas; se presentó una disminución de carbono orgánico y nitrógeno en el suelo de 66% y 59% en caso de media y alta severidad y estas propiedades del suelo no mostraron signos de recuperación (Salvia *et al.*, 2012).

El principal antecedente del efecto de la quema de totorales en el lago Titicaca indica que en períodos de senescencia y quema hay un continuo decrecimiento de materia verde en zonas menos profundas, llegando a valores nulos con la quema y de 0.25 kg/m² en octubre después de la quema, mientras que en zonas de orilla algo más profundas la materia verde es más fluctuante con un mínimo de 1.2 kg/m²; se reporta también que los tallos llegan hasta 2 m en totorales sin quema y 1.5 m en zonas con quema, aunque posteriormente pueden alcanzar los 2 m (Moreau & Le Toan, 2003).

1.2.3. Antecedentes de efectos de la quema en hábitats terrestres

La quema y corte de un pajonal dominado por *Panicum prionitis* aportó mayor biomasa comparada con el testigo, pero tanto el efecto de la quema y el corte fueron estadísticamente similares; así, en parcelas quemadas *P. prionitis* a los 80 días acumuló 4227.8 kg MS/ha y promovió un rápido rebrote de plántulas, aunque también hubo diferencias dependiendo de la condición de quema: en quema con corte anual se obtuvo un promedio de 12000 kg MS/ha, con sólo corte 10500 kg MS/ha y en el testigo sin quema ni corte 6500 kg MS/ha, así mismo la biomasa fue mayor en corte o quema anual que trimestral (Massa *et al.*, 2017).

En una quema de sabana en Venezuela, alrededor del 95% de la biomasa, el 97% del nitrógeno, el 61 % del fósforo, 76 % del potasio y 65 % del magnesio fueron transferidos a la atmósfera, la deposición de cenizas devolvió entre 21 a 34 % del Mg, Ca, K y P y 0.2 % del N; luego, como consecuencia de quemadas frecuentes (anuales y bianuales) el suelo de la sabana mostró menor contenido de materia orgánica y menor disponibilidad de P y K, cuando se le comparó con una sabana protegida del fuego por 32 años (Hernández & López, 2002). En cambio, en una sabana de la India el fuego incrementó la media anual de biomasa aérea y subterránea en 40 % y 21 % respectivamente y en el lecho se redujo el 85% de tallos secos, comparado con el control (Singh, 1993). También otros pastizales (Colorado, USA) el fuego redujo la biomasa muerta en 86 %, aunque esta biomasa muerta en pie

disminuye similarmente tanto en pastizales con quema que sin quema cuando se hace afines del verano (Augustine *et al.*, 2010).

En cuanto al efecto en la calidad de los pastizales por la quema, se reportó que en pastizales de *Panicum prionites* el porcentaje de proteína bruta fue mayor en áreas sin quema, superando en 10% del total; entre quema y corte fueron estadísticamente similares y en la mayoría de casos no hubo diferencias significativas entre meses y tratamientos. El contenido de cenizas fue similar en la mayoría de especies, pero para *Panicum* las cenizas fueron menores en áreas quemadas y con corte después de seis meses (Massa *et al.*, 2017).

Respecto a la quema en ecosistemas terrestres Blair *et al.* (2014) manifiestan que la transferencia del calor al suelo es generalmente pequeña y su calentamiento biológicamente dañino (> a 60 °C) ocurre sólo en la parte superficial y el efecto más aparente que tiene el fuego es en la alteración del ciclo de los nutrientes, especialmente nitrógeno, que es escaso a la demanda de las plantas.

CAPÍTULO II

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

2.1. Identificación del problema

La totora, *Schoenoplectus tatora* (Kunth) Palla, constituye la macrófita acuática emergente más importante del lago Titicaca, tanto por su abundancia como por su trascendencia ecológica y económica. Es la base estructural de las redes tróficas en las zonas litorales y su importancia trasciende hasta las zonas pelágicas ya que provee hábitat, refugio, alimento y áreas de reproducción para diferentes especies de fauna acuática incluyendo macroinvertebrados, peces, anfibios y aves. La totora además brinda múltiples beneficios a los pobladores circunlacustres, aportando significativamente a los sistemas productivos y al desarrollo socioeconómico, ya que es utilizada intensivamente en la alimentación de ganado vacuno, ovino y otro, siendo crucial en la época de secano; además se utiliza en la alimentación humana por el consumo de sus tallos basales (“chullo”) y los rizomas (“sipi” y “saka”), los tallos aéreos en la fabricación de artesanías, embarcaciones (balsas), construcción de viviendas y diversos utensilios. El total además provee beneficios ecosistémicos relacionados con la captura de carbono, es componente fundamental del paisaje lacustre promoviendo el advenimiento de visitantes nacionales y extranjeros aportando con su valor existencial al desarrollo del turismo local, además de cumplir múltiples funciones en el mantenimiento del humedal; incluso es utilizada como fitoremediador en sistemas biológicos de tratamiento de aguas residuales. Por ello se considera que la totora constituye uno de los recursos naturales más importantes y promisorios que ofrece el lago Titicaca, cuya necesidad de conservación, manejo y aprovechamiento sostenible son imperativos.

Pero al mismo tiempo, numerosas actividades extractivas basadas en criterios empíricos y sin fundamento de manejo científico, ponen en riesgo su productividad, su permanencia como componente ecológico fundamental y como recurso económico potencial. Una explotación sin planes de manejo implementados con fines de forraje para ganado o como

materia prima para usos diversos, aunado a prácticas tradicionales cada más intensivas como quemas periódicas, podrían afectar en su biomasa, cobertura, distribución y calidad, poniendo en riesgo incluso la integridad del ecosistema lacustre en general. Así mismo, actuales procesos de contaminación por diversos tipos de aguas residuales serían también parte de esta problemática.

Las quemas de totorales constituyen eventos antropogénicos cuyos efectos aún no se conocen adecuadamente. Estos eventos se observan año tras año, en períodos secos (generalmente julio a setiembre), cuando disminuyen los niveles del lago, cuando las precipitaciones son escasas y cuando la planta alcanza su madurez fisiológica, y se fundamenta como necesaria debido a que posibilitarían rebrotes nuevos y por tanto forraje tierno y repentino para ganado; se afirma también que mejora las condiciones del totoral, evita situaciones de colmatación en el lecho lacustre que produciría mayor eutroficación e incluso se conoce situaciones en las cuales se practica esta actividad para facilitar la extracción de huevos de los nidos de algunas aves cinegéticas.

Sin embargo, estas apreciaciones no están demostradas científicamente y es probable que esta actividad más bien tenga efectos adversos en la dinámica e integridad del ecosistema, en la disminución de su calidad nutritiva y en la productividad de biomasa y posteriores decrementos en la cobertura, alteración en los ciclos fenológicos como retardo en la floración o la producción de semillas inviables, así como en los ciclos biogeoquímicos, entre otras. Esta situación se torna controversial cuando opiniones de especialistas y usuarios son contradictorias, por lo que aportar a la solución de estas incógnitas y establecer un fundamento científico es necesario.

2.2. Enunciados del problema

Para aportar al conocimiento del real efecto de la quema de totorales en el lago Titicaca sobre los totorales, nos planteamos las siguientes interrogantes:

- ¿Cómo afectará la quema de totora en su posterior biomasa y productividad primaria de los tallos aéreos?
- ¿La quema de totora afectará su crecimiento, floración y densidad de desarrollo?
- ¿Cuánto afectará la quema de totora en sus contenidos de nutrientes (proteína, materia seca, carbono, ceniza, y fibra)?

2.3. Justificación

El estudio aportará al mejor conocimiento de la ecología del fuego y sus implicancias en el manejo de la totora frente a las quemadas periódicas, redundando en recomendaciones para su control o el establecimiento y planificación de quemadas prescritas, ya que se podrá conocer si sus efectos son realmente nocivos o no sobre el desarrollo de la misma planta y en el ecosistema. En la actualidad no se cuenta con esta información que permitiría definir técnicamente las acciones de manejo y estrategias al respecto.

Científicamente, el estudio además aporta complementariamente en el conocimiento de otros aspectos bioecológicos de la totora (fenología, ciclo de materia y energía, servicios ecosistémicos) e instaura nuevas interrogantes e hipótesis acerca de este importante recurso altiplánico abriendo nuevos temas de interés para la ciencia y para el mejor conocimiento del lago Titicaca y su dinámica ecológica.

Desde el punto de vista socioeconómico se determinará si las actuales supuestas prácticas tradicionales del uso de fuego son compatibles con la productividad del recurso y por lo tanto con su valor económico, ya que a menor productividad, probablemente ocasionada por efecto de las quemadas, repercutiría en la pérdida del potencial de cosecha del producto el cual podría ser aprovechado con fines forrajeros o como materia prima; ante esto los grupos humanos involucrados a esta actividad y las instancias relacionadas con su manejo y conservación, tendrán un mejor criterio antes de la aplicación de quemadas provocadas intencionalmente.

La trascendencia ecológica del estudio conllevará a establecer medidas preventivas que garanticen la calidad ambiental del ecosistema, ya que el determinar si los efectos de la quema son contraproducentes con los demás componentes bióticos y abióticos, incluyendo al hombre, posibilitará el posterior establecimiento de las medidas de mitigación más apropiadas y evitar daños irreversibles al ecosistema acuático. Aportarán las bases y fundamentos para establecer quemadas prescritas o la restricción de esta acción y constituirá además un aporte científico al mejor conocimiento de la acción del fuego sobre la dinámica de los sistemas ecológicos y sus componentes en el lago Titicaca.

2.4. Objetivos

2.4.1. Objetivo general

- Evaluar la productividad, fenología, y contenido de nutrientes de los tallos aéreos de la totora por efecto de la perturbación por quema en totorales del lago Titicaca.

2.4.2. Objetivos específicos

- Determinar los efectos de la quema del totoral en la biomasa y productividad primaria neta de los tallos aéreos de totora.
- Determinar los efectos de la quema del totoral en el desarrollo fenológico de las plantas de totora: crecimiento de tallos aéreos, densidad y floración.
- Determinar los efectos de la quema del totoral en los contenidos nutricionales de los tallos de totora (materia seca, proteína total, grasa, ceniza, fibra).

2.5. Hipótesis

2.5.1. Hipótesis general

- La perturbación por quema en totorales altera los niveles de productividad primaria, los procesos fenológicos y los niveles nutricionales de los tallos de totora.

2.5.2. Hipótesis específicas

- La quema de totorales disminuirá la biomasa y productividad primaria de los tallos aéreos de la totora en el lago Titicaca.
- Como consecuencia de la quema de totorales, los procesos fenológicos serán alterados, incrementando su tasa de crecimiento, adelantando su floración y alcanzando una madurez más temprana.
- Tallos procedentes de totorales quemados presentarán menores niveles de materia seca y por consiguiente un bajo contenido de nutrientes, según el análisis proximal.

CAPÍTULO III

MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Lugar de estudio

El estudio involucró tres zonas representativas de totorales del lago Titicaca en el sector peruano, específicamente a la bahía de Puno (Figura 7), donde con frecuencia se practica la quema y cuya característica más resaltante es el predominio de extensas áreas de totorales y vegetación subacuática que permite importante biodiversidad representativa de este ecosistema lacustre. Estas zonas además abarcan una parte del área de la Reserva Nacional del Titicaca (RNT), en inmediaciones de la isla Foroba en el distrito de Puno, y áreas que incluyen la jurisdicción del distrito de Chucuito, que incluyen áreas aledañas al muelle Pueblo y muelle Barco.

Estas tres zonas incluyen totorales de apariencia fitosociológica más o menos homogénea, aunque con leves diferencias en cuanto a su localización latitudinal y en la profundidad del lecho. Además, para su selección y posterior evaluación se aprovecharon las subsecuentes quemas periódicas que realizaron los mismos pobladores usuarios de la zona, según las coyunturas climáticas y ambientales que predominaron en los meses evaluados (noviembre – agosto) durante los años que abarcó el presente estudio (2015 – 2018).

En general estas quemas fueron realizadas cuando el totoral estaba en la etapa de senescencia, con los tallos mayormente secos y los niveles del lago bajos (entre 0 y 20 cm de profundidad, en los sectores de Chucuito y Foroba respectivamente) y cuando las lluvias aún no iniciaron. La quema se realiza tradicionalmente con la finalidad de eliminar material senescente, renovar más rápidamente brotes tiernos de totora y evitar que se colmate el lecho acuático con totora seca.



Figura 7. Ubicación de los lugares de muestreo (cuadros rojos) en totorales de la bahía de Puno.

Características de los ámbitos evaluados:

- **Sector Foroba.** Ubicado al oeste de la bahía de Puno y a unos 8 km de la ciudad del mismo nombre, se encuentra dentro del ámbito de la RNT y en cercanías a las islas flotantes Uros (Figura 8). Las coordenadas UTM representativas a la parte media del área de evaluación son: L 0394928 y E 8250693. La profundidad del totoral al inicio de las evaluaciones tuvo de 25 cm (diciembre) y alcanzó un promedio de 75 cm al concluir las precipitaciones (abril). El área evaluada se encuentra a unos 600 m desde la orilla terrestre y a 1000 m aproximadamente del canal Huili donde se ubican las islas flotantes uros.

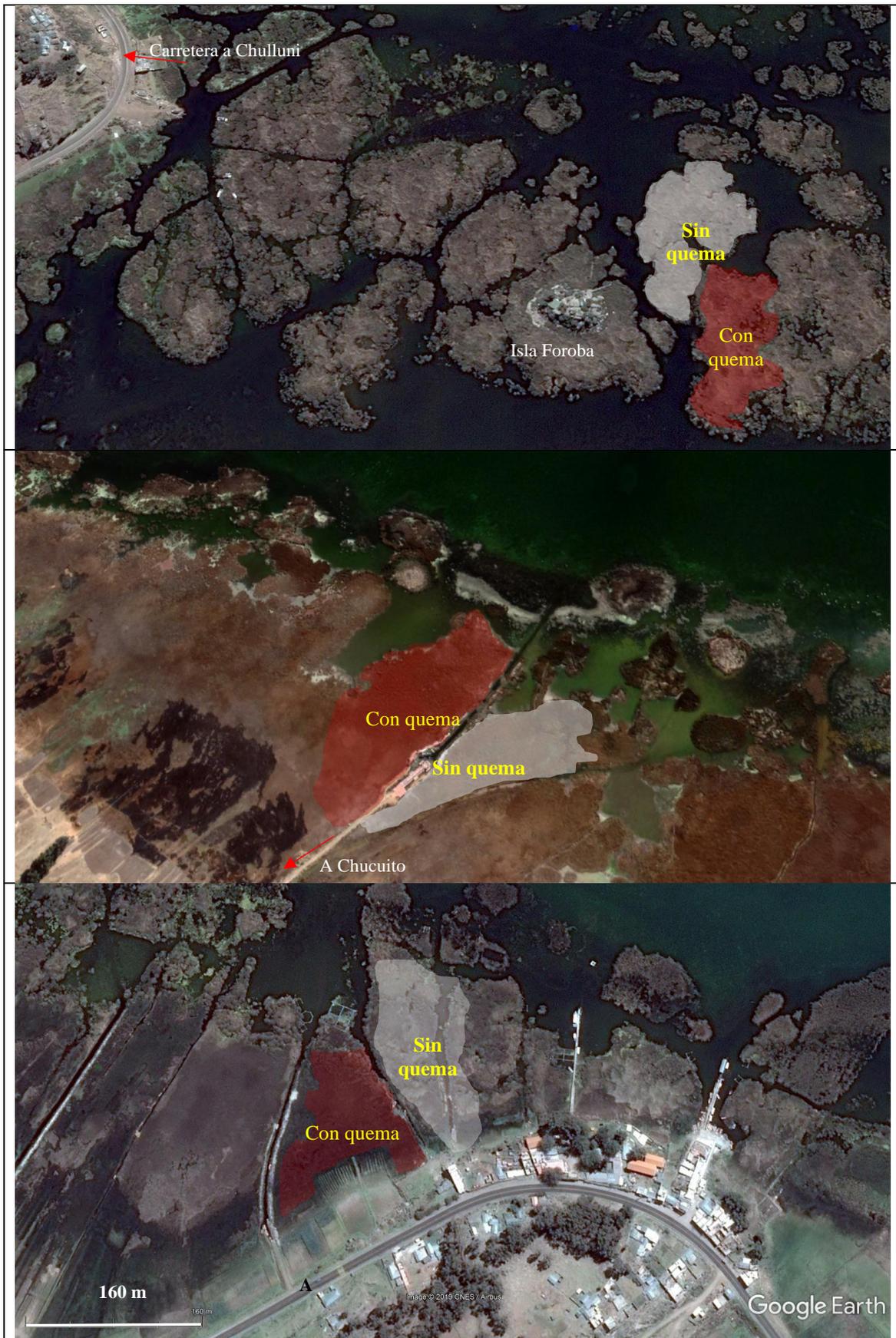


Figura 8. Detalle de lugares evaluados y áreas quemadas. Arriba el sector Foroba, al medio Chucuito pueblo y abajo Chucuito Barco. Fuente: Google Earth (2016 y 2017).

- **Chucuito muelle pueblo.** Se ubica al suroeste de la bahía de Puno, a 20 km de la ciudad capital y a un kilómetro hacia el lago del pueblo de Chucuito (Figura 8). Las coordenadas UTM son: L 0405405 – E 8243421, la profundidad del lago al inicio de la evaluación fue de 5 cm (diciembre), llegando a un máximo de 49 cm (abril). La zona esta distanciada de unos 150 m de la orilla terrestre, según cota histórica.
- **Chucuito muelle Barco.** Ubicada a 18 km al sur de la ciudad de Puno, a unos 1.6 km previos a llegar al poblado de Chucuito (Figura 8). Las coordenadas UTM generales son: L 0404093 – E 8243791, la profundidad en la que se encontró el totoral al inicio de la evaluación fue de 2 cm (diciembre), llegando a un máximo de 47 cm de profundidad en el mes de abril. El lugar es casi inmediatamente adyacente a la orilla terrestre o cota histórica.

El uso o perturbación con fuego de los totorales en los tres lugares tuvieron características diferentes, cuya constatación se realizó previo a las evaluaciones y con información proporcionada por pobladores que habitan en las inmediaciones. En todos los casos las quemadas fueron realizadas cuando los totorales se encontraban con los tallos aéreos más de un 95 % secos (mes de octubre). El área quemada en cada lugar fue variable por cada año, abarcando un aproximado de 1 hasta 3 has; de modo que, para evitar un efecto de borde, en todas las zonas quemadas los muestreos de biomasa se realizaron en la parte central del área que consumió el fuego. Adicionalmente, en cada uno de estos tres lugares, se seleccionó áreas de totorales que tuvieron un menor impacto de quema en los últimos años. Las características de las quemadas o tratamientos se describen en la Tabla 9. Las evaluaciones se iniciaron en diciembre en todos los casos, ya que fue hasta ese mes en que recién aparecieron brotes desde las quemadas de octubre.

Tabla 9
Características de los diferentes tratamientos de perturbación por quema en totorales del lago Titicaca

Lugar	Características o intensidad de quema (tratamientos)	Coordenada referencial (UTM)	Fecha de quema	Fecha de evaluación	Código del Tratamiento	Profundidad media y rango (cm)
Chucuito muelle Pueblo	Total quemado por dos años consecutivos	E405325 S8243334	Set. 2014 y 14 oct. 2015	15 Dic. 2015 Ago. 2016	1- CQ2	18.22 0.2 – 39
	Total sin quema durante cinco años	E405432 S8243236	2009 aprox. o antes	15 Dic. 2015 Ago. 2016	2 – SQ5	
Chucuito Barco	Total con quema reciente (Primera vez)	E404039 S8243792	30 Oct. 2015	18 Dic. 2015 Ago. 2016	3 – CQR	19.04 0 – 37.22
	Total sin quema interanual (un año atrás se quemó)	E404151 S8243808	Set. 2014	18 Dic. 2015 Ago. 2016	4 – SQ1	
Inmediaciones Isla Foroba (RNT)	Total con quema reciente pero en mayor profundidad	E394634 S8250639	05 Nov. 2017	10 Dic. 2017 Ago. 2018	5 – CQRP	43.79 37 – 73.5
	Total sin quema desde hace dos años, a mayor profundidad	E394650 S8250721	Set. 2014	10 Dic. 2017 Ago. 2018	6 – SQ2	

Aspectos climatológicos e hidrológicos de los lugares de estudio

La zona de estudio se encuentra dentro del ámbito litoral de la bahía de Puno del lago Titicaca, por lo que se obtuvieron datos históricos de precipitación y temperatura de la Estación Climática Puno del SENAMHI (2020) ubicada a orillas de la bahía interior, en el sector Huaje. El diagrama ombrotérmico de la Figura 9 caracteriza las condiciones climáticas predominantes en la zona estudiada.

Las evaluaciones de campo, considerando el planteamiento de Roche *et al.* (1991), fueron realizadas abarcando la época lluviosa y muy húmeda (diciembre a marzo), que constituye el período de máximo desarrollo de los totorales, una época de transición (abril) y la época seca (mayo hasta agosto), cuando los totorales entran a la fase de senescencia. La temperatura ambiental en general no supera el promedio mensual de 11 °C, alcanzando la más alta en el mes de noviembre (10.95 °C) y las más bajas en junio (6.5 °C) y julio (6.4 °C), siendo muy frecuentes en estos meses la presencia de heladas (Grace, 1985), que pueden afectar los totorales cuando todavía presenta culmos verdes. La precipitación alcanza su máximo valor en enero con 174 mm y es casi nula en junio y julio, con 6 y 3 mm respectivamente. Estas características, indudablemente determinan y condicionan el desarrollo fenológico de la totora, acoplándose su período de crecimiento vegetativo y reproductivo a las mejores condiciones climáticas del año.

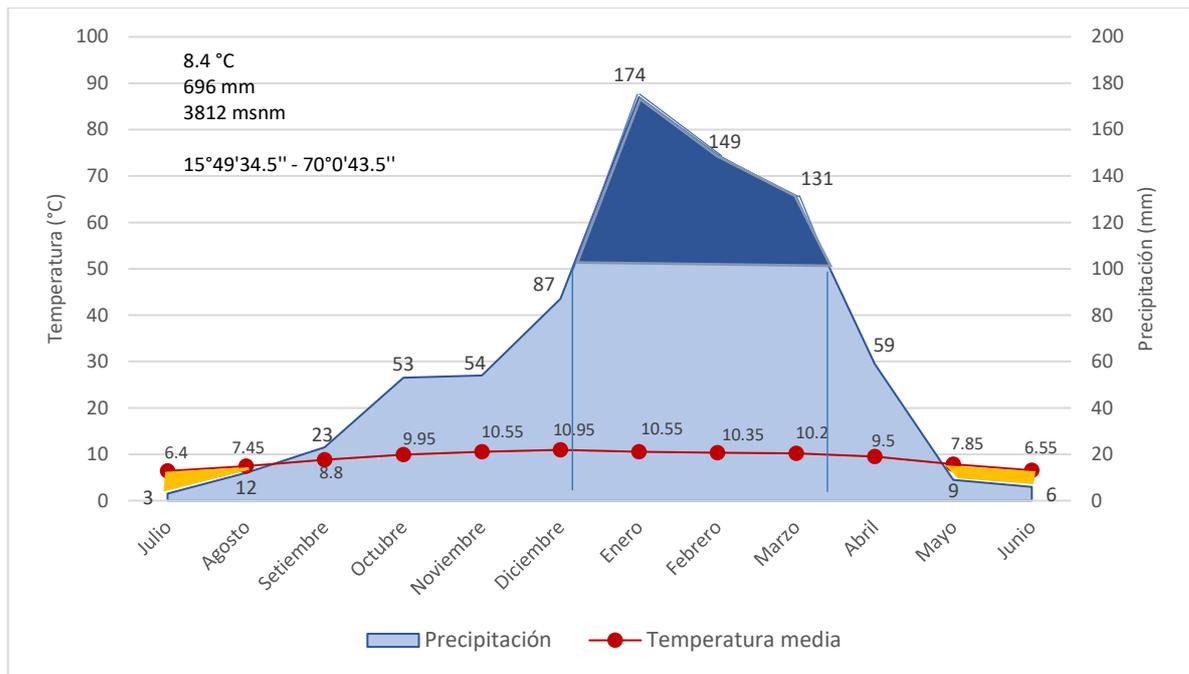


Figura 9. Diagrama ombrotérmico (climadiagrama) de la Estación Meteorológica Puno con datos históricos de 30 años (1982 – 2012) (Fuente de datos: SENAMHI, 2020; Climate-data, 2020). Zona azul época muy húmeda con precipitación superior a 100 mm; zona naranja época seca.

Respecto a las fluctuaciones del nivel del lago, en la Figura 10 se aprecian las variaciones en el tiempo durante los años evaluados (2015 – 2016 y 2017 – 2018), según cada lugar de muestreo de totorales (Chucuito Muelle Pueblo, Chucuito Muelle Barco y sector Foroba). Además, durante cada evaluación se realizaron mediciones de la profundidad en la que se encontraba el lecho al momento del muestreo, haciéndose luego un análisis de regresión para verificar si correlacionan con las cotas del lago, utilizando luego estos datos en la interpretación y análisis con las variables biométricas de los totorales. En las Figuras 10b, 10d y 11f, se corrobora efectivamente, su elevada influencia, alcanzando coeficientes de determinación superiores a 90% en las tres zonas.

Destaca también en las figuras 11e y 11f (sector Foroba) las características de permanente lecho acuático durante el período de estudio, llegando a un mínimo de profundidad de 20 cm y el máximo de casi 80 cm como promedio. En los sectores de Chucuito (Barco y Pueblo) hubo profundidades promedio por debajo de 1 cm (en agosto) y los máximos llegaron a promedios de 35 cm de profundidad (marzo y abril). Con esto se diferencia las condiciones hidrológicas durante la conducción del experimento en los sectores de Chucuito Muelle Pueblo (tratamientos “con quema dos años seguidos” y “sin quema por

cinco años), Chucuito Muelle Barco (tratamientos “quema reciente” y “sin quema interanual”) y sector Foroba (tratamientos “quema reciente a profundidad” y “sin quema dos años a profundidad”).

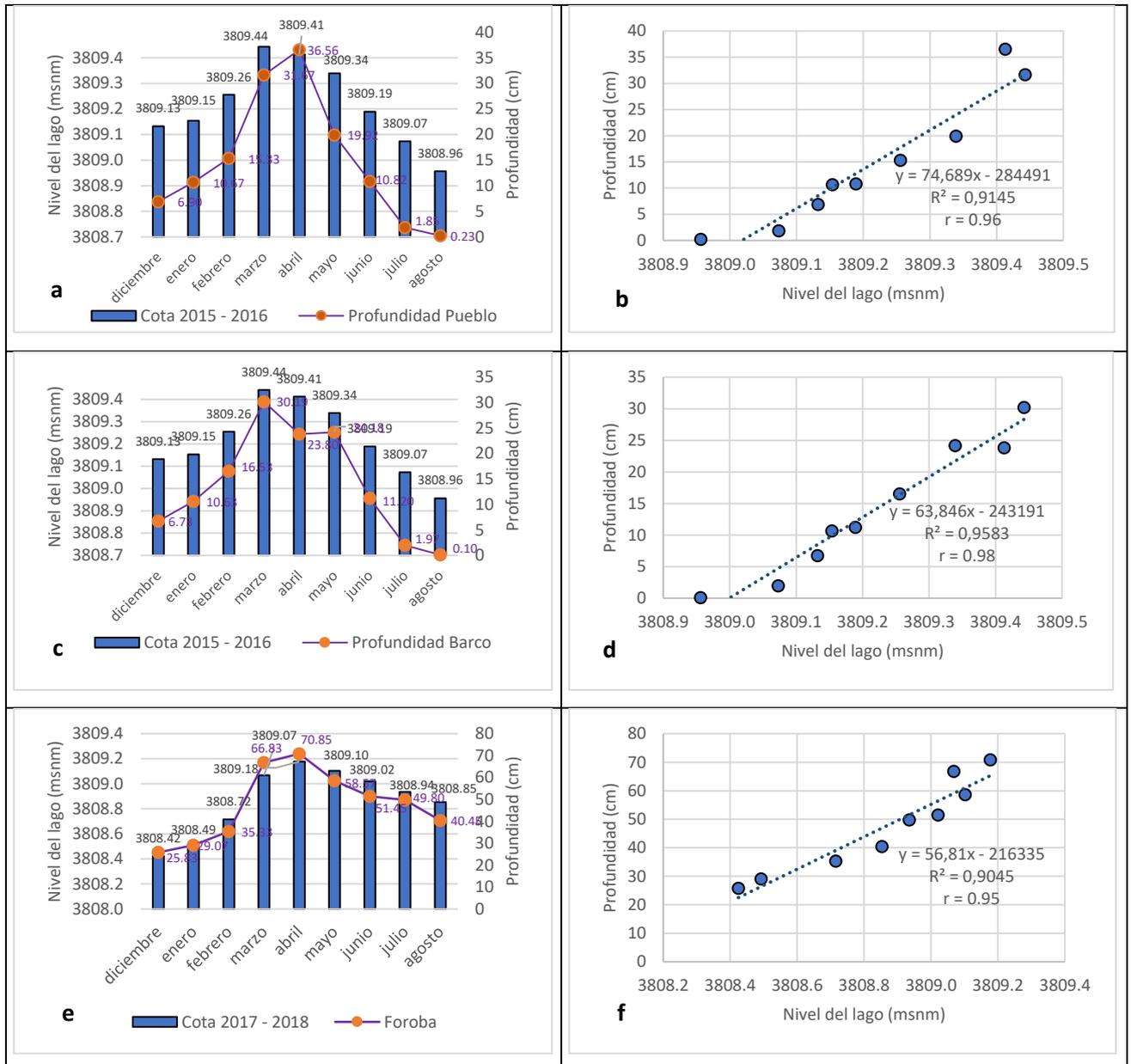


Figura 10. Fluctuaciones del nivel promedio mensual del lago Titicaca en relación a las profundidades in situ, a y b Chucuito pueblo; c y d Muelle Chucuito Barco; e y f sector Foroba (RNT). La regresión lineal establece alta determinación del nivel sobre la profundidad.

Fuente de cotas: IMARPE, 2020.

Se consideró que la temperatura del agua del lago en cercanías al lugar de evaluaciones de campo, son factores intervinientes en el desarrollo de los totorales, por lo que se

recabaron datos sobre este parámetro ambiental, cuyas fluctuaciones mensuales se ilustran en la Figura 12 (IMARPE, 2020). Según ello, las mayores temperaturas se distribuyen en los meses de diciembre hasta marzo (con valores superiores a 17 °C y cercanos a 20 °C) y los de menor temperatura en los meses de junio y julio (11 y 12 °C). Estos datos también concuerdan en alguna medida con la temperatura ambiental.

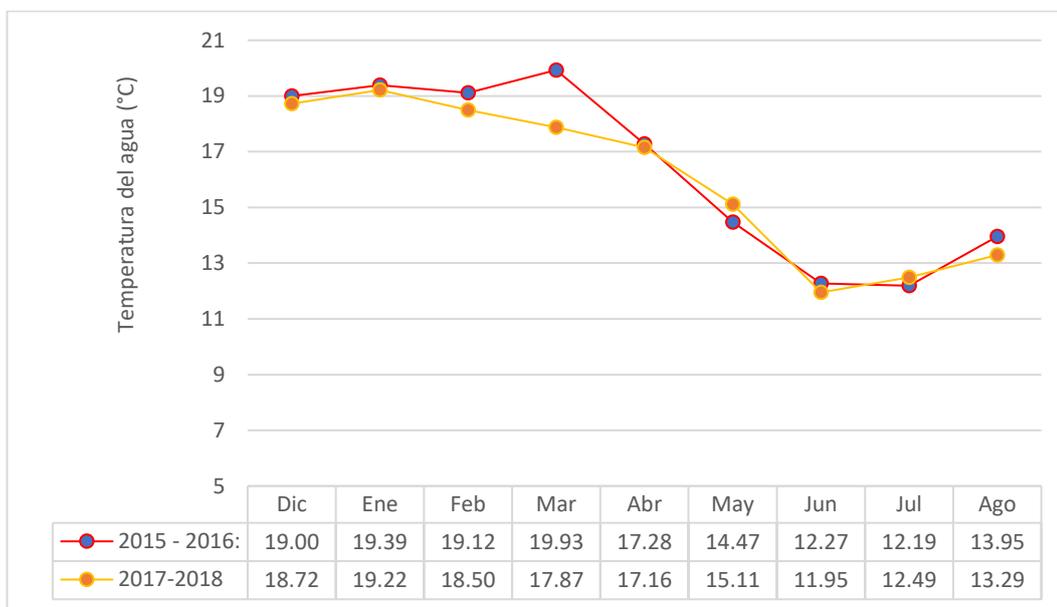


Figura 11. Fluctuaciones temperatura media mensual del agua del lago Titicaca (muelle Puno) durante el período de estudio.

Fuente de datos: IMARPE, 2020.

Análisis de correlación Pearson demostraron una alta significancia estadística entre la temperatura ambiental con la temperatura del lago ($r = 0.984$), también con la precipitación ($r = 0.877$). Esto significa que estos factores están acoplados en la dinámica ambiental del ecosistema del lago Titicaca. Similarmente existe correlación entre la precipitación y la temperatura del lago.

Se verificó mediante la prueba de Pearson que las precipitaciones no están sincronizadas con el nivel del lago, debido a que las épocas de mayor o menor nivel del lago no concuerdan con los máximos o mínimos de lluvias, el mayor nivel es en general en abril y la mayor precipitación en enero, es decir determinan su nivel a largo plazo. La Tabla 10 explica también las características de asociación entre variables ambientales en el ámbito de estudio.

Tabla 10

*Análisis de correlación Pearson de variables ambientales en la zona de estudio. Fondo celeste indica significativa correlación ** = 0.01 y * 0.05.*

Correlación Pearson	Factores ambientales				
	Temperatura ambiental	Precipitación	Nivel del lago	Temperatura lago	
Temperatura Ambiental ¹	r	1	0.877**	0.370	0.984**
	Sig. p		0.002	0.327	0.000
Precipitación ¹	r	0.877**	1	0.293	0.916**
	Sig. p	0.002		0.445	0.001
Nivel lago ²	r	0.370	0.293	1	0.435
	Sig. p	0.327	0.445		0.241
Temperatura lago ²	r	0.984**	0.916**	0.435	1
	Sig. p	0.000	0.001	0.241	

Fuente: SENAMHI¹, 2020 e IMARPE², 2020

3.2. Población

La población estuvo constituida por todos los tallos aéreos que conforman los totorales de la bahía de Puno del lago Titicaca, específicamente los ubicados en los tres sectores evaluados, estas incluyen plantas afectadas con diferentes intensidades de perturbación por quema o sin ella y las muestras incluyeron tallos aéreos procedentes de dichas parcelas. Dentro del área quemada o sin quema, previo a cada muestreo, se delimitó sub parcelas de 400 m², dentro de las cuales se tomaron las respectivas muestras.

3.3. Muestra

Para determinar el número de muestras a evaluar (representadas por cuadrantes) dentro de cada sub parcela y en cada área del total, por fecha de evaluación, se realizó un muestreo piloto con 10 cuadrantes, cada uno de 0.25 m², para luego aplicar la siguiente fórmula estadística:

$$n = \frac{t^2 CV^2}{E\%^2 + \frac{t^2 CV^2}{N}}$$

Donde:

t^2 = Estimador estadístico de la tabla t de Student (2.26)

CV = Coeficiente de variabilidad del muestreo piloto (23.8 %)

E% = Error de muestreo (20 %)

N = Número total de cuadrantes de 0.25 m² en un área total de 400 m² (en total 1600, considerando que en 400 m² hay 1600 cuadrantes de 0.25 m²)

Reemplazando los valores, se tiene:

$$n = \frac{2.26^2 23.8^2}{20^2 + \frac{2.26^2 23.8^2}{1600}} = 7.2 = 7$$

Entonces el número de cuadrantes mínimo a muestrear en cada parcela quemada y sin quemar durante cada fecha de evaluación fue mínimamente de 7, con la cual se determinó biomasa, productividad y características fenológicas. Sin embargo, con fines prácticos y dependiendo de la disponibilidad logística, se realizaron muestreos de tres hasta diez cuadrantes por tratamiento y fecha (promedio 7), similar a lo aplicado por Rongoei *et al.* (2016). Las evaluaciones se realizaron entre los meses de diciembre hasta agosto, período en el que se cumple el período fenológico de la totora.

De cada cuadrante evaluado se obtuvo además una submuestra de 10 tallos de totora para evaluar el efecto de la quema en el crecimiento y desarrollo de la planta y estos mismos tallos se utilizaron para calcular la materia seca, la productividad primaria y el análisis químico proximal para la determinación de las características nutritivas, según condiciones o frecuencias de quema del total. Estas muestras fueron procesadas en condiciones de laboratorio.

La biometría de tallos y registros de inflorescencias se realizaron *in situ* en los mismos lugares de muestreo; los análisis de biomasa y productividad en materia seca se realizaron en el Laboratorio de Ecología Acuática de la Facultad de Ciencias Biológicas de la UNA Puno; los análisis proximales para determinar calidad nutritiva de las plantas, se realizaron en el Laboratorio de Análisis de Alimentos de la Facultad de Ciencias Agrarias, también de la UNA Puno.

3.4. Método de investigación

La investigación desarrollada, de acuerdo a los objetivos y variables de investigación, incluyen el tipo descriptivo porque se realizan mediciones cuantitativas (longitud, peso, número de tallos e inflorescencias, calidad nutritiva) que describen las características de los totorales bajo diferentes condiciones de quema; además, abarca investigación experimental en condiciones de campo, porque se ha manipulado el total (con la quema) para obtener los diferentes efectos en las condiciones biométricas y nutricionales

de los tallos de totora y también es explicativa porque finalmente se asumirán los efectos ocasionados por causa de las diferentes frecuencias de quema.

3.5. Descripción detallada de métodos por objetivos específicos

3.4.1. Determinación de los efectos de la quema de totorales en la biomasa y productividad primaria neta

Previamente antes de cada evaluación, se georreferenciaron los lugares de muestreo según sector (Chucuito muelle Pueblo, Chucuito Barco y Foroba) con un GPS Garmin Etrex Vista HCx. Al momento del muestreo se midió la profundidad con una varilla graduada en centímetros en cada lugar y fecha de evaluación, luego aleatoriamente se colocó un cuadrante abierto por un lado de 0.25 m² (Serag, 2003; Stagg *et al.*, 2016) confeccionado con tubos de PVC (1/2 pulg) en la parte central de cada sub parcela delimitada en el área de los totorales con diferentes frecuencias de quema (quema por dos años seguidos, sin quema por cinco años, quema reciente, sin quema interanual, quema reciente a mayor profundidad y sin quema dos años a mayor profundidad). Se realizaron dos a cinco muestreos mensuales en cada zona evaluada y por cada tratamiento, dependiendo de la cobertura de tallos verdes que mantenían los totorales.

El procedimiento de muestreo consistió en cortar los tallos aéreos de totora ubicados dentro del cuadrante utilizando una herramienta tradicional que incluye un cuchillo fijado a una vara o mango de unos 50 cm de largo, localmente denominada “kajlluna”, en zonas más profundas se utilizó cuchillo con mango de 1.5 m denominada “quinina”, realizando el corte de los tallos a unos 10 cm encima del lecho acuático. Luego, con los tallos extraídos en conjunto por cada cuadrante, se conformó un amarre mediante una cuerda de rafia, los que luego fueron pesados con una balanza tipo reloj con 10 g de precisión, registrando esta información en una planilla diseñada para tal fin. Terminada esta operación, se procedió a separar los tallos verdes de los secos del amarre (se consideraron secos cuando los 2/3 del tallo estaban secos o necrosados) y se volvió a pesar solamente los verdes y por diferencia se obtuvo también el peso de tallos secos.

Submuestras de 10 tallos verdes tomados al azar luego fueron trozados y colocados en bolsas zipfloc de 1 L de capacidad convenientemente rotuladas y llevadas a

laboratorio para determinar su biomasa en materia seca utilizando una estufa (a 60°C por 24 horas y hasta lograr peso constante), con fines de calcular la biomasa en materia seca y la productividad primaria neta aérea según cada tratamiento (PPNA). En todos los casos, los valores en biomasa en kg ó g/0.25 m², fueron llevados a kg/m² o a tonelada/ha, según sea el caso.

La productividad primaria neta aérea (PPNA) se determinó usando la fórmula recomendada por Dickerman *et al.* (1986) y Stagg *et al.* (2016), cuya relación es:

$$PPNA = \sum CNM$$

$$CNM = \sum \text{Cambios positivos biomasa viva} + Ntp$$

Donde:

$$PPNA = \text{productividad primaria neta aérea (g/m}^2\text{/año)}$$

$$CNM = \text{crecimiento nuevo mensual}$$

$$Ntp = \text{Nuevos tallos producidos}$$

Diseño experimental

Los datos obtenidos se organizaron en un análisis de varianza (ANVA) en diseño bloque completo al azar (DBCA), considerando como bloques a los meses (diciembre - agosto), seis condiciones del totoral como tratamientos:

- Totoral quemado por dos años consecutivos
- Totoral sin quemar por cinco años,
- Totoral con quema reciente
- Totoral sin quema interanual
- Totoral con quema reciente a mayor profundidad
- Totoral sin quema por dos años a profundidad.

Las variables de respuesta incluyeron biomasa de tallos verdes y secos en pie de cada totoral y biomasa en materia seca a partir de tallos verdes para calcular la producción en biomasa por condición de totoral. El modelo matemático que corresponde a este diseño es el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_k + \tau_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

Y_{ijk} = Variables de respuesta (biomasa en kg/m^2 por tratamiento: tallos verdes, tallos secos y materia seca según sea el caso)

μ = Promedio general (kg)

β_k = Efecto de bloques (seis meses: diciembre - agosto)

τ = Efecto de tratamiento (condiciones de ttotal quemado y sin quemar)

ε_{ijk} = Error experimental

En caso de significancia se realizó pruebas de Tukey ($\alpha = 0.05$) Se realizaron también análisis de correlación Pearson y regresión lineal entre la biomasa y la profundidad en la que se desarrollaron los tallos por época de evaluación, para identificar el grado de asociación e influencia del nivel del lago sobre el rendimiento del ttotal según tratamiento.

3.4.2. Determinación de los efectos de la quema del ttotal en el desarrollo fenológico

Desde los mismos cuadrantes evaluados para la determinación de biomasa y productividad, se contabilizó el número de tallos verdes de totora para determinar la densidad de plantas por área, como indicador de cobertura vegetal y del grado de desarrollo de la planta. Se registró también el número de inflorescencias ocurrida por cuadrante para determinar la época de mayor reproducción sexual. Desde la muestra del cuadrante se extrajo también una submuestra conformada por 10 tallos al azar, los que fueron medidos cada uno en longitud (con flexómetro) y diámetro en la base (con vernier milimétrico) para hacer el seguimiento de su crecimiento en el tiempo. De cada cuadrante además, se colectó hasta 10 o menos inflorescencias (según la época), las que también fueron rotuladas individualmente en bolsas zipfloc de 50 mL y llevadas al laboratorio para pesar las panículas completas en balanza analítica, con una precisión de 0.0010 g, según tratamiento y fecha.

Determinación de la velocidad de crecimiento en los tallos. En cada condición de quema del ttotal y por época se realizaron determinaciones del ritmo de crecimiento diario en el sector Chucuito Barco, con los tratamientos de quema reciente y sin

quema interanual. Para esto, cuando ya se observaron brotes de totora en el mes de diciembre, en cada parcela quemada y sin quema se marcaron 10 tallos, elegidos y distribuidos al azar, con cintas de color y georeferenciadas con GPS Garmin X10. Estos tallos se midieron en longitud interdiariamente durante la primera semana, luego desde la segunda hasta la cuarta semana se realizaron mediciones semanales y a partir de la quinta semana se realizaron mediciones quincenales. Esto permitió conocer la velocidad de crecimiento de los tallos de totora según tratamiento de quema o sin quema.

Diseño experimental

Para conocer las diferencias entre el crecimiento en longitud y grosor de los tallos de totora según cada condición del totoral (con quema y sin quema) se aplicó también una ANVA en DBCA. Del mismo modo para conocer variaciones entre los niveles de producción de inflorescencias, del número de semillas y la densidad de tallos, con la diferencia de que para las variables discretas se hicieron transformaciones de los datos a $\sqrt{x+1}$ antes de procesar al ANVA a fin de normalizarlos y homogenizar las varianzas para cumplir los supuestos que estas pruebas estadísticas requieren. cuando hubo diferencias significativas, se aplicó la prueba de Tuckey al nivel $\alpha = 0.05$.

También se realizaron pruebas de ANVA en DCA para determinar diferencias estadísticas entre los seis tratamientos por cada mes, para las variables de densidad, longitud de tallos y número de inflorescencias, siendo el modelo matemático el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

Y_{ijk} = Variables de respuesta (densidad en N°/m^2 , longitud de tallos en cm, diámetro en cm y número de inflorescencias según sea el caso)

μ = Promedio general (kg)

τ = Efecto de tratamiento (condiciones de totoral quemado y sin quemar por cada mes evaluado)

ε_{ijk} = Error experimental

Cuando se tuvo que comparar sólo dos tratamientos se utilizó la prueba de “t” de Student, cuya relación matemática es la siguiente:

$$t = \frac{x_1 - x_2}{SED}$$

Donde: t = diferencia distribución Student; x = promedio de cada tratamiento, SED = error estándar de diferencia entre medias.

Se realizaron también pruebas de regresión lineal entre diámetro, longitud de tallos y biomasa por cada tratamiento para determinar el nivel de determinación que tienen entre sí cada una de estas variables, así como pruebas de correlación Pearson.

Velocidad de crecimiento

Para los cálculos de velocidad de crecimiento de los tallos se utilizó promedios aritméticos y la fórmula de tasa relativa de crecimiento (TRC) según la siguiente expresión matemática (González *et al.*, 2017; Hunt *et al.*, 2002):

$$TCR = (\ln c2 - \ln c1)/t2 - t1$$

Donde: *ln* es el logaritmo natural, *c2* y *c1* longitud del culmen en la evaluación posterior y anterior respectivamente y *t2* y *t1* es el tiempo anterior y posterior en meses.

Así mismo se propone un cálculo adicional basado en la determinación de los promedios armónicos para las comparaciones de la velocidad de crecimiento entre tratamientos del sector Chucuito Barco (con quema y sin quema), utilizando la siguiente expresión:

$$H = \frac{N}{\frac{1}{x_1} + \frac{1}{x_2} + \dots + \frac{1}{x_n}}$$

Donde: *H* = promedio armónico; *x* valores obtenidos en cada repetición y *N* el número total de muestras.

Además, se realizaron pruebas de t de Student para determinar la significancia entre los dos tratamientos.

3.4.3. Determinación del contenido nutricional de la totora bajo diferentes condiciones de quema

De cada cuadrante de muestreo de la zona de Chucuito Muelle Pueblo, en totorales con quema por dos años consecutivos y sin quema por cinco años, se extrajeron submuestras adicionales de 10 tallos de totora verde elegidas al azar, por tres réplicas cada una, las cuales fueron trozadas en segmentos de 10 cm y colocadas en bolsas ziploc de 1 L de capacidad debidamente rotuladas llevándolas a laboratorio para sus análisis proximales según tratamiento. Los muestreos se realizaron la última semana de febrero, representando tallos de la época LLUVIOSA y de mayor crecimiento caulinar; otro muestreo fue realizado en el mes de mayo, los cuales representaron a la época SECA y de madurez fisiológica de la totora, con tres repeticiones en cada caso y para ambos tratamientos de quema, aspectos que fueron considerados para el diseño experimental.

De estas muestras se realizaron análisis proximales del contenido nutricional de los tallos, que incluyeron determinaciones de contenidos de humedad y materia seca, cenizas, proteína, carbohidratos y grasa cruda mediante procedimientos oficiales de la AOAC (2005). En total se realizaron seis repeticiones por parámetro para las muestras de cada uno de los dos tratamientos. La humedad se determinó por el método gravimétrico de evaporación en estufa, cenizas por el método gravimétrico de incineración en mufla, proteínas por el método Microkjeldahl, grasas por la metodología Soxhlet, fibra cruda por digestión con ácido sulfúrico e hidróxido de sodio y el contenido de carbohidratos se obtuvo por diferencia.

Análisis estadístico

Para comparar y determinar diferencias en los contenidos nutricionales entre ambos tratamientos se utilizó un ANVA en DBCA, que incluyó el contenido de cada nutriente analizado en tallos procedentes de quema y sin quema, considerando como bloques a las dos épocas de muestreo (lluviosa y seca), en un total de tres muestreos o repeticiones en cada época (02) por tratamiento (02) haciéndose en total de 12 repeticiones por cada parámetro y 72 determinaciones. El modelo matemático de dicho procedimiento fue:

$$Y_{ij} = \mu + \beta_j + \tau_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde:

Y_{ij} = Variables de respuesta (contenido de cada nutriente según repetición por tratamiento. Tres repeticiones por tratamiento por cada parámetro)

μ = Promedio general

β_j = Efecto de bloques (dos períodos de colecta de muestras: época lluviosa – mes de febrero y seca – mes de mayo).

T_i = Tratamientos (total quemado dos años, total sin quemar cinco años y dos épocas por cada uno. En total 4 tratamientos por parámetro nutricional.)

ε_{ij} = Error experimental

Previo al análisis estadístico se comprobó los supuestos de homogeneidad de varianzas, normalidad e independencia de datos, caso contrario se realizó transformaciones $\sqrt{x+0.5}$ de cada valor. Se consideró como valor de probabilidad para cada análisis $\alpha = 0.05$.

Además, para comprobar el nivel de asociación entre cada parámetro se realizaron pruebas de correlación Pearson, con lo cual se pudo determinar que parámetros influyeron sobre otros.

3.4.4. Otras variables a evaluadas

Como referencia datos de temperatura y precipitación por cada mes evaluado fueron solicitados en las oficinas del SENAMHI, así como información del nivel y temperatura del lago en oficinas del IMARPE. Con esta información adicional se realizaron correlaciones y regresiones estadísticas (Pearson o Spearman), entre ellas y con las variables biométricas de los tallos de totora según tratamientos.

Todos los análisis para la estadística inferencial (ANVAs, Tuckey, t de Student, correlaciones, entre otros fueron realizados bajo una probabilidad de 95 % o nivel alfa $\alpha = 0.05$ ($P = 0.05$) utilizando el Software SPSS v22.

CAPÍTULO IV

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Efectos de la quema del totoral en la biomasa y productividad primaria neta de los tallos aéreos de totora

La evaluación bajo seis condiciones diferentes de quema en ámbitos donde se desarrollan totorales en el lago Titicaca, han evidenciado que el fuego intensivo y frecuente tienen un efecto contraproducente frente a totorales cuya quema es menos intensiva. Y estos efectos tienen también relación directa e indirecta con factores como la profundidad del lecho en la que se desarrolla la totora y parámetros climáticos como temperatura y precipitación. Se ha evidenciado que el efecto más trascendental está relacionado con la intensidad y frecuencia de la quema; así las quemas más consecutivas tienen un mayor efecto limitativo en su biomasa y productividad, comparado con quemas pausadas o ausencia total de quemas. Este efecto fue a nivel de la biomasa en materia verde, materia seca y en la productividad.

4.1.1. Efectos de la perturbación por quema en la biomasa verde de tallos aéreos

La quema del totoral según diferentes frecuencias redujo de manera importante la producción de biomasa en tallos verdes. En todos los casos donde no se practicó quema intensiva, al inicio del desarrollo vegetativo y hasta casi la madurez, la biomasa verde en pie fue superior a la biomasa producida en totorales sometidos a quema intensiva.

Al inicio, después de las quemas (en diciembre), los totorales sin aplicación de fuego o con fuego menos frecuente presentaron mayores biomásas de tallos verdes (superior a 3 kg/m^2), mientras que totorales con mayor intensidad de quema, las biomásas no superaron 1 kg/m^2 ($F_{5,12} = 8.64$; $p = 0.001$). Para enero continuaron siendo superiores las biomásas en totorales con poca intensidad al fuego ($F_{5,26} = 60.75$; $p = 0.0001$), en febrero similarmente ($F_{5,46} = 97.02$; $p = 0.0001$), ya en marzo fue más evidente la superioridad la biomasa de totorales con menos intensidad de

quema, especialmente el total sin quema por cinco años cuyo promedio fue 12,3 kg/m² ($F_{5,42} = 44.01$; $p = 0.0001$), llegando a una biomasa máxima, en el mes de abril con 15,22 kg/m² en promedio ($F_{5,56} = 38.42$; $p = 0.0001$). A partir del mes de mayo se homogenizaron las biomásas, despuntando ligeramente totorales con quema reciente, promediando 6.45 kg/m² ($F_{5,44} = 7.55$; $p = 0.0001$). En junio descendió la biomasa verde en todas las condiciones de manejo con fuego ($F_{5,28} = 9.87$; $p = 0.0001$, siendo significativamente menor en el total con quema por dos años consecutivos (0.36 kg/m²) hasta llegar a “cero” en el mes de agosto; aunque todos los tratamientos en agosto presentaron biomasa ínfima ($F_{5,30} = 9.99$; $p = 0.0001$). Totorales que desarrollaron y se mantuvieron a mayor profundidad (alrededores de la isla Foroba), aún en el mes de agosto mantuvieron significativa biomasa verde con respecto a los otros lugares evaluados (2.31 kg/m² en áreas sin quema interanual y 1.66 kg/m² en áreas con quema reciente), evidenciando que los totorales pueden mantener tallos verdes mientras haya presencia de lecho de agua. Los resultados del detalle conjuntamente con sus análisis estadísticos, se describen en el Anexo 1.

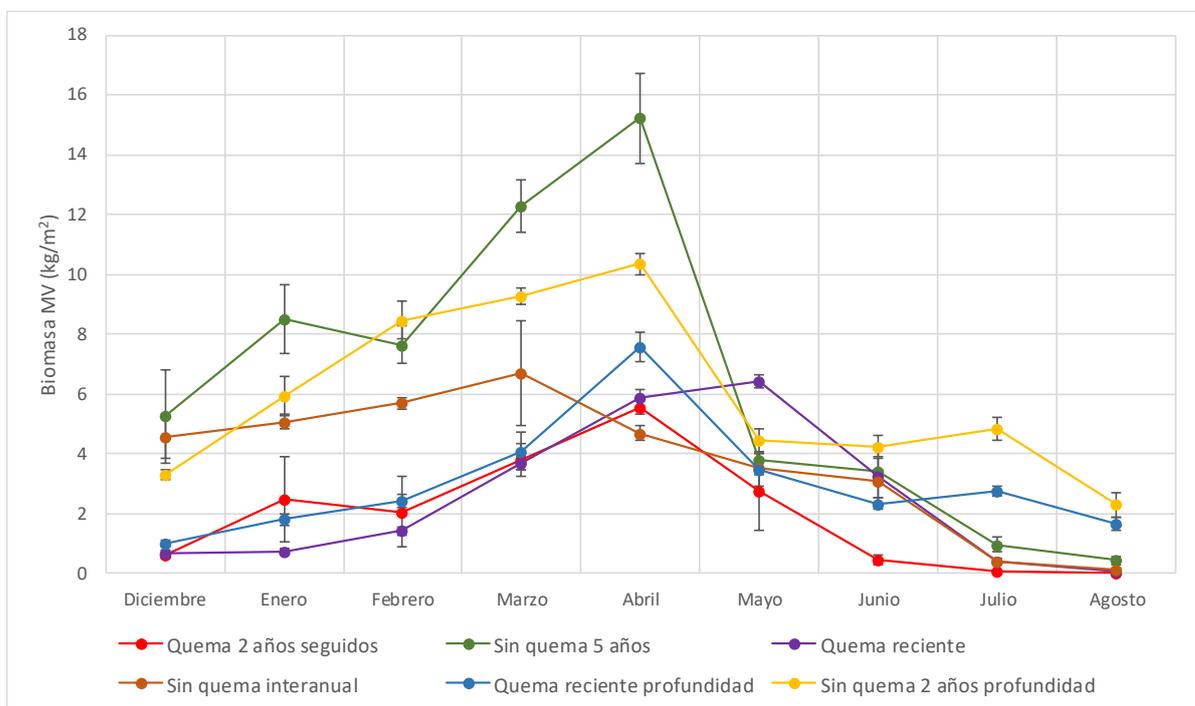


Figura 12. Variaciones mensuales de la biomasa de tallos verdes en diferentes condiciones de quema de totorales, lago Titicaca (barras representan errores estándar).

La Figura 12 describe estos cambios mensuales del rendimiento en biomasa de tallos verdes de totora según tratamientos. En todos los casos la cúspide del crecimiento vegetativo se aprecia en abril, de allí inicia la fase de madurez, decayendo paulatinamente la biomasa hasta llegar casi a cero en agosto. Resalta que el total sin quema por más de cinco años, mantuvo durante casi todo el periodo fenológico los mayores niveles de producción.

El análisis estadístico global de los seis tratamientos ratificó la superioridad en biomasa verde del total sin quema por cinco años y el detrimento en el total quemado por dos años consecutivos (estadísticos descriptivos y ANVA - DBCA del Anexo 1). Se presentaron diferencias significativas en totales manejados con diferentes frecuencias de quema ($F_{5,360} = 50.72$; $p = 0.0001$) y la prueba de Tuckey ($P < 0.05$) confirma la superioridad del tratamiento sin quema por cinco años (con 7.41 kg/m^2), una importante biomasa en total sin quema interanual (4.64 kg/m^2) y sin quema por dos años a profundidad (4.82 kg/m^2), finalmente los menos productivos fueron el total con quema reciente (3.16 kg/m^2), quema reciente a profundidad (2.69 kg/m^2) y quema por dos años seguidos (2.42 kg/m^2) (Figura 13).

La Figura 13 muestra también que en ausencia de quemados hay un conjunto de datos más heterogéneo en total “sin quema por 5 años”, pero también muestra que más del 50% de datos son superiores a 6.4 kg/m^2 (mediana) y en una quema por 2 años continuos el 75% de datos estuvo por debajo de 5 kg/m^2 . La quema reciente a profundidad tuvo datos más homogéneos cuyos valores rondaron entre 1 y 8 kg/m^2 , pero en este tratamiento casi el 100% de datos estuvo por debajo de 5 kg/m^2 .

Un análisis concluyente, explica que cuanto más tiempo se deje de quemar, la biomasa verde obtenida es también mayor, incluso ausencias de quema por dos años o interanualmente lograron significativamente más biomasa que cuando se realizan quemados consecutivos o quemados recientes, aun si el nivel del lago mantiene ciertos niveles de profundidad como en el sector de Foroba.

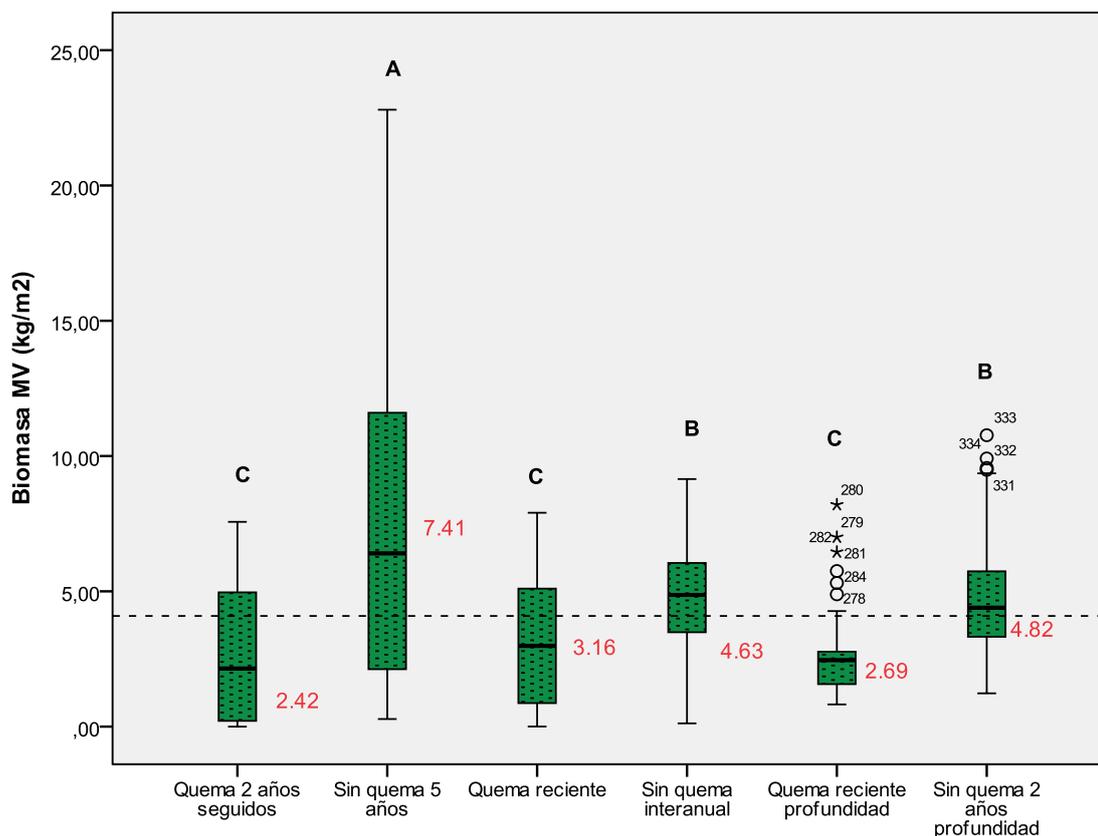


Figura 13. Biomasa aérea en tallos verdes de totora en pie según diferentes condiciones de quema. Promedios se muestran en rojo y letras diferentes entre cajas difieren significativamente a la prueba de Tuckey ($P < 0.05$); línea punteada es el gran promedio.

Los primeros estudios de biomasa verde de totorales datan de los años 70s, para el año 1977 se estimó una biomasa promedio de tallos verdes de 68.91 kg/m^2 (Herbas, 1978), casi al mismo tiempo entre 1979 y 1980 Collot *et al.* (1983) estiman en 14.39 kg/m^2 el promedio de biomasa verde en el lago Wiñaymarka del lado boliviano (máximo 20.67 kg/m^2 en noviembre). También para 1978 e inicios de los 80 los totorales verdes en la RNT (Sector Puno) llegaron a una producción promedio de 45.8 kg/m^2 en zonas densas y unos 31.6 kg/m^2 en lugares semidensos (Levieil & Goyzueta, 1984); pero, en 1984 la biomasa empezó a disminuir alcanzando promedios de 31.1 kg/m^2 (Galiano, 1987) y para 1989 (RNT sector Puno) sólo 11.69 kg/m^2 (Goyzueta, 1989; Goyzueta *et al.*, 2009), manteniéndose hasta el año 2000 con valores de 11.25 kg/m^2 (PELT, 2000).

Desde el año 2002 al 2005 la biomasa registró variaciones entre 4.53 y 6.81 kg/m^2 en la RNT, alcanzando para el 2006 nuevamente los 11.25 kg/m^2 e iniciándose desde ese momento otra notable disminución con registros de 6.98 kg/m^2 en el 2007 a 4.35

kg/m² en 2008 (AIDER - RNT, 2015; Loza, 2010). En otro sector del Titicaca, Roque *et al.* (2003) para el año 2002 reportó promedios de 4.51 kg/m². Luego, entre el 2009 y 2014 se alcanza un promedio general de 5.36 kg/m² (AIDER - RNT, 2015). En otro estudio en la península de Challapata, del sector boliviano (Chacón, 2014) se reportó una biomasa de tallos verdes totora que fluctuaron en promedio entre 2.68 kg/m² en una zona oligotrófica y 3.12 kg/m² en zona eutrófica.

Todos estos estudios, denotan una evidente tendencia en la disminución de la biomasa de totorales a través de los años, cuyas causas principales deben tener un origen antrópico y quizás principalmente, el uso permanente e indiscriminado del fuego en dicha vegetación. Se evidencia también que el sector boliviano tuvo históricamente menores rendimientos que en el sector peruano (Collot *et al.*, 1983; Moreau y Le Toan, 2003).

En el presente estudio, sin considerar la frecuencia de quema, los promedios de biomasa verde estuvieron entre 2.42 y 7.41 kg/m², valores que ratifican una trayectoria en descenso en el rendimiento respecto a los años anteriores. Al enfocarnos en el total de muestras por tratamiento, se encontró que todos los totorales con mayores frecuencias de quema difícilmente alcanzaron valores máximos de 8 kg/m², en cambio totorales con menores frecuencias de quema llegaron a presentar biomasa de hasta 22.8 kg/m², constituyéndose en una evidencia de que años pasados la biomasa verde del totoral pudo llegar efectivamente hasta 31 o 45 kg/m², como lo reportan Levieil & Goyzueta (1984) y Galiano (1987) o hasta incluso mayores valores (Herbas, 1978), considerando la poca tendencia a las quemaduras en esas épocas por parte de la población aledaña. Por tanto, se puede inferir que actualmente, debido a los permanentes sucesos de quema de totorales en el lago Titicaca, una de las principales explicaciones de la disminución en la biomasa, sería la aplicación intensiva del fuego año tras año en estos humedales. Desde luego otros factores estarían también implicados, como la disminución del nivel del lago, cosecha insostenible, contaminación, entre otros, que podrían concatenar en efectos sinérgicos para la pérdida de biomasa y cobertura.

Estudios en humedales de otras latitudes concuerdan con el efecto detrimental que tiene el fuego sobre la biomasa verde de macrófitas. Heinl *et al.* (2004) encontró que la quema en un humedal de Botswana (África del hemisferio sur) disminuyó su

biomasa entre el 25 al 100%, en nuestro caso la quema por dos años consecutivos disminuyó en 68% la biomasa en comparación con el total sin quema por cinco años. Otros estudios refieren que el efecto de la quema es diferencial según la especie, así *Schoenoplectus americanus* (emparentada con *S. tatora*) no es afectada en su cobertura, pero *Typha dominguensis* se reduce significativamente y *Carex cumoso* se beneficia ya que aumenta considerablemente su cobertura (Escutia *et al.*, 2009). Otro estudio en humedales de La Florida (USA) evidencia el efecto negativo de la quema sobre la biomasa viva de *Juncus roemerianus* reduciendo un 29.3 % y para *Spartina* el 42.3 % de lo que fue un año antes de aplicar el fuego Schmalzer *et al.* (1991). Similarmente en México tratamientos sin quema posibilitaron mayor biomasa aérea en *Schoenoplectus americanus* que cuando se quemaron (Montejo *et al.*, 2015). Flores *et al.* (2011) también reportan que el fuego prescrito disminuye la biomasa en *S. americanus* aunque promueve el crecimiento de especies como *Distichlis spicata*. En el humedal de Pantanos de Villa (Lima) *S. americanus* fue la especie más afectada por los incendios ocurridos en este humedal (Ramírez *et al.*, 2018), aunque *S. americanus* tiene alta habilidad para recuperarse del fuego (Aponte *et al.*, 2017).

Comparado con vegetación terrestre, en zonas semiáridas la quema puede tener un efecto neutral o también negativo para la biomasa de pastizales (Scheintaub *et al.*, 2009). La ausencia de quema en pastizales por cinco años propició mayor cobertura que en zonas quemadas hasta después de tres años de la quema (Ladwig *et al.*, 2014). La mayoría de estudios en praderas, manifiestan que la quema no disminuye ni aumenta la producción de forraje en biomasa verde, aunque coadyuvan a remover materia muerta (Aguirre & Argote, 2003; Augustine *et al.*, 2010; Parsons & Stohlgren, 1989). En ecosistemas de sabana generalmente tiene un efecto positivo en la biomasa y su vegetación tiene alta dependencia por el fuego para su mantenimiento (Dajoz, 2002; Smith & Smith, 2001); así, el fuego puede incrementar entre 12 y 40% la biomasa (Singh, 1993); aunque un estudio a largo plazo reportó que quemas continuas e intensivas no recuperaron los niveles de biomasa que se encontraron en el pre-fuego (1200 g/m²), incluso a los dos años sólo recobraron del 50 al 60% de la biomasa, y en otras parcelas solo al cabo de cuatro años lograron suficiente materia para una siguiente quema, pero ni a los siete años lograron recuperarse del todo (Bilbao *et al.*, 2009).

4.1.2. Variaciones mensuales en la biomasa verde y relación con la profundidad

En el ANVA se encontró importante fuente de variabilidad en el rendimiento mensual de tallos verdes de totorales (bloques $F_{8,360} = 57.45$; $p = 0.0001$. Anexo 1), y con la prueba de Tukey entre meses ($P < 0.05$), se determinó rendimientos significativamente mayores en los meses de marzo y abril en todos los tratamientos en general y los más bajas en agosto. Estas diferencias se representan en la Figura 14, promediando los meses de marzo y abril 6.64 y 8.21 kg/m^2 respectivamente, siendo esta la época de máximo crecimiento vegetativo y productividad, luego se inicia la fase de maduración hasta la senescencia en agosto promediando 0.78 kg/m^2 .

Esto concuerda con lo observado por Moreau *et al.* (2003) quienes refieren que el mayor esplendor de biomasa de totora verde se presenta entre diciembre y abril (de 3 a 4 kg/m^2), indican además que entre agosto y noviembre los totorales están secos y comúnmente se queman completamente año tras año (Huiñaymarca), por lo que creemos que esta práctica sería el resultado de la menor biomasa obtenida en dicho lugar, comparado con los del sector peruano. Roque *et al.* (2003) también confirma que la mayor biomasa se da en marzo y la menor en agosto, al igual que la información de la RNT, que indican que la menor biomasa se obtiene en el tercer trimestre (julio, agosto y setiembre) con 4.28 kg/m^2 y la mayor en el segundo trimestre (abril, mayo y junio) con 6.82 kg/m^2 (Loza, 2010).

El estudio de Collot *et al.* (1983) difiere con todos los reportes anteriores y con el nuestro, ellos determinaron hace 37 años, que el mes que presenta mayor biomasa verde es noviembre con 20.67 kg/m^2 y desde diciembre disminuye paulatinamente (ellos evaluaron de octubre a marzo). Esta información es interesante ya que en los últimos años y a la actualidad el mes de mayor producción en materia verde es marzo o abril, lo que indicaría que se está presentando un retraso paulatino y progresivo en la fenología de la totora (de más de cuatro meses), en el que probablemente estarían implicados los diferentes procesos de perturbación antropogénica (quema, contaminación, extracción) e incluso el fenómeno del cambio climático.

En especies emparentadas con la totora se encontró también algo similar; para el papiro (*Cyperus papyrus*) en el Nilo por ejemplo, determinaron que la mayor biomasa verde se da entre abril y junio, alcanzando 30 kg/m^2 y de allí decrece gradualmente en invierno (Serag, 2003). En otro lago tropical del hemisferio sur

(Ziway, Etiopia), *Cyperus articulatus* y *Cyperus papyrus*, también mostraron su mayor biomasa entre febrero y marzo y el mínimo entre mayo y agosto, *Typha latifolia* (Typhaceae) tuvo mayores biomásas entre diciembre y julio y su decaimiento mínimo en agosto (Tamire & Mengistou, 2014). Para la macrófita *Pontederia lanceolata* en Brasil la máxima biomasa se da en febrero y la mínima con “0” en agosto (Penha *et al.*, 1999), información concordante con nuestros resultados.

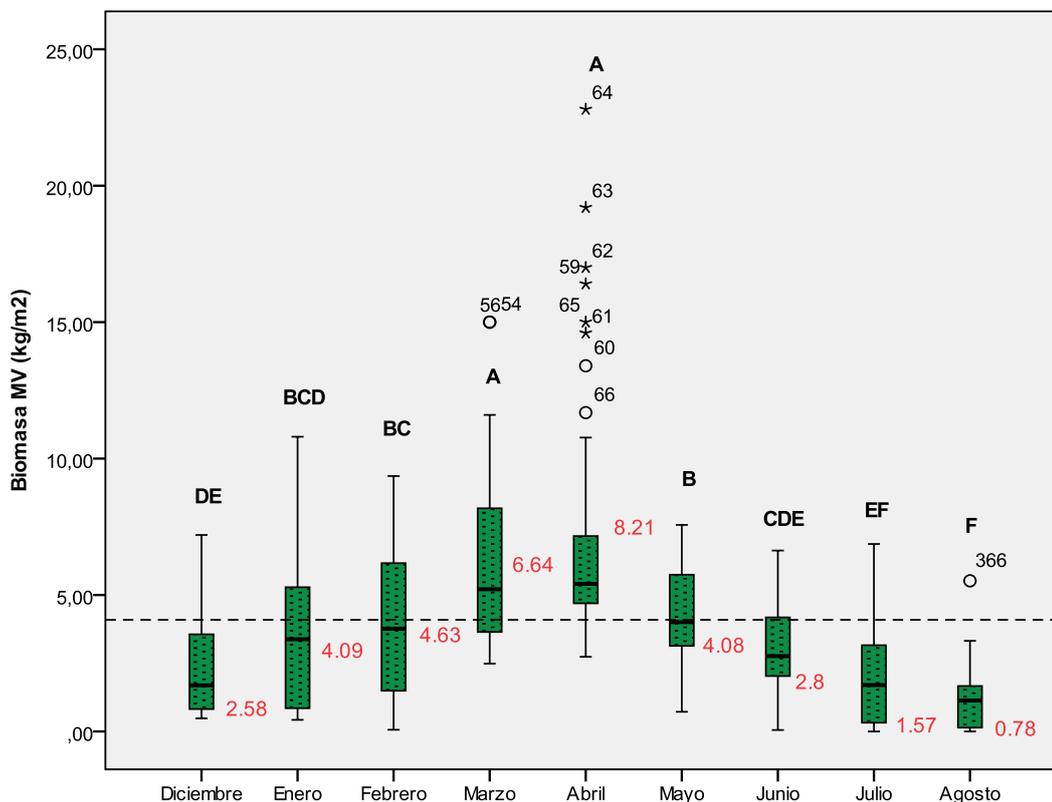


Figura 14. Variación mensual de biomasa de tallos verdes en todas las condiciones de quema del totoral. Literales estadísticas diferentes indican diferencias significativas entre meses (Tuckey $P < 0.05$); valores promedio en rojo y gran promedio la línea punteada.

En la mayoría de meses, predominó mayor biomasa verde cuando los totorales tuvieron quemadas de menor intensidad y frecuencia (Figura 15); aunque esto estuvo determinado por los niveles de agua que mantenía cada zona de estudio. En la zona de Chucuito muelle pueblo, el totoral sin quemar por cinco años, en todos los meses tuvo un rendimiento superior al totoral quemado por dos años consecutivos y en la mayoría de ellos fue altamente significativo a la prueba de t ($p = 0.0001$); solamente en agosto la biomasa se equiparó entre ambos tratamientos, con valores cercanos a cero en tallos verdes, estableciéndose ese momento como el período final de la

senescencia. Aquí se evidenció que la mayor biomasa verde promedio, en ausencia de quema, se presentó en abril con 15 kg/m^2 y con 5.56 kg/m^2 , en quema por dos años seguidos, cuando la profundidad en este lugar también alcanzó su máximo pico promedio (36.56 cm) y progresivamente menores biomásas en agosto, cuando la profundidad estuvo por debajo de 1 cm (Figura 16).

En la zona de Chucuito Barco, los cambios mensuales en biomasa verde entre tratamientos tuvieron connotaciones similares y las fluctuaciones también estuvieron relacionadas con la profundidad en la que se desarrollaron. En los primeros meses hubo mayor biomasa verde en totorales con menos frecuencia de quema (sin quema interanual), luego en el mes de abril se equipararon estadísticamente, más adelante la biomasa es similar en ambos totorales. Igualmente, las mayores biomásas se dieron cuando hubo un mayor nivel promedio del lecho lacustre (36.56 cm en marzo y 33.89 cm en abril) (Figura 16).

En el sector de Foroba, la quema tuvo efectos diferentes por tratarse de un total con presencia permanente de agua durante toda la evaluación. También hubo mayores biomásas en el total con menos frecuencia de quema durante los primeros meses de desarrollo (diciembre – marzo), hasta equipararse en abril y mayo en ambos tratamientos; sin embargo, en este lugar se mantuvo biomasa verde, incluso en el mes de agosto. Similarmente a las otras dos zonas, una biomasa verde superior se presentó en marzo y abril, cuando el lecho alcanzó profundidades promedio de 70.83 y 70.85 cm y la menor biomasa en agosto cuando la profundidad estuvo en 27.45 cm, pero notablemente disminuida (1.6 a 2.3 kg/m^2) (Figura 16). En este caso, la biomasa verde en agosto no llegó a cero, ya que la profundidad del lago aún se mantenía en unos 30 cm. Esto permite concluir que cuando persiste el nivel del lago a profundidades mayores a 10 cm, aún en la época de senescencia, siempre se aprecian partes basales verdes de los tallos aéreos, evidenciando así su condición de planta perenne. Opuestamente, en totorales que en el mismo mes ya no mantienen su lecho de agua (como en Chucuito) la biomasa verde puede llegar a “cero”.

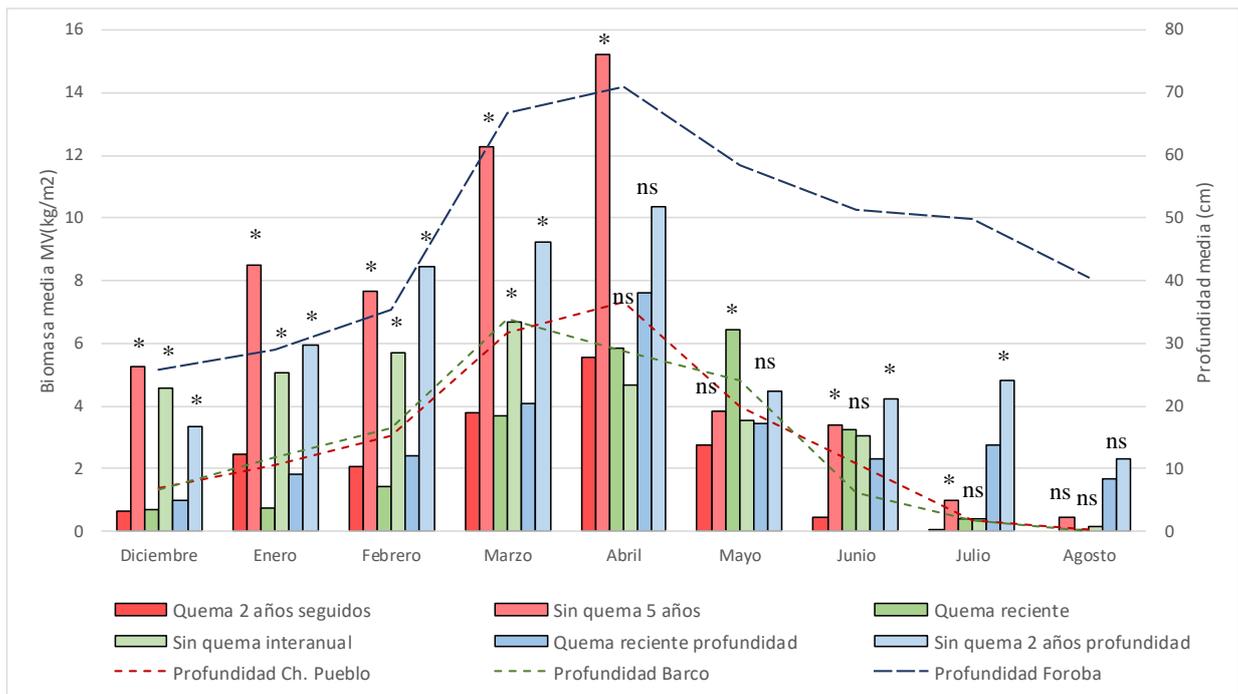


Figura 15. Variaciones promedio de biomasa de culmos verdes de *S. tatora* en tres zonas y tratamientos distintos, respecto a la profundidad promedio del lecho. Asteriscos indican diferencia significativa a la prueba t de Student por cada mes entre dos tratamientos por zona (tonos rojizos sector Chucuito Pueblo, verdes Chucuito Barco, celestes Foroba).

Biomasa y profundidad del lecho

Se ha determinado que la profundidad del lecho lacustre está relacionada con el incremento de biomasa aérea verde de los totorales; es decir conforme aumenta la profundidad del lago, incrementa también la biomasa, bajo cualquier condición de quema o sin quema. Esta interpretación se ha validado también con análisis de correlación y regresión lineal para cada una de las zonas y tratamientos estudiados (Figura 16), evidenciándose una $r > 0.8$ en los tratamientos llevados a cabo en el sector Chucuito muelle Pueblo (Figura 17a y b), que indica fuertes asociaciones entre la biomasa y la profundidad del lecho, los índices de determinación mayor a 0.7 explican que hay dependencia de la biomasa de totora por la profundidad. En Chucuito Barco (Figura 17c y d) la r fue superior a 0.7 indicando también fuerte asociación entre ambas variables, aunque los índices de determinación son relativamente bajos (un 49% explica la influencia de la profundidad sobre la biomasa). En el sector Foroba (Figura 17e y f) solo hubo una asociación moderada ($r > 0.6$), debido a que el nivel del agua fue constante, casi siempre por encima de 20 cm y hasta más de 70 cm, por lo que la producción de biomasa no estuvo determinada

estrictamente por los cambios del nivel del lago (algo más de 40% de influencia sobre la biomasa). En todos los casos hubo asociaciones estadísticamente significativas ($p=0000.1$). Con esto se resalta la importancia que tiene la presencia de agua en el lecho para los totorales, evidenciando adaptación y acoplamiento de la planta a los hidroperíodos estacionales propios del lago Titicaca.

Estas relaciones donde el nivel del agua puede ser determinante en los cambios de biomasa de las macrófitas, se reportan también para otras especies de ciperáceas como en *Eleocharis interstincta* donde las cohortes más bajas se presentaron en períodos de menor profundidad y las cohortes más altas cuando las profundidades fueron mayores (Medeiros dos Santos & De Assis-Esteves, 2002). Otro estudio con ciperáceas emergentes revela que estas se distribuyen en requerimientos de profundidad específicos para cada especie creciendo apropiadamente entre 20 cm (*Carex allivescens*) y 30 cm (*Scirpus distigmaticus*) o incluso menos, pero nunca sobreviven a profundidades de cero centímetros, aunque hay una mayor emergencia de brotes a profundidades algo menores (Hirota *et al.*, 2007). En un humedal de Kenia se determinó que la profundidad superficial del agua es determinante para el desarrollo del papiro, encontrándose una relación significativa con su tasa de crecimiento (a profundidades más estables y mayores, mayor tasa de crecimiento) (Rongoei *et al.*, 2016), hallazgos concordantes con nuestro estudio en el Titicaca.

Según estos resultados, la disminución del nivel del lago, repercute fuertemente en la disminución de la superficie lacustre, y por tanto en la disminución de las áreas de totorales en el Titicaca, lo que se corrobora con lo manifestado por Britton (1973), quien indica que uno de los factores limitantes en el desarrollo y crecimiento de macrófitas emergentes es la disminución de los niveles del agua de los humedales. Wirrmann (1991) también refiere que una disminución de 1 m en el nivel del lago Titicaca ocasionaría una disminución de la superficie de agua de 1000 km², perdiéndose con ello extensas áreas de totorales. Goyzueta *et al.* (2009) alertan sobre este efecto, aseverando que esta situación podría acelerarse con el trasvase de aguas del Titicaca a otros territorios.

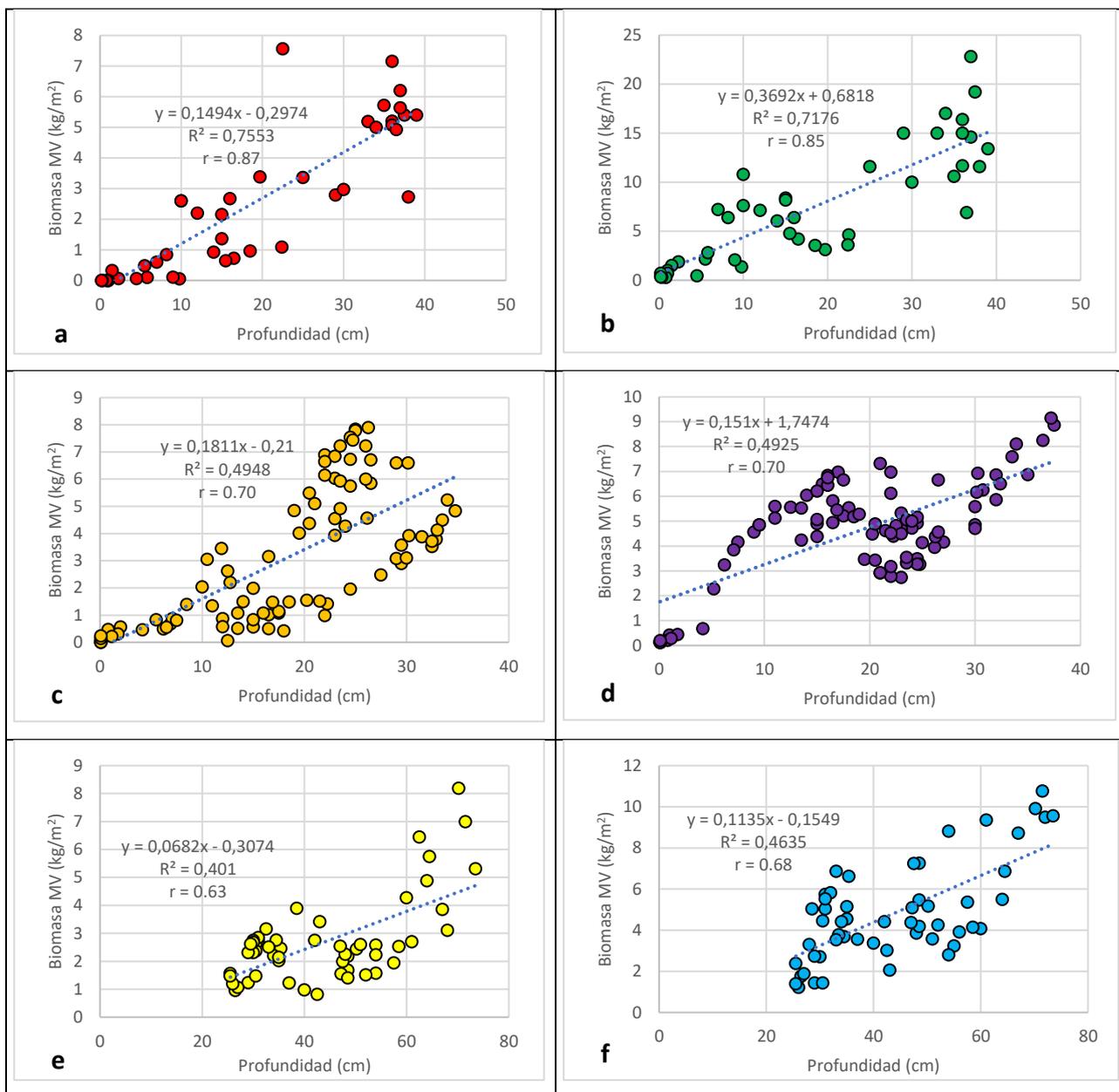


Figura 16. Regresión entre biomasa del totoral en materia verde (MV) y profundidad del lecho. Donde a) quema dos años consecutivos ($F_{1,41} = 126.526$; $p=0.0001$), b) sin quema por 5 años ($F_{1,41} = 104.163$; $p=0.0001$); c) quema reciente ($F_{1,88} = 63.96$; $p=0.0001$) y d) sin quema interanual ($F_{1,88} = 52.59$; $p=0.0001$); e) quema reciente a profundidad ($F_{1,52} = 30.82$; $p=0.0001$) y f) sin quema 2 años a profundidad ($F_{1,52} = 39.13$; $p=0.0001$).

4.1.3. Efecto de la quema en la biomasa de tallos secos

Durante las evaluaciones de los totorales en todos los tratamientos y zonas de muestreo, los tallos verdes siempre estuvieron asociados con tallos secos en pie; por lo que, su mayor o menor abundancia marcaron las fases fenológicas y fueron indicadores del grado de madurez y senescencia de las plantas, considerándose que una mayor proporción de tallos secos explica un avance hacia la senescencia.

Según esto, se registró una mayor proporción de tallos secos en pie en el mes de agosto, alcanzando un 90% los tallos secos en el total, lo que explica que en este mes constituye su máxima senescencia, perdurando esta condición hasta octubre y noviembre, el mes de diciembre da inicio a la etapa de desarrollo vegetativo, el que dura aproximadamente hasta los meses de marzo y abril, donde los tallos secos solo abarcan del 10 a 20% del peso total de tallos.

Realizando comparaciones entre totales con quema intensiva, sin quema o quema moderada, se ha encontrado que el total quemado por dos años consecutivamente (Figura 17a) al mes de diciembre (inicio del período fenológico) alcanza sólo un 8.3% de tallos secos, aumentando progresivamente hasta el mes de marzo para llegar a un 11.68% e intensificándose más rápidamente desde abril alcanzando el 100% de tallos secos en agosto. En el total sin quema por cinco años (Figura 17b) la tendencia fue que en diciembre los porcentajes de tallos secos fueron mayores (25.52%), disminuyendo hasta marzo con 13.65% de tallos secos y desde entonces empezaron a aumentar los tallos secos y declinar los verdes, hasta lograr un 96.93% en agosto. En total con quema reciente (Figura 17c), en diciembre se observaron muchos menos tallos secos (1.17%) y sólo en mayo alcanzó 18.74% hasta llegar al 96.21% en agosto; en total sin quema interanual (Figura 17d), al inicio los tallos secos conformaron el 23.49%, luego en febrero su valor mínimo en tallos secos con 12.08% y posteriormente en agosto alcanzó el 92.49% de tallos secos. En totales con quema reciente a profundidad (Figura 17e), en diciembre apenas presentó 1.2% de tallos secos, luego disminuyó progresivamente hasta agosto con 71.49% de tallos secos; a diferencia, el total sin quema por dos años a profundidad en diciembre presentó 31.67% de tallos secos, disminuyendo hasta marzo con 14% para aumentar luego hasta agosto a un 25.40% de tallos secos (Figura 17f).

Se ratifica que, los totales en zonas de mayor profundidad, aún en el mes de agosto mantienen importante proporción de tallos verdes.

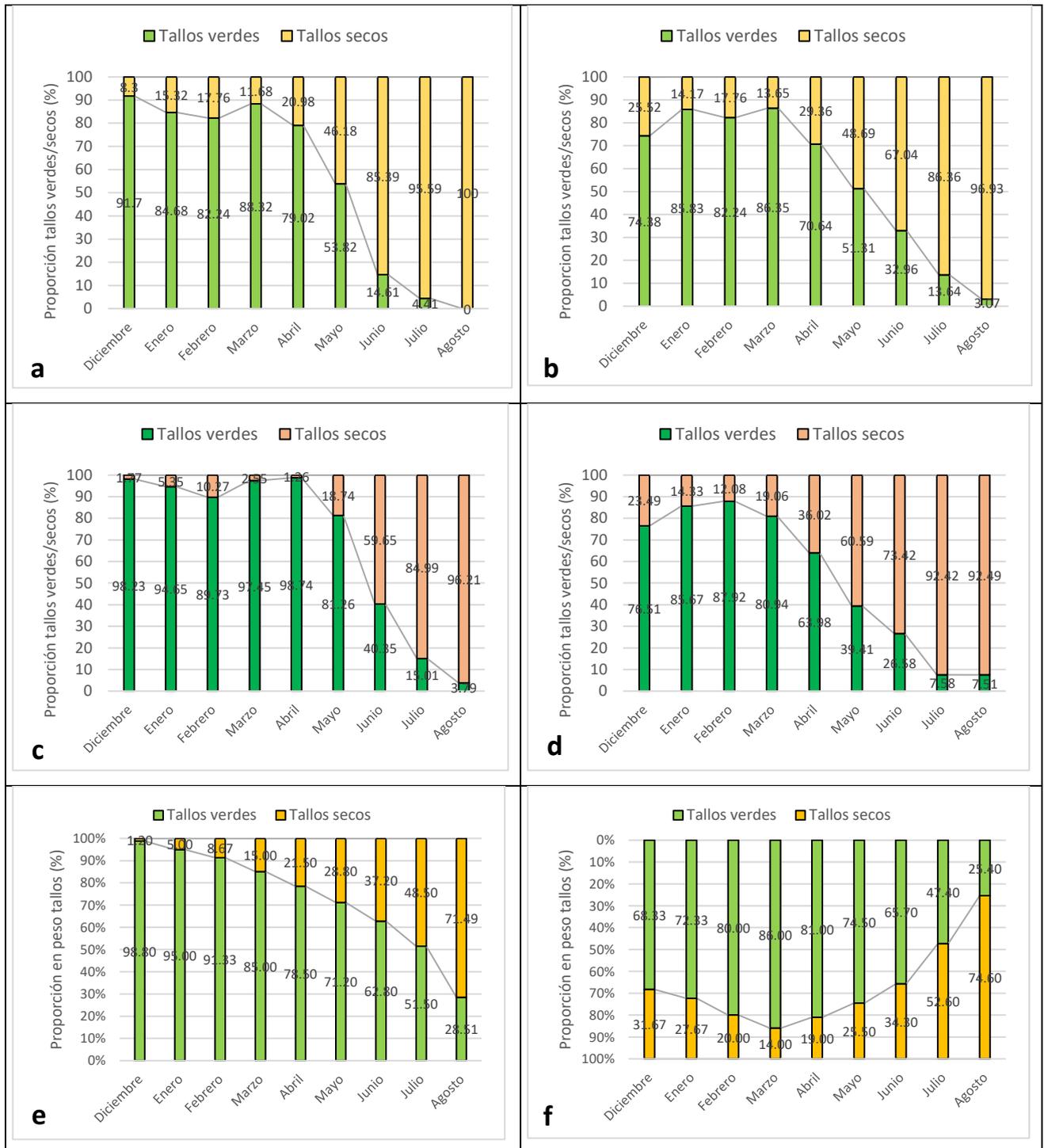


Figura 17. Relación porcentual de biomasa de tallos aéreos verdes/secos según diferentes condiciones de quema de totorales, lago Titicaca. En: a) quema por dos años consecutivos, b) cinco años sin quema, c) quema reciente, d) sin quema interanual, e) Quema reciente a profundidad y f) sin quema 2 años a profundidad.

Totorales sometidos a quemas frecuentes, sólo al inicio mostraría mayor biomasa verde y menor biomasa de tallos secos en pie, siendo esta la razón que justifica el uso de fuego por parte de los ganaderos, obteniendo brotes verdes que alimenten a su

ganado en noviembre y diciembre, cuando aún no hay lluvias suficientes que propicien el crecimiento de forraje en tierra firme. Posteriormente (aproximadamente desde enero o febrero), los porcentajes de biomasa de tallos secos tienen tendencia similar entre totorales con diferentes condiciones de uso de fuego. En meses posteriores (desde junio hasta agosto) las proporciones de tallos secos casi son las mismas en todas las condiciones de quema en totorales, excepto en donde aún mantiene lecho de agua (sector Foroba); allí el porcentaje de totorales secos no supera el 75% y el resto es totora aún verde.

Sin embargo, la cantidad de tallos secos en pie por peso, es menor en el transcurso del año en totorales con quemas más intensivas (Figura 18). El totoral quemado por dos años consecutivos mantuvo los menores volúmenes de tallos secos en todo el período, pero también presentó menor biomasa verde en todo su desarrollo.

Totorales que permanecieron en lecho de agua permanente presentaron curvas más regulares y no acumularon tallos secos en gran magnitud, probablemente debido a que en estos lugares los procesos de descomposición son más rápidos, además que los tallos se desmoronan más pronto al lecho, de modo que tallos secos siempre estuvieron en bajas cantidades.

La disminución de tallos secos es producto del proceso de descomposición o del tendido de las plantas sobre el lecho por la senescencia natural, lo cual en el totoral inicia en el mes de junio (inicios de invierno) para luego convertirse paulatinamente en detritus. Augustine *et al.* (2010) menciona que la biomasa muerta en pie disminuye tanto en pastizales con fuego o sin fuego a mediados del verano y pone en evidencia también que luego hay una equiparación entre la biomasa de tallos secos en tratamientos con quema y sin quema, similar a nuestro estudio.

Pratolongo & Kandus (2005b), para *S. giganteus* y *S. californicus* en el delta del río Paraná (Argentina) reportaron que en febrero se da la mayor presencia de tallos secos en pie, pero no hay una fecha marcada de senescencia, e incluso en el otoño mostraron mínimas cantidades de tallos secos. Los autores explican para estas condiciones, que la presencia de tallos secos es regulada principalmente por el movimiento de agua, más que por fenómenos estacionales fenológicos; para el caso del presente estudio, la fenología también está relacionada con el hidrociclo y con los cambios de profundidad determinados por el nivel del lago.

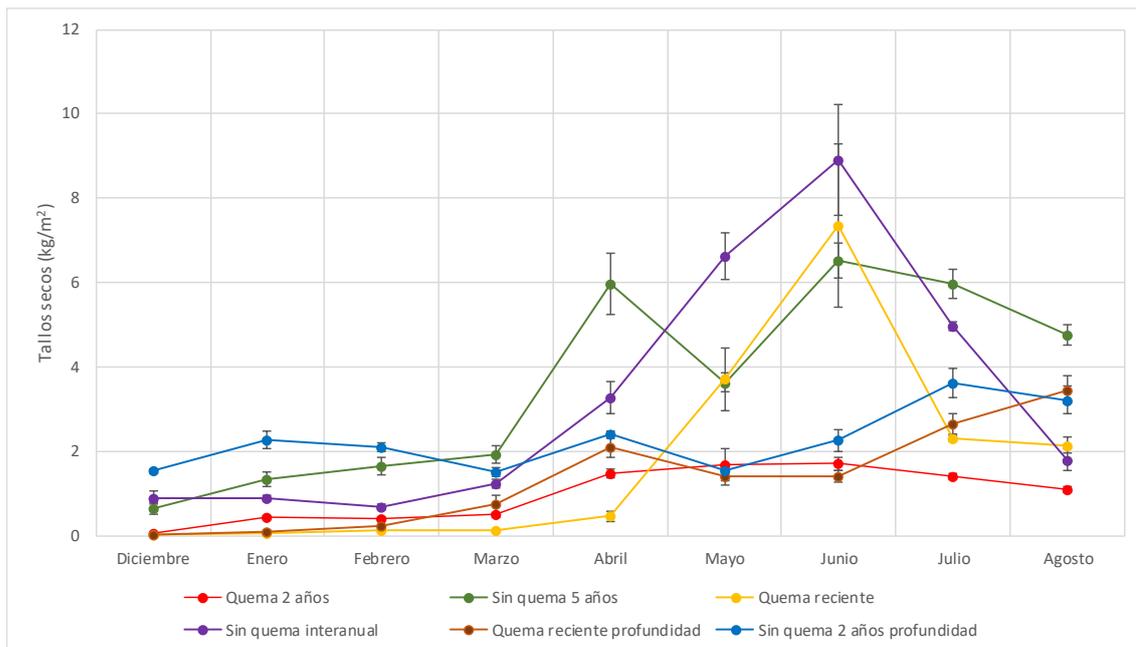


Figura 18. Variaciones mensuales en peso, de tallos secos en diferentes condiciones de manejo de quema de totorales, lago Titicaca.

La Figura 19, bajo un análisis general de los cambios en la presencia de tallos secos, muestra que la ausencia de quema por cinco años mantuvo significativamente mayores niveles de tallos secos que todos los demás tratamientos (4.12 kg/m^2), pero es también porque presentó la mayor biomasa verde; luego los tratamientos sin quema interanual y sin quema por dos años a profundidad alcanzaron también niveles importantes en tallos secos (2.52 kg/m^2 y 2.46 kg/m^2 respectivamente, ambos con similitud estadística). Los totorales con quema más frecuente, mantuvieron la menor cantidad de tallos secos (1.11 y 0.97 kg/m^2). Las diferencias en peso de tallos secos entre los tratamientos fueron determinadas estadísticamente con el ANVA - DBCA ($F_{5, 360} = 50.76$; $p = 0.0001$) y la prueba de Tuckey ($P < 0.05$), según se puede verificar en el Anexo 3.

Este efecto también lo reportan autores como Flores *et al.* (2011) quienes indican que el fuego prescrito anual en humedales de Maryland (USA) disminuyó la presencia de tallos secos y su acumulación en el lecho. En pastizales tiene similar efecto y el fuego puede reducir biomasa de plantas muertas hasta en un 86% (Augustine *et al.*, 2010); en nuestro caso, si comparamos por ejemplo las cantidades de tallos secos en totorales sin quema por cinco años, con totorales quemados por dos años consecutivos, se observará una reducción de 73% de material vegetal seco. En praderas altoandinas el fuego también controló la densidad de plantas viejas y poco

deseables (Aguirre & Argote, 2003) y en ecosistemas de sabana los tallos secos del lecho se redujeron en 85% respecto al control (Singh, 1993).

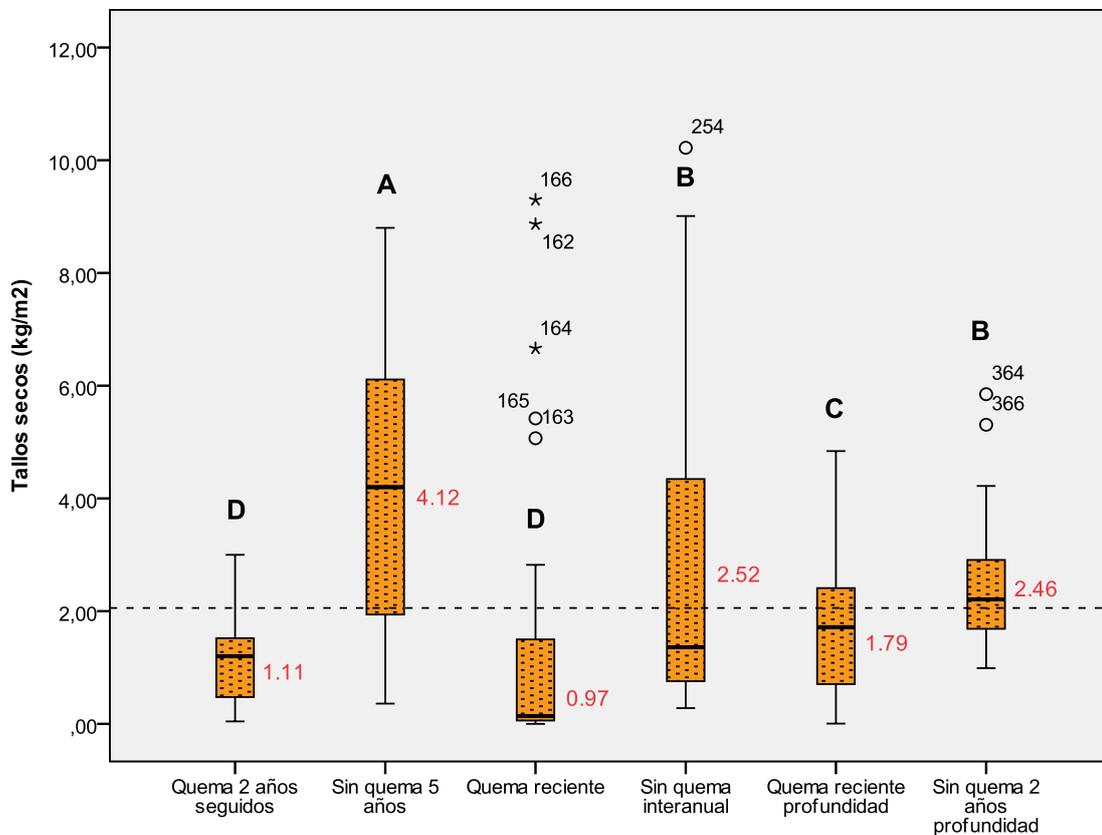


Figura 19. Efecto de diferentes condiciones de quema sobre presencia de tallos secos en totorales. Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey $P < 0.05$), valores en rojo son el promedio general por tratamiento.

4.1.4. Efecto en la producción de biomasa en materia seca según condiciones de quema

Totorales sometidos a distintas condiciones de quema, presentaron también capacidades diferenciadas para asimilar biomasa en materia seca en sus tallos aéreos. Según los promedios generales, el totoral sin quema por más de cinco años presentó los mayores valores (1.62 kg/m^2) y el totoral sometido a quema por dos años consecutivos alcanzó el menor promedio general (0.53 kg/m^2). Tratamientos con quemas menos intensivas también lograron una producción importante, tales como sin quema interanual y sin quema por dos años a profundidad, cada uno con 1.16

kg/m² y 0.94 kg/m², los tratamientos de quema reciente y quema reciente a profundidad lograron sólo 0.98 kg/m² y 0.94 kg/m² respectivamente (Figura 20).

Las diferencias por cada tratamiento las estableció el ANVA ($F_{5, 360} = 25.59$, $p = 0.0001$) y la prueba de Tukey ($p=0.05$). La Figura 21 muestra que en ausencia de quema por cinco años se alcanza significativamente mayor biomasa en materia seca, pero como consecuencia de la mayor biomasa en materia verde de este tratamiento con respecto a los otros. Los tratamientos sin quema interanual, sin quema por dos años a profundidad e incluso con quema reciente, presentaron similitud estadística en los efectos y la quema por dos años seguidos una significativa disminución en la materia seca, también como consecuencia de su menor biomasa en materia verde. Los análisis estadísticos se pueden verificar en el Anexo 4.

Los resultados explican que tratamientos sometidos al fuego con más frecuencia predisponen al total a producir menores biomásas en materia seca por área. El ANVA- DCA con arreglo de contrastes ortogonales (Anexo 4) definió la diferencia significativamente superior en totales que tuvieron menos intensidad de quema en su producción (sin quema por 5 años, sin quema interanual, sin quema dos años a profundidad), sobre los totales sometidos a quemas con más frecuencia e intensidad (quema dos años consecutivos, quema reciente y quema reciente a profundidad) ($F_{(5, 368)} = 12.95$; $p = 0.0001$. Prueba de contrastes: $t = -28.42$; $p = 0.0001$).

En zonas donde el nivel del agua se mantuvo durante el año, sin disminuir unos 10 cm de profundidad (el sector Foroba), las biomásas en materia seca también fueron inferiores estadísticamente con respecto al total sin quema por cinco años, incluido con los totales que se desarrollaron a nivel más superficial (Chucuito muelle pueblo y Chucuito Barco) (Figura 24). El ANVA - DCA ($F_{(5, 368)} = 12.95$; $p = 0.0001$) y prueba de contrastes ortogonales ($t = -6.6$; $p = 0.0001$), ratificaron la superioridad en tratamientos ubicados a niveles menos profundos, con respecto a tratamientos de zonas más profundas (Foroba) (ver Anexo 4).

Collot *et al.* (1983) encontró una media general de 1.52 ± 0.64 kg/m² en materia seca en totales del lago Huiñaymarka, muy cerca del valor obtenido en el total sin quema por cinco años (1.62 ± 0.19 kg/m²) y del total sin quema interanual (1.16 ± 0.05 kg/m²). Suponemos que el mencionado estudio realizado hace 36 años, no estaba sujeto a quemas intensivas o impactos fuertes por extracción como en la

actualidad, pero lo resaltante es que ratifica que zonas sin quema por varios años, pueden ser tan productivas como lo eran hace muchos años en el lago Titicaca, tal como lo refieren otros autores (Herbas, 1978; Levieil & Goyzueta, 1984).

En el delta del río Paraná *S. californicus* presentó una biomasa en materia seca desde 0.01 kg/m² hasta 0.11 kg/m² en promedio, aunque en el mes de agosto suelen llegar a 1 kg/m² (Pratolongo & Kandus, 2005b), valores muy inferiores a lo encontrado en este estudio, incluso comparados con totorales quemados intensivamente. Estos mismos autores también reportan también para *S. giganteus* en el mismo hábitat una biomasa en materia seca desde 0 hasta 0.08 kg/m², también muy bajo comparado con *S. tatora*. Esto explicaría que las condiciones de ese ecosistema no serían tan favorables para ambas ciperáceas, como lo es para la totora en el lago Titicaca.

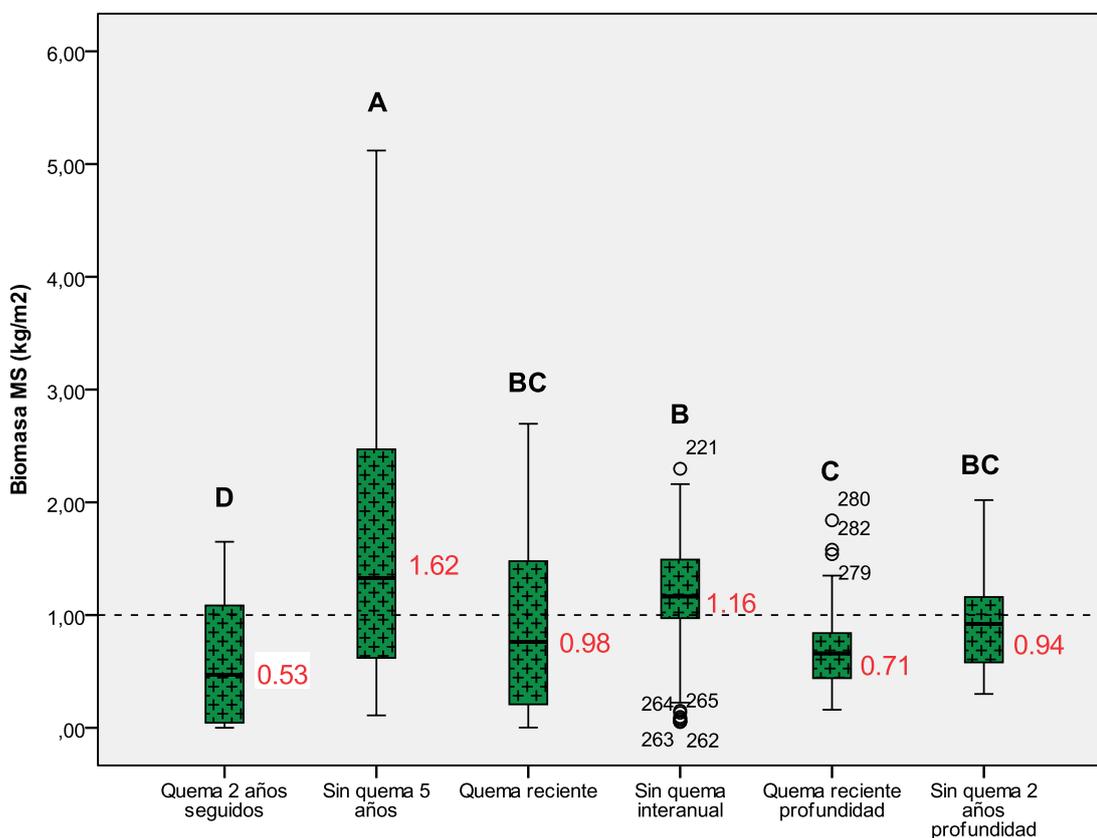


Figura 20. Biomasa en materia seca de tallos aéreos según condición del totoral perturbado por quema. Letras diferentes entre cajas indican diferencias significativas (prueba de Tuckey $P < 0.05$), promedios en rojo.

Para el caso del papiro (*Cyperus papyrus*), especie emparentada con la totora, en el lago Ziway (Etiopia) se obtuvo un promedio de 795.1 ± 189 g/m² (0.79 kg/m²)

llegando incluso hasta 1996.7 g/m^2 en algunas zonas (Tamire & Mengistou, 2014) y en el lago Naivasha (Kenia) la biomasa aérea seca del papiro en un hábitat no perturbado fue 3.6 kg/m^2 (Muthuri *et al.*, 1989). Ambos estudios demuestran que la biomasa de una misma especie en un humedal puede variar dependiendo del lugar y condición de crecimiento, siendo más o menos similar el primer estudio con el rendimiento de la totora en el Titicaca y el segundo estudio superó ampliamente la biomasa. Otra especie emparentada *Scirpus distigmaticus*, en el Tibet a 3250 msnm alcanzó una biomasa promedio en materia seca de unos 200 g/m^2 (0.2 kg/m^2) (Hirota *et al.*, 2007), también por debajo del promedio general de *S. tatora*.

La mayoría de estudios sobre quema de macrófitas en humedales demuestran efectos contraproducentes en la producción de biomasa en materia seca. En México, *Schoenoplectus americanus* en tratamientos sin quema acumularon significativamente más biomasa aérea seca (3.35 g), comparado con plantas quemadas (2.5 g) (Montejo *et al.*, 2015); en juncales de Florida (USA) (*Juncus roemerianus*) la biomasa en materia seca durante la prequema tuvo un promedio de 812.6 g/m^2 y a un año de post quema el mismo juncal solo logró 343 g/m^2 ; en otro humedal de *Spartina*, en prequema se tuvo 772.6 g/m^2 y en post quema 326.9 g/m^2 (Schmalzer *et al.*, 1991). En el humedal de Nueva Orleans (USA) la quema general de macrófitas que incluyeron *Cyperus*, *Eleocharis*, *Scirpus* entre otros, propició una biomasa de 580 g/m^2 , significativamente menor que los 900 g/m^2 de materia seca producidos en un humedal sin quemar (Taylor *et al.*, 1994). Estos estudios corroboran los resultados obtenidos para el lago Titicaca, donde la totora pierde el potencial de producción de biomasa por causa de la quema. Aunque esto puede diferir definitivamente según la especie y si las quemadas son anuales, bienales o en lapsos mayores de tiempo (Schmalzer *et al.*, 1991).

La quema prescrita de macrófitas en algunos humedales de Indonesia, constituye también al igual que en el Titicaca una herramienta de manejo convencional, pero su uso cada vez más intensivo viene degradando el paisaje y disminuyendo ingresos en los hogares, debido a la reducción de la pesca, la cosecha y el agotamiento de otros recursos (Chokkalingam *et al.*, 2007). Esto podría suceder también en Puno, si es que en breve no se consideran estrategias de manejo adecuadas que posibiliten un aprovechamiento sustentable del recurso totora.

Variaciones mensuales de la biomasa en materia seca

El ANVA (Anexo 4) también evidenció diferencias significativas a nivel de bloques o meses ($F_{8, 360} = 48.079$, $p = 0.0001$), lo que indica un rendimiento diferente mes tras mes. Hubo mayor biomasa en materia seca durante el mes de abril en la mayoría de tratamientos excepto en el total con quema reciente, que lo presentó en mayo. Los ANVAs - DCA, mensuales entre las diferentes condiciones de quema evidenciaron diferencias significativas entre tratamientos (Anexo 5), siendo el total sin quema por cinco años superior desde diciembre hasta abril entre todos los tratamientos, luego a partir de junio equipara su producción con la mayoría. En cambio, el total quemado por dos años consecutivos, mes tras mes, casi siempre tuvo una menor producción significativa comparado con los demás tratamientos (Tuckey, $P < 0.05$). Estas variaciones mensuales y diferencias, se aprecian en la Figura 21 y Anexo 5. En general, los meses más productivos fueron marzo y abril, donde la totora alcanza su máxima madurez fisiológica, cumpliendo su ciclo fenológico en el mes de agosto; además el total sin quema por cinco años demostró una mayor eficiencia fotosintética por área, no necesariamente por planta.

Por ello, es necesario aclarar que la mayor biomasa de totorales en materia seca con poca o escasa frecuencia de quema, no se debe a que sus tallos fisiológicamente asimilan mayor cantidad de materia orgánica, sino a la mayor cantidad de biomasa verde que producen estos tratamientos y que acumulan en sus estructuras vegetativas por área, manifestándose luego en materia seca. Ya que, como se verá más adelante, el fuego favorece a que sintetizen metabólicamente mayor materia seca por planta.

Pratolongo & Kandus (2005b) en el delta del río Paraná encontraron que las especies *S. californicus* y *S. giganteus* tienen su mayor biomasa seca en el mes de noviembre (unos 70 y 50 g/m² respectivamente en promedio), mucho menor que en el Titicaca. Para *Scirpus distigmaticus* en el Tíbet su producción en materia seca inicia principalmente en julio con 50 g/m², en agosto alcanza 350 g/m² para decaer progresivamente en setiembre con 200 g/m² (Hirota *et al.*, 2007), coincidiendo estos estudios con el total del Titicaca, ya que dichos meses abarcan el verano y otoño del hemisferio norte, equivalente al verano y otoño de Puno (enero y abril).

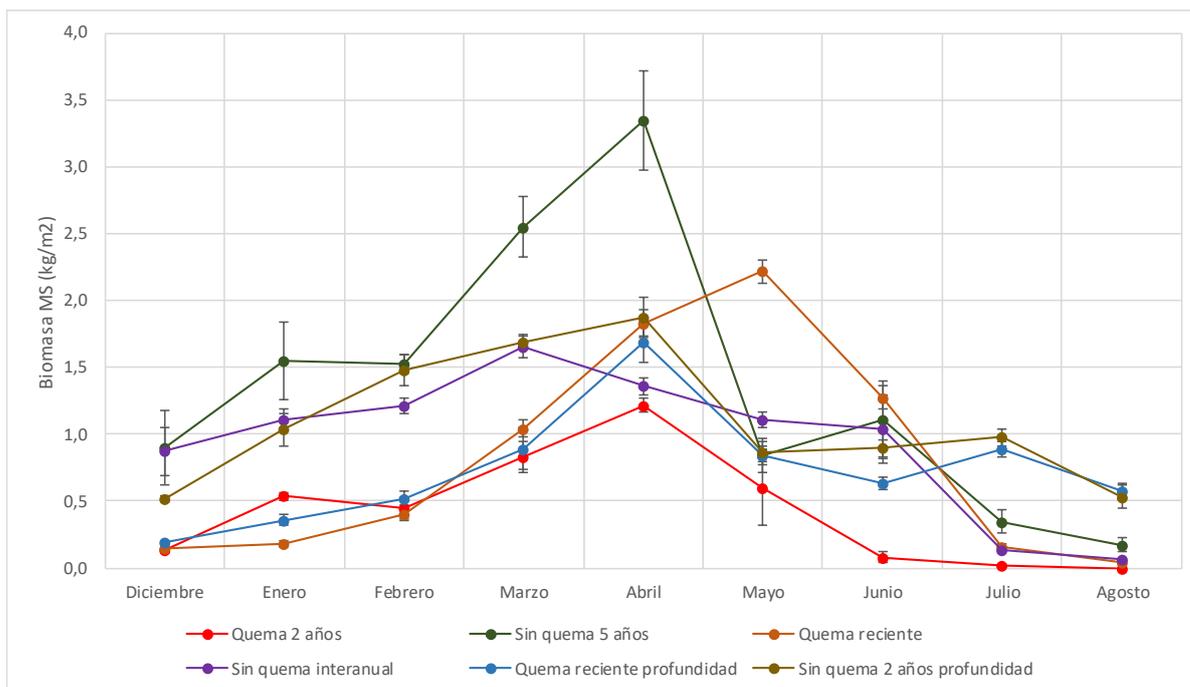


Figura 21. Variación mensual de biomasa en materia seca de tallos aéreos según diferentes condiciones de ttotal perturbado por quema.

Una producción promedio de $1.62 \text{ kg/m}^2 \text{ MS}$ como el que se obtuvo en un ttotal sin quema por cinco años, significa un rendimiento de 16200 kg/ha o 16.2 t/ha , lo que implica un alto volumen de materia orgánica y energía almacenada en dicho hábitat por cada mes del año (entre diciembre y agosto). Otras especies de macrófitas emergidas como *Pontaderia lanceolata* producen menor biomasa, variando entre 12.7 y $235 \text{ g/m}^2 \text{ MS}$, que representa 0.127 a 2.35 t/ha (Browder *et al.*, 1982). La macrófita *Eleocharis interstincta* llega a un pico de biomasa en materia seca de 70 g/m^2 (700 kg/ha) (Medeiros dos Santos & De Assis-Esteves, 2002), que tampoco alcanza a *S. tatora*. Sólo *Cyperus papyrus* logra superarla con una producción de 36020 kg/ha en MS (Muthuri *et al.*, 1989) y también *Spartina alterniflora* en humedales de Georgia (USA) alcanzando 45260 kg/ha MS (Dai & Wiegert, 1996).

Comparando con rendimientos de ecosistemas terrestres, por ejemplo, en un pastizal al norte de China dominado por *Leymus chinensis* y *Setaria viridis* se obtuvo un rendimiento de 2260 kg/ha , muy por debajo del ttotal sin quema e incluso quemado (Huang *et al.*, 2018). En pastizales perennes de zonas áridas y semiáridas de Colorado (USA) la biomasa en materia seca alcanza entre 380 y 850 kg/ha (Scheintaub *et al.*, 2009) y en pastizales altoandinos la biomasa en materia seca llegó

alcanzó 182 a 233 kg/ha MS (Aguirre & Argote, 2003). En ninguno de estos casos se supera el rendimiento del totoral.

Biomasa en materia seca acumulada

La quema propició una acumulación en el tiempo de biomasa en materia seca muy diferenciada según tratamiento (Figura 22). Destaca el totoral con ausencia de quema por cinco años, logrando una productividad teórica de 12.51 kg/m² en MS al final del desarrollo fenológico (agosto), el triple de lo que se logró producir en el totoral con quema por dos años consecutivos (4.07 kg/m² MS) y casi el doble del totoral con quema reciente. En términos porcentuales, se tiene que el totoral con ausencia de quema produjo 67.47 % más materia seca en el año que el totoral con quema por dos años seguidos, 46.56 % más que el totoral con quema reciente a profundidad, 58.83 % más que totoral con quema reciente superficial, 26.86 % más que totoral sin quema interanual y 21.42 % más que totoral sin quema por dos años a profundidad.

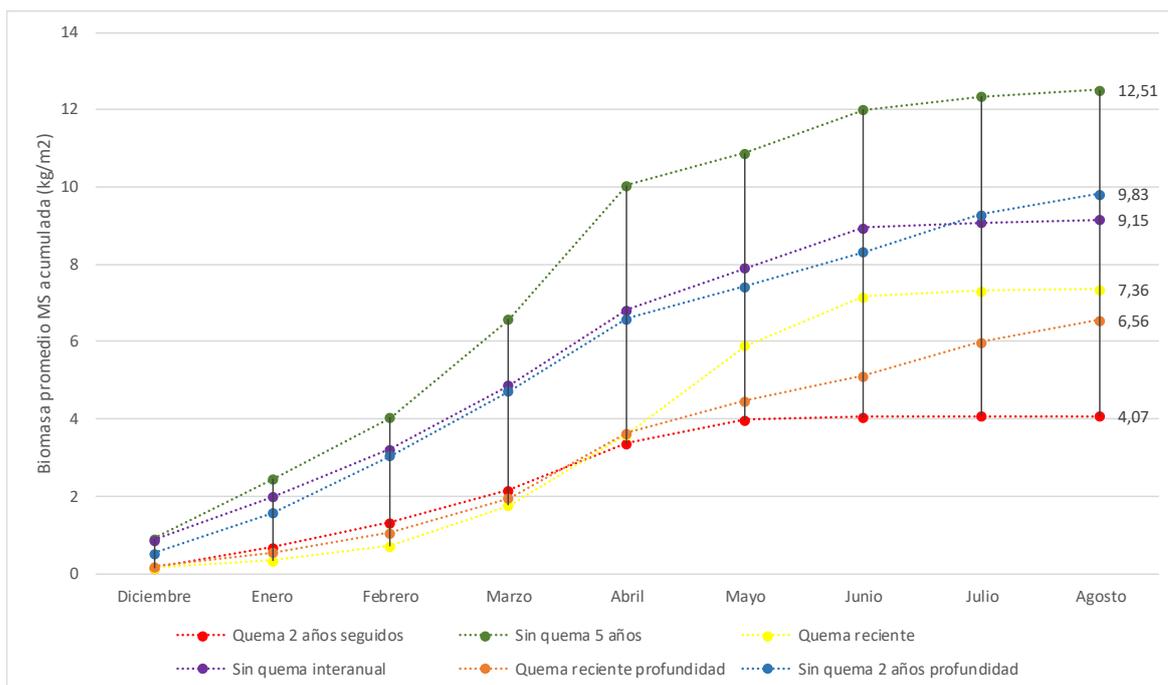


Figura 22. Biomasa en materia seca acumulada durante el desarrollo fenológico de totorales con diferentes condiciones de quema en el lago Titicaca.

Ensayando una extrapolación del rendimiento de los totorales según áreas mayores, tenemos que la producción del totoral sin quema por cinco años alcanza el equivalente de 125 ton/ha entre los meses de diciembre y agosto, versus las 40.7 ton/ha que produciría un totoral quemado por dos años consecutivos. La diferencia

obviamente es amplia entre uno y otro tratamiento, evidenciándose *a priori* el beneficio económico y ecológico que brinda un totoral sin quemas persistentes.

Respecto a esto, Pratolongo & Kandus (2005b) para *S. californicus* reporta una biomasa en materia seca acumulada en 10 meses (octubre – agosto) de 1.99 kg/m² y para *S. giganteus* de 1.87 kg/m², ambos muy por debajo de la capacidad productiva de la totora que incluso con quema intensiva llega a 4.07 kg/m². Esto evidencia nuevamente la alta capacidad productiva y por tanto el mayor potencial fotosintético que tiene la totora en el Titicaca, la razón podría encontrarse en la mayor radiación solar que incide en esta zona tropical, cuyo valor es 2190J/cm²/J, un 13% más que si estuviera al nivel del mar (Carmuze, 2001), mientras el totoral estudiado por los autores mencionados se encuentra casi a nivel del mar y en una zona subtropical.

4.1.5. Efecto en la productividad primaria neta aérea (PPNA)

Desde la biomasa en materia seca se estimó la PPNA desde enero hasta abril, ya que diciembre no tuvo un valor referencial previo y desde el mes de mayo se obtuvieron cambios negativos en la biomasa, excepto para totorales quemados recientemente bajo lecho superficial (Chucuito Barco) cuyos valores fueron positivos hasta mayo.

El totoral sin quema por cinco años presentó la mayor PPNA con 2570 g/m²/año y la menor eficiencia la tuvo el totoral quemado por dos años consecutivos que alcanzó PPNA de 1070 g/m²/año. Totorales quemados recientemente llegaron a 1510 y 2150 g/m²/año; totorales sin quema por dos años y sin quema interanual sólo lograron 1080 y 1350 g/m²/año respectivamente (Tabla 11). Estos resultados explican que abstenciones de quemas por mayor tiempo propician mayor PPNA, aunque quemas recientes conllevan a un leve incremento en esta tasa, pero al continuar con una siguiente quema, se afectaría negativamente su eficacia productiva.

Por ello se recomienda, la aplicación del fuego con fines de manejo, considerando lapsos mayores a dos años de ausencia de quema y estas prácticas nunca deben ser consecutivas anualmente en una misma parcela ya que incluso en totorales con lechos de agua permanentes (sector Foroba), la PPNA también es afectada por el fuego.

La significancia estadística se verificó en términos de PPNA por día, confirmándose mayor eficiencia en el tratamiento sin quema por cinco años con 21 g/m²/día ($F_5, 15 = 2.72, p = 0.041$), frente a los demás tratamientos, cuyas PPNA fueron

estadísticamente similares. El total quemado recientemente a baja profundidad alcanzó 14.19 g/m²/día, quema reciente a profundidad con 12.53 g/m²/día, sin quema por dos años a profundidad con 11.32 g/m²/día, sin quema interanual 8.87 g/m²/día y quema por dos años consecutivos 8.83 g/m²/día. El efecto de bloques (meses) no evidenció diferencias significativas ($F_{3, 15} = 2.44, p = 0.104$) (ANVA – DBCA en Anexo 6). El tratamiento sin quema por cinco años, superó en 145% la PPNA del total quemado dos años seguidos y casi ha duplicado a los demás tratamientos, los cuales también fueron superiores al total quemado intensivamente (Tabla 12).

Tabla 11

Valores de incremento de biomasa en materia seca por mes. De la sumatoria de los cambios positivos por mes (kg) se obtiene la PPNA.

MESES	CHUCUITO PUEBLO		BARCO		FOROBA	
	Quema 2 años seguidos	Sin quema 5 años	Quema reciente superf.	Sin quema interanual	Quema reciente prof.	Sin quema 2 años prof.
Diciembre	0	0	0	0	0,00	0
Enero	0,40	0,65	0,03	0,25	0,18	0,52
Febrero	0,11	0,40	0,21	0,1	0,16	0,44
Marzo	0,18	0,60	0,65	0,44	0,37	0,2
Abril	0,38	0,92	0,79	0,29	0,80	0,19
Mayo	-0,61	-2,63	0,47	-0,86	-0,85	-1,03
Junio	-0,52	0,27	-1,03	-0,05	-0,21	0,05
Julio	-0,06	-0,77	-1,11	-0,9	0,25	0,09
Agosto	-0,02	-0,17	-0,12	-0,08	-0,31	-0,45
PPNA (kg/m²/año)	1.07	2.57	2.15	1.08	1.51	1.35
PPNA (g/m²/año)	1070	2570	2150	1080	1510	1350
Profundidad del lecho promedio (m)						
Media	18.22		19.4		43.79	
Mínima	0		0		30	
Máxima	37		33.5		73.5	

Tabla 12

Productividad primaria neta aérea (PPNA g/m²/día) del total bajo diferentes condiciones de quema, lago Titicaca.

MESES	CHUCUITO PUEBLO		CHUCUITO BARCO		FOROBA	
	Quema 2 años seguidos	Sin quema 5 años	Quema reciente	Sin quema interanual	Quema reciente profundidad	Sin quema 2 años profundidad
Enero	12.90	20.97	0.97	8.06	5.81	16.77
Febrero	3.93	1.07	7.50	3.57	5.71	15.71
Marzo	5.81	31.29	20.97	14.19	11.94	6.45
Abril	12.67	30.67	26.33	9.67	26.67	6.33
Mayo			15.16			
PPN promedio	8.83 b	21.00 a	14.19 b	8.87 b	12.53 b	11.32 b
% incremento	**	145.23	89.63	0.45	41.90	28.19

** el porcentaje de incremento se determinó con respecto a este tratamiento. Letras diferentes entre columnas indican diferencias significativas a la prueba de Tukey.

La Figura 23 muestra las fluctuaciones en la PPNA durante los meses productivos en los diferentes tratamientos y la PPNA anual final, resaltando que en el sector Chucuito Pueblo la PPNA anual del total sin quema por cinco años superó ampliamente a los demás tratamientos. En Chucuito Barco, la PPNA fue mayor en total quemado recientemente que el total sin quema interanual, donde el fuego propició una mayor productividad en materia seca, favoreciendo su capacidad de fijar materia y energía con mayor eficiencia en el tiempo. En Foroba la PPNA final fue ligeramente superior cuando se quemó recientemente.

Pratolongo & Kandus (2005b) calcularon una PPNA de $1991.41 \pm 211.97 \text{ g/m}^2/\text{año}$ para *Schoenoplectus californicus* (Argentina) (Pratolongo *et al.*, 2008). En este caso el estudio se realizó en humedales estuarinos, cuya productividad puede diferir si se respecto a un humedal de agua dulce; sin embargo, estos resultados estarían dentro del rango obtenido en el presente estudio (1070 hasta $2570 \text{ g/m}^2/\text{año}$). En especies emparentadas como *Scirpus distigmaticus* y *Carex allivescens* en el Tibet, se estimó una PPNA de 354 y $434 \text{ g/m}^2/\text{año}$ respectivamente y una biomasa en materia seca de 354 g/m^2 y (Hirota *et al.*, 2007) muy por debajo de la eficiencia de *S. tatora*.

La PPNA en humedales varía según especies (Maqbool & Khan, 2013), encontrándose para *Scirpus triqueter* (ciperácea de hasta 155 de altura) una productividad de $169.53 \text{ g/m}^2/\text{año}$ y biomasa en materia seca de 367.5 g/m^2 , *Carex sp* alcanzó $42.18 \text{ g/m}^2/\text{año}$ y 120.7 g/m^2 en materia seca y *Typha latifolia* obtuvo $7141.62 \text{ g/m}^2/\text{año}$, con un rendimiento de 741.02 g/m^2 .

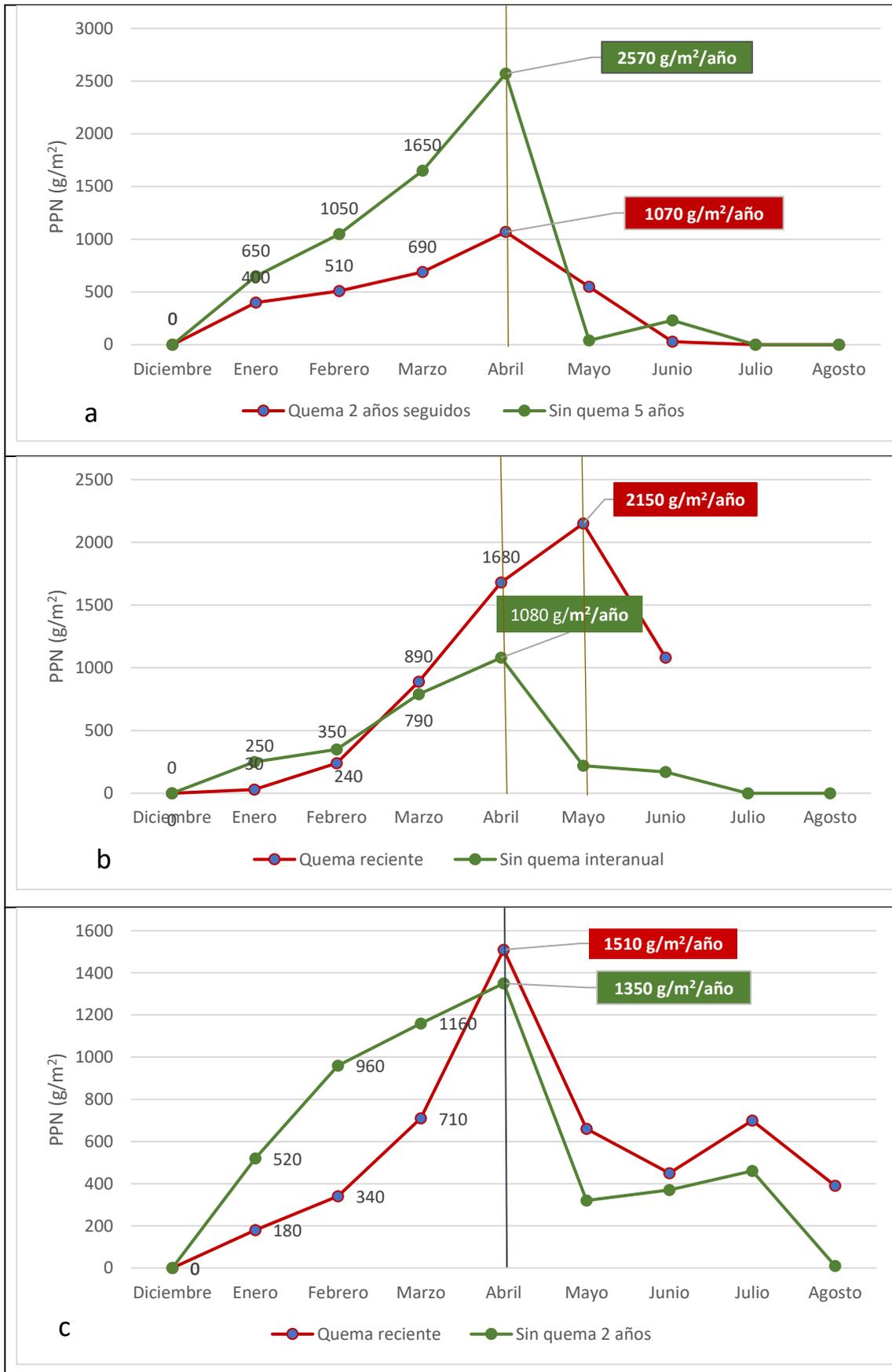


Figura 23. Variación de la PPNA (g/m²/año MS) en totales con diferentes tratamientos de uso de fuego. Donde a) Chucuito pueblo, b) Chucuito Barco y c) sector Foroba.

Eleocharis interstincta, otra macrofita ciperacea de Río de Janeiro presenta una PPNA entre 0.5 a 1.8 g/m²/día, obteniéndose una biomasa máxima de 300 g/m² MS (enero - febrero) y mínima de 50 g/m² MS (setiembre – octubre) (Medeiros dos Santos & De Assis-Esteves, 2002), también por debajo de lo que produce *S. tatora* cuya PPNA está sobre los 8.83 g/m²/día en condiciones de quema intensiva. Otra especie emparentada, *Scirpus americanus* en USA (Oregon) alcanzó un máximo de 549 g/m²/año (Kibby *et al.*, 1980), macrófitos de pantanal en Matogrosso (Brasil) llegaron a un promedio en PPNA de 3.11 g/m²/día y el stock en pie varió entre 12.7 y 235.9 g/m² (Penha *et al.*, 1999). Comparado con esta información pocas especies superan en PPN a *S. tatora*.

Sin embargo, existen macrófitas con una PPNA tan alta o mayor que los totorales del Titicaca. Al noreste de China, comunidades conformadas por *Deyeuxia angustifolia*, *Carex lasiocarpa* y *Carex pseudocuraica* lograron una PPNA de 1900 a 2700 g/m²/año (9.92 a 36.19 g/m²/día) (Yu *et al.*, 2010). En otros humedales conformados principalmente por *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Sparganium eurycarpum*, *Scirpus fluviatilis* y *Typha spp*, del parque Olentangy, la PPNA promedió respectivamente en 697 ± 97 g/m²/año y 890 ± 159 g/m²/año, donde *S. tabernaemontani* contribuyó con el 23% de la productividad en el primer humedal y con el 37% en el segundo (Mitsch *et al.*, 2005). Ambos estudios reportan productividades de varias especies macrofíticas que en conjunto son similares a lo hallado en totorales del Titicaca.

Referente a productividades de macrófitas en hábitats perturbados, en el lago Naivasha (Kenia) el papiro (*Cyperus papyrus*) alcanzó una PPNA de 14.1 g/m²/día cuando no fue disturbada con extracción, mientras que después de cuatro meses de cosecha llegó a 21 g/m²/día, lo que indica un incremento de la PPNA con el corte, pero el pico de biomasa después de un año de cosecha fue de 2741 g/m² MS y en sin corte llegó a 3800 g/m² MS; el incremento en todo caso fue por un breve período de tiempo, observándose además un retraso en el crecimiento con el corte, por lo que se recomienda que la cosecha sostenible del papiro debería exceder por lo menos intervalos de un año (Muthuri *et al.*, 1989). Algo similar ocurrió en los totorales del Titicaca, en quema reciente tuvo alta PPNA pero baja biomasa; opuestamente, en sin quema, hubo variable productividad pero alta biomasa, observándose también retraso en el crecimiento con la quema.

En Utah (USA), Smith & Kadlec (1985), determinaron que el efecto de la quema en macrófitas varía según especie, así *Scirpus lacustris* no es afectado ya que su PPNA cuando se quema fue de 1559 g/m²/año y cuando no se quemó llegó a 1556 g/m²/año (similares), en *Scirpus maritimus* aumentó la PPNA pero no significativamente, llegando a 849 g/m²/año cuando se quema y a 590 g/m²/año cuando no se quema; en cambio para *Typha latifolia* el fuego la afecta notablemente ya que la PPNA alcanzó 1173 g/m²/año y sin fuego 2532 g/m²/año, significativamente superior. Por ello es importante determinar el efecto para cada especie y en cada condición ambiental.

4.2. Efecto de la quema en el crecimiento y desarrollo fenológico de la totora

4.2.1. Efecto en la densidad del total

La densidad (número de tallos por área) constituye un parámetro fenológico y productivo, siendo una expresión del desarrollo de muchas plantas ciperáceas y poáceas (Martínez *et al.*, 2017); junto con el tamaño y el grosor de los culmos, es también un proceso fisiológico de ramificación subterránea múltiple llamada macollamiento en poáceas (Aguilar, 2010). Un mayor número de culmos por área representa mayor desarrollo y crecimiento vegetativo de la planta y por tanto mayor productividad. El mayor brotamiento de culmos repercutirá en una mayor biomasa y en el desarrollo de más inflorescencias y semillas en tiempo oportuno, pero si los culmos aparecen tarde podrían no producir semillas (Hussien *et al.*, 2014) o estas no serán viables. Los culmos brotan desde yemas axilares en los entrenudos de los rizomas monopodiales en la totora, mientras más yemas estén activas más culmos producirán y si los rizomas son afectados por algún factor ambiental como la quema, menos culmos brotarán o lo harán en un período diferente a lo habitual. Esta mayor o menor producción de culmos está determinado por un factor genético y hormonal (Hussien *et al.*, 2014) y como en todo proceso de desarrollo de las plantas, también interviene el factor ambiental (Bidwell, 1993).

El ANVA – DBCA evidenció diferencias significativas entre tratamientos ($F_{8, 360} = 56.091$; $p = 0.0001$), lo que implica que algunas de las condiciones de quema tienen efecto en la abundancia de culmos. Los estadísticos descriptivos y resultados del ANVA se muestran en el Anexo 7. Así, el total sin quema por dos años a profundidad produjo la mayor cantidad de tallos con 626.63 ± 24.35 tallos/m² y la

menor cantidad de tallos en el totoral quemado por dos años consecutivos con 297.67 ± 36.92 tallos/m² validándose esta afirmación con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Ttorales más afectados en su densidad fueron los que estuvieron sometidos a algún tipo de quema intensiva o reciente y ubicados en zonas más litorales del lago (Figura 24) y en estos lugares las quemas se hicieron cuando el lecho estaba completamente seco (quema por dos años seguidos, quema reciente y quema interanual). Los culmos brotan a partir de los rizomas y al ser sometidos a quemas pueden dañarse y disminuir este potencial, sobre todo cuando están más expuestos al fuego por la baja profundidad de la lámina de agua en la que se desarrollan, afectando las yemas y meristemas del rizoma que propician la propagación de los tallos aéreos. Además, es probable también que las cenizas afecten células meristemáticas del rizoma. En totorales con permanente lámina de agua como en Foroba, presentaron mayor densidad o número de tallos, ya que en este caso el fuego pudo no haber afectado directamente los rizomas, manteniendo en alguna medida su capacidad para permitir el rebrote de tallos aéreos.

El contexto de las variaciones de la densidad por cada tratamiento y su relación con las profundidades a las que se desarrollaron, se puede apreciar en la Figura 25. Allí destaca que los totorales desarrollados a mayor columna de agua, tuvieron durante todo el período de estudio mayores densidades de culmos (círculos rojos y amarillos), mostrando además una significativa regresión cúbica entre la densidad de tallos y la profundidad en la que se desarrollan ($F_{3, 370} = 107.47$; $p > 0.0001$), aunque con una asociación y coeficiente de determinación moderadas ($r = 0.68$; $R^2 = 0.466$) entre ambas variables.

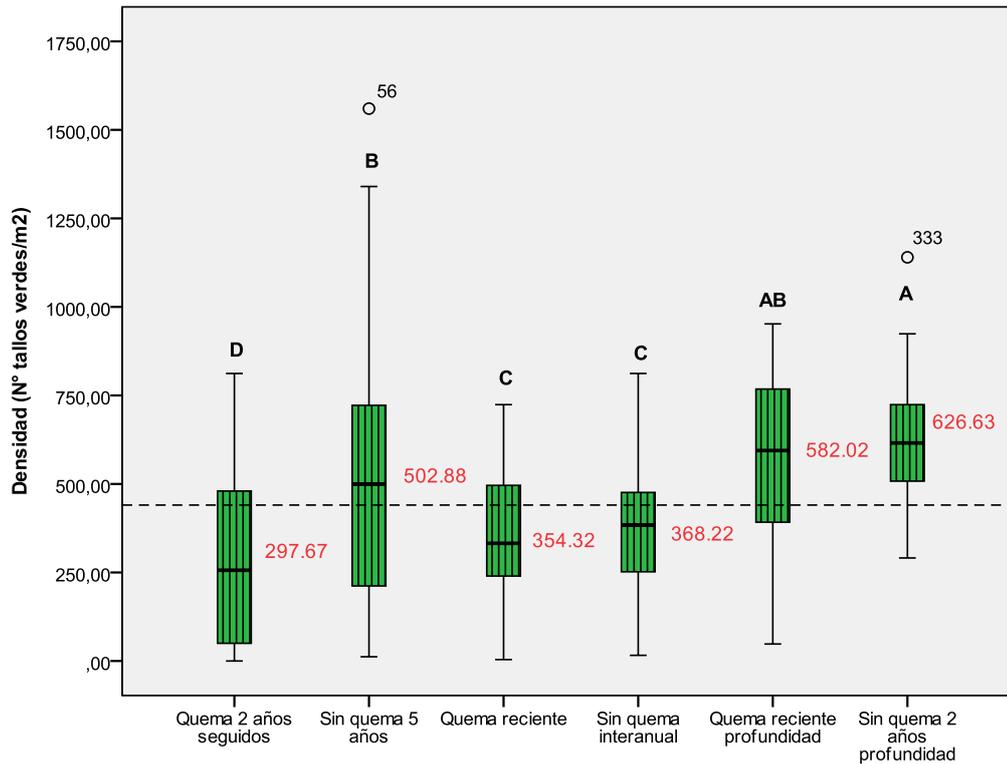


Figura 24. Variaciones entre densidades de totora según diferentes condiciones de quema. Letras diferentes entre cajas indican diferencias significativas (Tukey $P < 0.05$), los números en rojo son las medias por tratamiento.

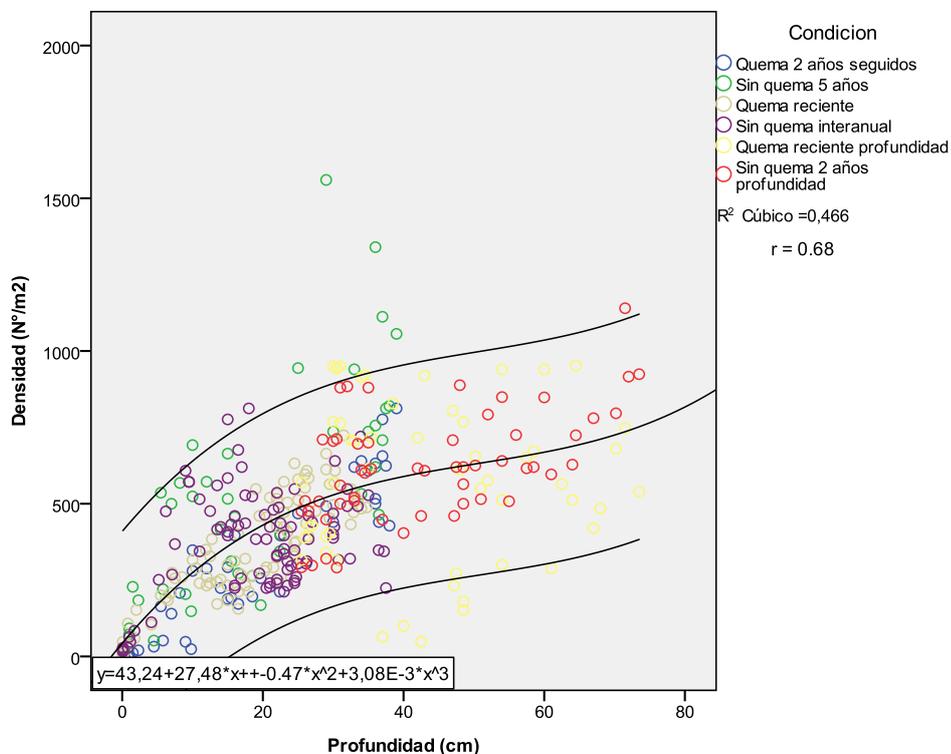


Figura 25. Efecto de niveles de profundidad del lecho, según condiciones de quema y densidad, bajo modelo de regresión polinómica (cúbica), 95% intervalos de confianza n.

El ANVA - DBCA del Anexo 7 evidenció que los meses son una importante fuente de variabilidad ($F_{8, 370} = 35.55$; $p > 0.0001$), explicando que cada mes tiene un propio comportamiento con respecto a la respuesta en la densidad por las diferentes condiciones de quema, por lo que resultó pertinente hacer un análisis en esta condición aplicando ANVA – DCA mensual, cuyos resultados de sus respectivas pruebas de Tukey se detallan en el Anexo 7.

En el mes de diciembre, cuando los brotes empiezan a ser conspicuos, luego de unos 45 días de quema en totorales, la densidad es significativamente menor con respecto a los totorales sin quemados intensivos según el ANVA y la prueba de Tukey ($F_{5, 12} = 85.48$; $p = 0.0001$). En enero y febrero la situación es similar y en marzo la superioridad es mucho mayor aún en tratamientos sin quema por cinco años y sin quema por dos años a profundidad, los demás tratamientos alcanzaron la misma similitud estadística ($F_{5, 42} = 13.8$; $p = 0.0001$).

A partir de mayo todas las densidades disminuyeron, excepto en totorales con mayor columna de agua de Foroba, manteniendo su densidad en cantidades significativamente superiores a totorales cuyo lecho ya estaba menguando ($F_{5, 44} = 25.13$; $p < 0.0001$). La superioridad de estos tratamientos se mantuvo incluso hasta agosto (finales del invierno), cuando aún había algo de lecho lacustre ($F_{5, 30} = 51.88$; $p = 0.0001$). Entonces la permanencia de columna de agua en los totorales fue determinante para el mantenimiento del número de tallos verdes.

Los meses con mayores densidades de tallos verdes en los totorales fueron marzo y abril con promedios entre 630 y 660 tallos/m² respectivamente (anexo 7), en correspondencia también a la mayor biomasa en materia verde y seca que se dio en esos mismos meses, ratificándose que la cúspide del desarrollo fenológico de la totora para alcanzar su madurez fisiológica, se presenta en esos meses, luego del cuál iniciaría la fase de senescencia, aunque en áreas donde se mantiene el nivel del lecho acuático la senescencia no es total.

Estas tendencias y las fluctuaciones de la densidad a través de los meses según tratamientos se ilustran en la Figura 26. Destaca que, los picos superiores se presentan en totorales con menor intensidad de quema (sin quema por 5 años y sin quema por dos años). En el total con quema reciente a profundidad se aprecia un retraso para alcanzar su mayor densidad (se dio en julio) pero no para alcanzar su senescencia,

esto sería indicio de que el fuego retardó su desarrollo fenológico y su madurez, ello se traduciría en una disminución en la floración durante el momento propicio, ya que posterior a mayo, las condiciones climáticas no son adecuadas para ello.

A diferencia, la densidad en el tratamiento sin quema interanual logró su cúspide en enero y a partir de allí empezó una tendencia paulatina de disminución hasta agosto, con valores inferiores a otros tratamientos. Por ello se puede asumir que incluso la quema intercalada anualmente tendría también un efecto casi similar a las quemas de mayor intensidad con respecto a la densidad, aunque al inicio del desarrollo de este totoral (diciembre) ya hubo una importante densidad de tallos aéreos (como en los no quemados), pero luego adquiere una tendencia a la disminución.

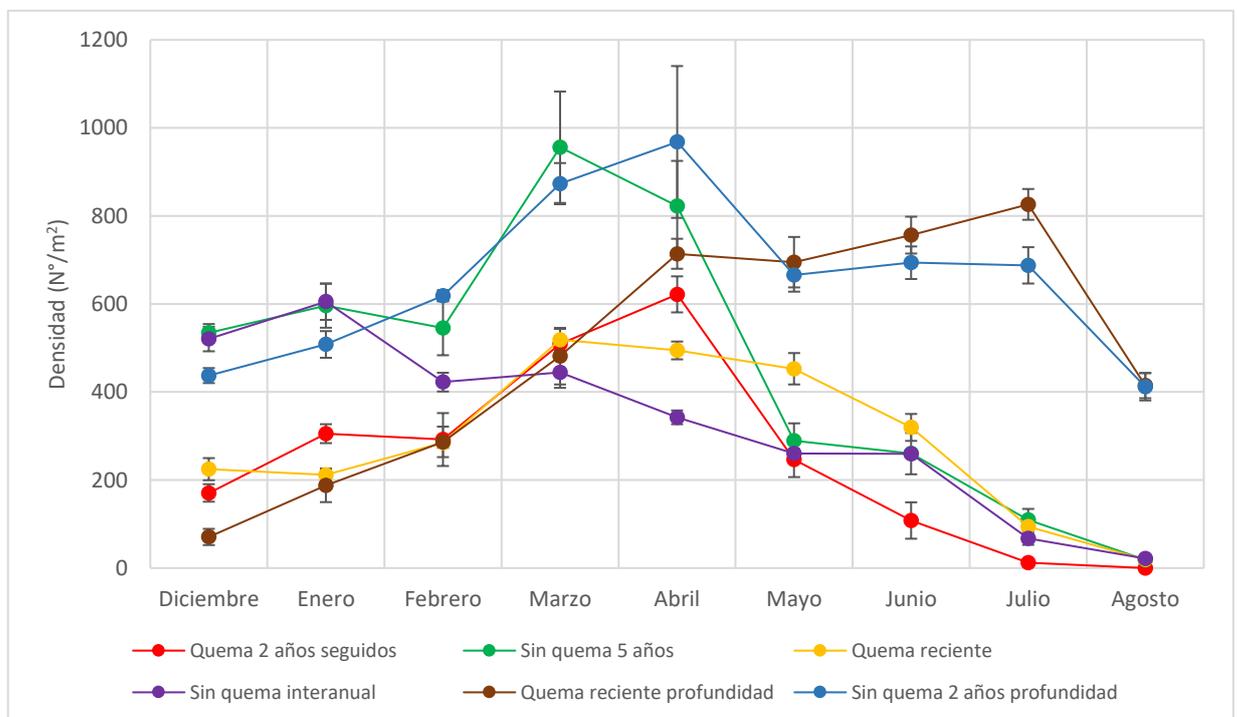


Figura 26. Fluctuaciones mensuales de la densidad de totorales con diferentes condiciones de quema, lago Titicaca.

La alta correlación entre densidad y biomasa de totora en materia verde, sugieren que el número de tallos determina la mayor o menor biomasa en los totorales; esto se demostró especialmente en tratamientos con quema por dos años ($r = 0.93$), sin quema por cinco años ($r = 0.95$), quema reciente ($r = 0.92$) y sin quema interanual ($r = 0.93$). Totorales con permanente lecho de agua, como con quema reciente a

profundidad ($r = 0.54$) y sin quema por dos años a profundidad ($r = 0.62$) del sector Foroba, presentaron correlación moderada. Cuando el totoral se desarrolla en un lecho de agua permanente, la asociación entre biomasa y densidad no fue tan notable como cuando los totorales crecen casi al mismo ritmo con que aumenta el nivel de lago, ya que no hay apremio por agua y si el lecho es permanente el brote de tallos también.

La regresión potencial para biomasa y densidad fue el modelo que mejor se ajustó a las diferentes condiciones de quema de totorales (Figura 27) y en todos los casos las regresiones fueron significativas ($p < 0.0001$). Según los coeficientes de determinación (R^2) la variable biomasa verde es determinada en un 85% por la densidad de tallos en el totoral con quema por dos años, determina en 89% en el totoral sin quema por cinco años, 85% en totoral con quema reciente y 87% en totorales sin quema interanual. Para los totorales con quema reciente a profundidad y sin quema por dos años a profundidad determina sólo en un 28.8% y 38% respectivamente. Para este último caso, la lámina de agua permanente, intercepta o minimiza el efecto del número de tallos sobre la biomasa.

Los cambios en la densidad de tallos en el totoral pueden utilizarse como constituyente de sus fenofases; así, la máxima densidad de culmos verdes (marzo, abril) expresa su mayor madurez fenológica, lo que coincide también con la mayor biomasa de tallos. Si la densidad máxima no ocurre en ese momento, indicaría que algún factor ambiental limitante estaría interfiriendo, como la quema en este caso.

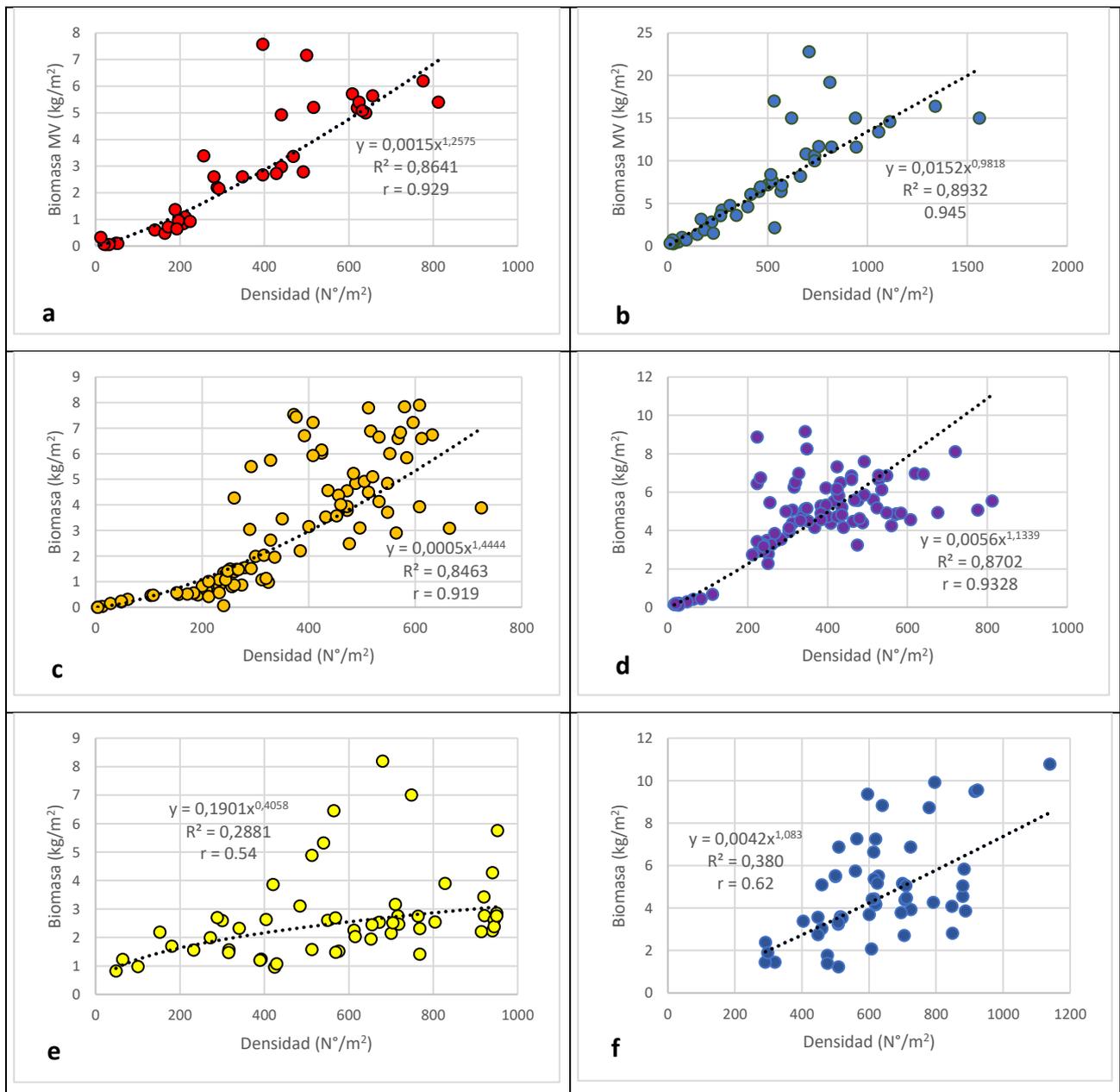


Figura 27. Diagramas de regresión potencial entre densidad de tallos y biomasa en materia verde en diferentes condiciones de quema del totoral. En a) con quema por 2 años consecutivos ($F_{1,35} = 222.53$; $p < 0.0001$), b) sin quema por 5 años ($F_{1,41} = 342.81$; $p < 0.0001$), c) quema reciente ($F_{1,89} = 484.38$; $p < 0.0001$), d) sin quema interanual ($F_{1,89} = 589.82$, $p < 0.0001$), e) quema reciente a profundidad ($F_{1,52} = 21.039$; $p < 0.0001$), y f) sin quema 2 años a profundidad ($F_{1,52} = 31.098$; $p < 0.0001$). Todos con significancia estadística.

4.2.2. Efecto en la longitud de tallos

Según el ANVA y la prueba de Tukey ($P < 0.05$), se presentaron diferencias significativas entre tratamientos con distintas condiciones de quema ($F_{5, 1848} = 160.97$; $p = 0.0001$), siendo el totoral sin quemar por dos años, y desarrollado a

mayor profundidad, el que presentó tallos significativamente más altos, con un promedio de 176.46 ± 1.88 cm, seguido por el total sin quema interanualmente con una longitud promedio de 164.14 ± 1.58 cm; el total con menor longitud fue el quemado por dos años consecutivos con 106.01 ± 1.95 cm (Figura 28, Anexo 8). Se tiene reportes en otras macrófitas (*Typha*), que plantas desarrolladas en humedales permanentemente inundados (como en Foroba) logran mayores longitudes (Mallik & Wein, 1986).

EL hecho que totorales con quema más intensa (por dos años seguidos) presenten tallos más pequeños, hacen denotar que el fuego tendría también un efecto adverso en el crecimiento de los culmos. Los reportes más antiguos de evaluaciones de longitud de tallos de totora en el lago Titicaca indican promedios entre 2.6 a 3.10 m (sin el tallo basal o “chullo” como en el presente caso) (Herbas, 1978) y otros un promedio de 2.17 m (Goyzueta et al., 2009), ambos reportes superan los promedios de altura del presente estudio, lo que haría sospechar de una tendencia a desarrollar tallos más pequeños de totora, ya que estudios más actuales como el de Chacón (2014) en Bolivia llegaron a promedios de 107 a 175 cm, más concordantes con el nuestro y similar a los reportes de AIDER – RNT (2015).

La quema de macrófitas acuáticas afecta también de diferente manera en su crecimiento según la especie. Para *Spartina pectinata* la quema influyó positivamente incrementando el tamaño de los tallos (Johnson & Knapp, 1993), en cambio para *Typha* resultó negativa, promoviendo tallos más pequeños y mucho más cuando la quema se hace en verano que en invierno (Mallik & Wein, 1986); similarmente para la ciperácea *Carex cinerascens* en un lago de China los tallos sometidos a quema resultaron más pequeños que el testigo sin quema (Wang et al., 2017). En el Titicaca Moreau & Le Toan (2003) encontraron que los tallos de totora en zonas sin quema alcanzaron 2 m y en zonas quemadas 1.5 m, concordando con nuestro estudio que concluye que la quema afecta disminuyendo significativamente el tamaño de los tallos. Salvia et al. (2012) indican también que el efecto del daño depende de la intensidad de quema, resultando más pequeños cuando la quema es más intensa y tallos sin quemar pueden llegar a tener entre 2 y 2.5 m, siendo algo mayores a los tallos quemados.

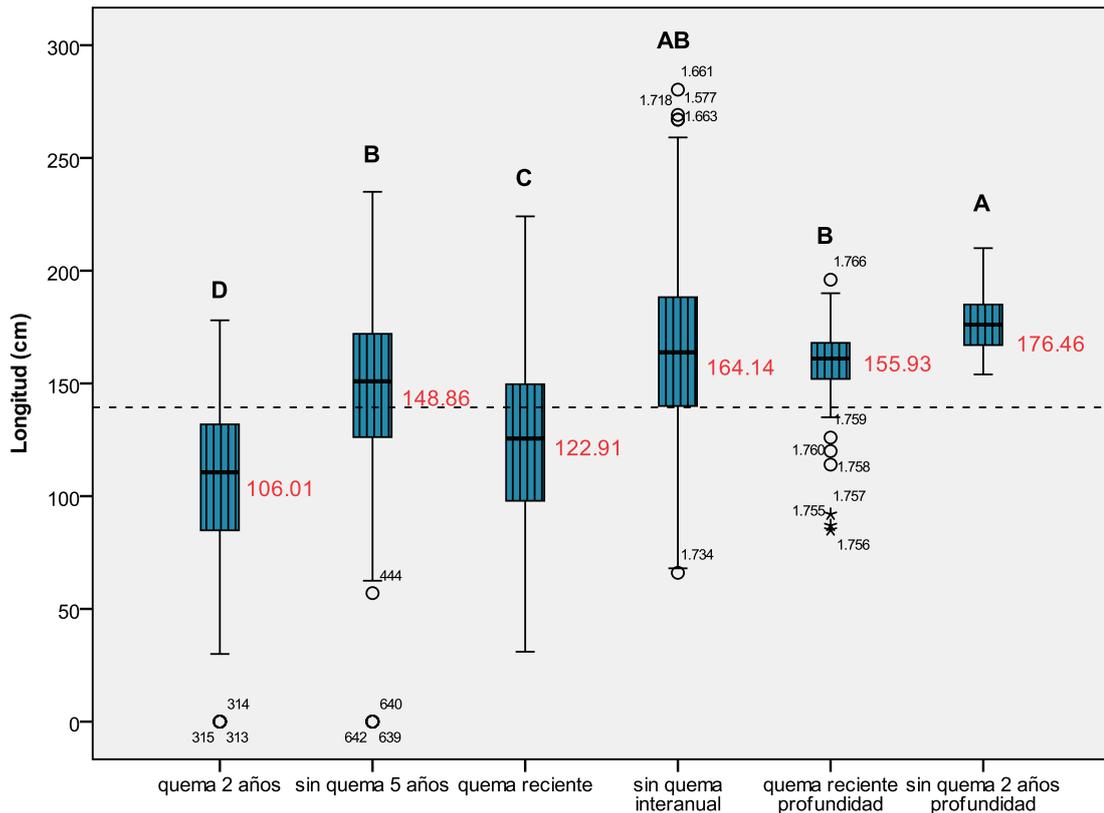


Figura 28. Longitudes de tallos de totora bajo diferentes condiciones de quema. En rojo los valores promedio y letras diferentes entre barras expresan diferencias significativas a (Tukey $p = 0.05$).

El ANVA para longitud de tallos (Anexo 8) mostró también diferencias significativas entre bloques (meses) ($F_{8, 1848} = 23.93$; $p > 0.0001$), lo que indica que el tamaño de los tallos es significativamente diferente por cada mes, por lo que se realizó un ANVA DCA individual desde diciembre hasta agosto (Anexo 9). Al inicio, en diciembre los tallos tuvieron mayor longitud en el total sin quema a profundidad que en los demás tratamientos y se mantuvo esta superioridad hasta el mes de agosto, explicando que un mayor nivel de agua en el lago mantiene el tamaño de los tallos uniformemente más altos. A diferencia, en el total quemado por dos años consecutivos, desde diciembre hasta enero tuvieron tallos casi de similar tamaño que los totorales sin quema, pero a partir de marzo hasta julio dejaron de crecer siendo más pequeños que en los demás tratamientos, incluso en agosto se secaron completamente. El total sin quema por cinco años tuvo longitudes casi similares a los totorales sin quema a profundidad y sin quema interanual (Figura 29). Quemadas intensivas y con bajo lecho acuático propician tallos más pequeños, repercutiendo también en una menor biomasa.

En los meses de abril y mayo se presentaron los tallos más altos en todos los tratamientos, coincidiendo con su máxima madurez fenológica, biomasa y densidad. Sabaj, (2011a) menciona que la mayor altura en totorales de *S. californicus* se presenta a mediados y fines de verano (febrero y marzo), similar a como ocurrió en la mayoría de totorales evaluados en el Titicaca.

La Figura 29 resalta que el totoral quemado por dos años consecutivos presentó su cumbre de longitud en el mes de enero y de allí empezó a descender hasta julio, donde concluyó con su fase de senescencia, apreciándose un desarrollo fenológico adelantado en este tratamiento inducido por la quema intensiva. Totorales sin quema por cinco años en cambio, presentó sus tallos más altos en el mes de mayo y los más pequeños en agosto, durante su fase de senescencia.

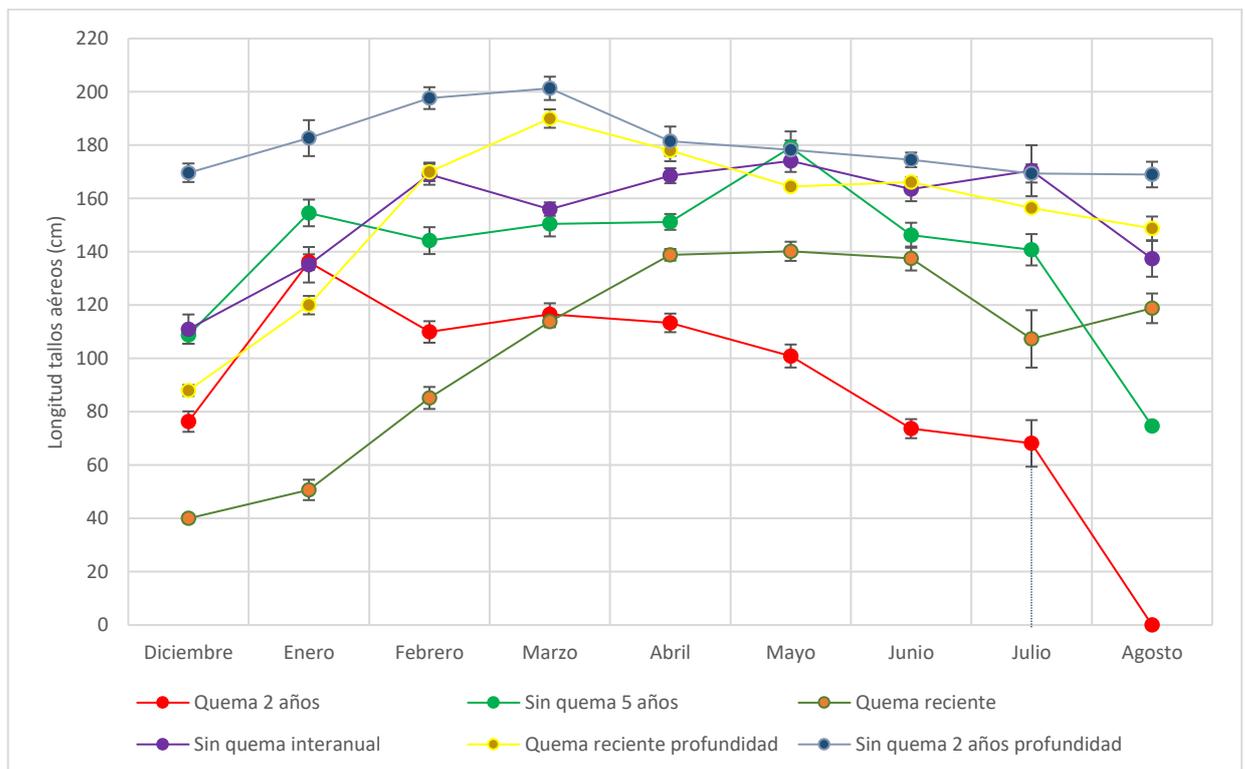


Figura 29. Tendencia mensual de longitud y crecimiento de tallos aéreos en totorales con diferentes condiciones de quema (promedios \pm EE). Línea vertical punteada indica ausencia total de tallos verdes.

Se consideró la hipótesis complementaria de que también el nivel del agua determinaría el tamaño de los tallos, tal como ocurrió para la densidad y la biomasa, sin embargo se ha podido constatar de que los tallos crecieron en longitud

independientemente del nivel del lago, ya que los análisis de regresión lineal y la correlación Pearson en casi todos los casos, mostraron una asociación positiva muy baja (entre $r = 0.20$ hasta $r = 0.51$) (Figura 30). Es importante una columna permanente de agua para el crecimiento de tallos óptimamente altos, aunque sea mínima (al parecer es suficiente unos 30 cm) y no necesariamente profundidades elevadas propician tallos de mayor longitud, ya que además los tallos con máximo crecimiento desarrollaron en totorales con relativa profundidad (Chucuito barco). Hirota *et al.*, (2007) para las ciperáceas *Scirpus distigmaticus* y *Carex allivescens* mencionan que sus profundidades más apropiadas están entre 10 y 30 cm, a esa altura desarrollan adecuadamente tanto morfológica como fisiológicamente. Para la especie *Eleocharis interstincta* (también ciperácea), en cambio a mayor profundidad, los tallos logran mayor longitud, evidenciando una alta correlación positiva entre ambos factores ($r = 0.9$) (Medeiros-dos Santos & De Assis-Esteves, 2002).

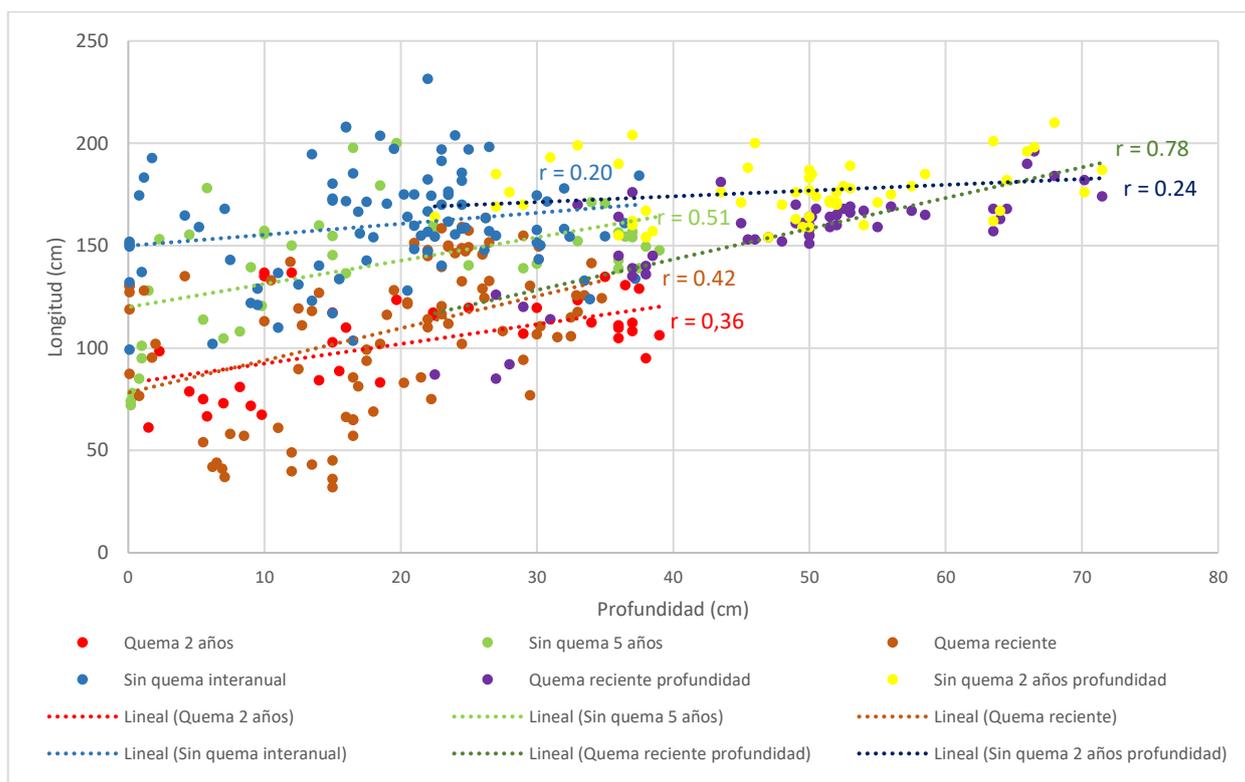


Figura 30. Longitudes de tallos de totora con respecto a la profundidad según diferentes condiciones de quema. Cada tratamiento incluye sus respectivos índices de correlación lineal Pearson.

La Figura 31 permite percibir este efecto, ya que las máximas alturas de los tallos no están sincronizadas o acopladas a las máximas profundidades del lecho donde se desarrollaron, y de manera global se evidencia que durante las máximas profundidades, no necesariamente los tallos también fueron más altos.

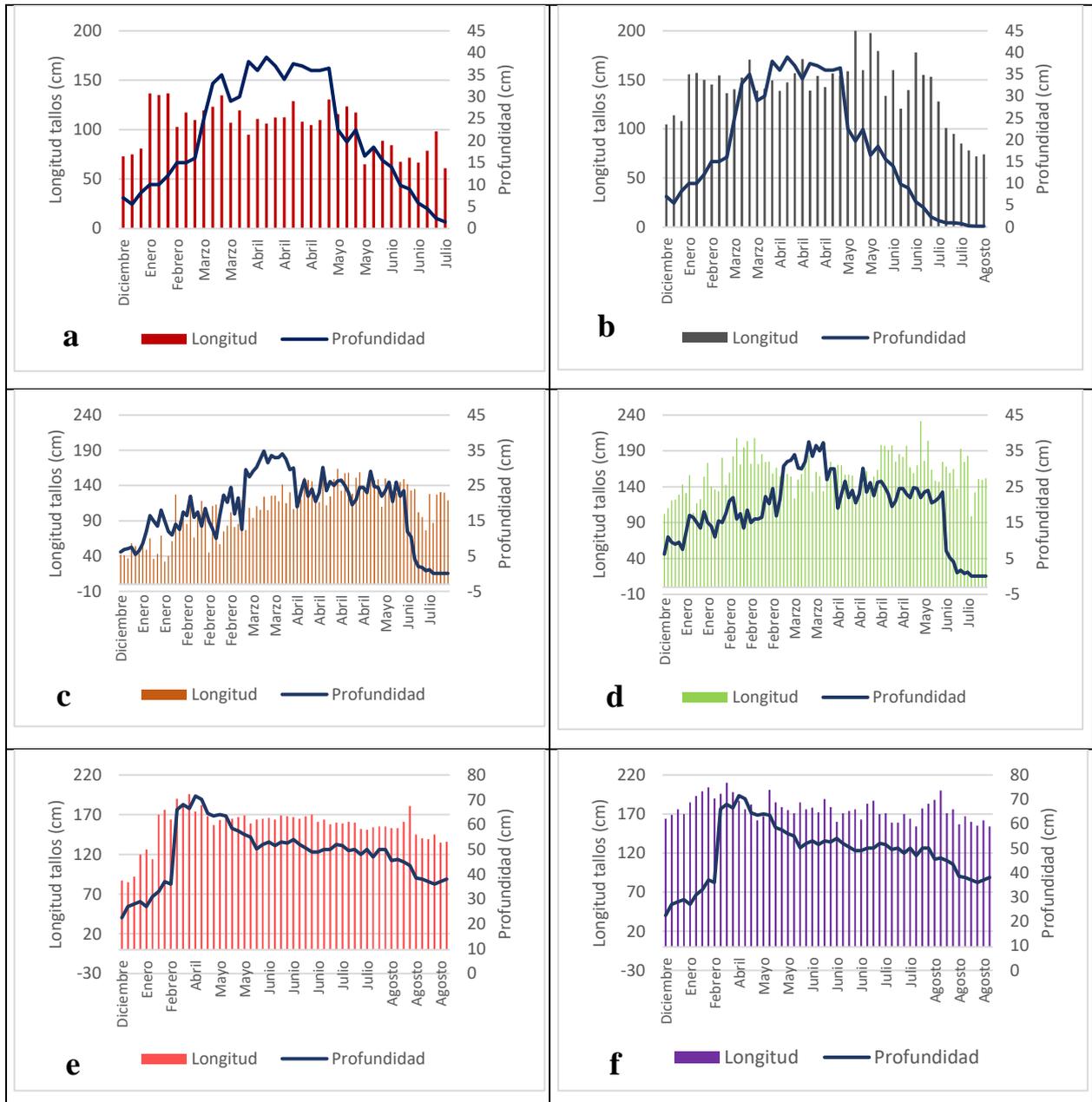


Figura 31. Variaciones de la profundidad del lecho en relación a la longitud de tallos de totora bajo diferentes condiciones de quema, a) con quema dos años consecutivos, b) sin quema cinco años, c) quema reciente, d) sin quema interanual, e) quema reciente a profundidad, f) sin quema dos años a profundidad.

En este caso, las profundidades del lecho no tuvieron un efecto preponderante en la longitud de los tallos, siendo más evidente el efecto de la intensidad de quema sobre los mismos, explicando que la quema por dos años consecutivos propicia tallos más pequeños. La mayoría de estudios en macrófitas evidencian que conforme la profundidad aumenta, también las plantas suelen ser más altas (Dou *et al.*, 2010; Medeiros-dos Santos & De Assis-Esteves, 2002), situación que no se dio en totorales del lago Titicaca.

4.2.3. Efecto en el diámetro de los tallos

El grosor de los tallos constituye también un factor que indica el nivel de madurez y por tanto es un indicador fenológico en muchas plantas (Pedraza *et al.*, 2008). El ANVA presentó diferencias entre tratamientos ($F_{5, 360} = 27.93$; $p = 0.0001$) y la prueba de Tukey ($P < 0.05$) estableció que el total sin quema por dos años consecutivos a profundidad desarrolla tallos significativamente más gruesos (0.97 ± 0.01 cm) entre todos los tratamientos y el total quemado por dos años seguidos, los tallos más delgados (0.65 ± 0.02 cm); los demás totorales presentaron similitud estadística en general (Figura 32). Hay evidencia de que la profundidad del lecho en que se desarrollan los totorales influye más en el grosor del tallo que la quema misma, ya que, además, el total quemado a profundidad presentó tallos con igual o mayor grosor que los totorales donde no se practicó la quema (0.86 ± 0.01 cm versus 0.78 ± 0.02 cm respectivamente). Cuando los tallos están más tiempo a una permanente profundidad (como en el sector Foroba), alcanzan también tallos más gruesos.

Similar al caso de la longitud de tallos, no significa que a mayores niveles del lago tallos cada vez más gruesos, más bien sólo es necesario un nivel considerable y permanente de agua para propiciar tallos más gruesos. Esto lo corrobora también los análisis de regresión y correlación, donde en ningún caso se presentaron correlaciones positivas fuertes (Figura 33). Lo que si resalta es que en totorales de mayor profundidad, la mayoría de tallos están por encima 30 cm y sus diámetros son superiores a 0.7 cm. En síntesis, se presentó mayores grosores promedios de culmos en totorales con menor frecuencia de quema, siendo más delgados los tallos cuando los totorales se queman más frecuentemente. Los estadísticos descriptivos y resultados del ANVA se presentan en el Anexo 10.

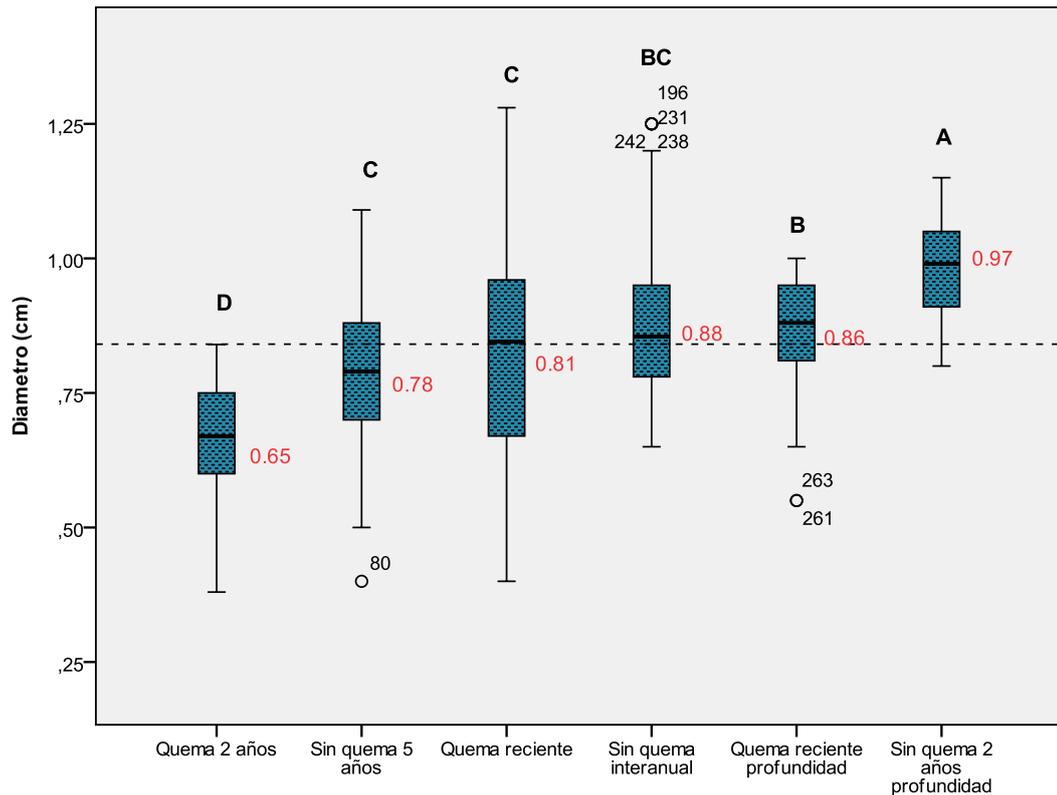


Figura 32. Grosos promedios de tallos desarrollados en totorales con diferente intensidad de quema. Letras diferentes entre cajas indica diferencias significativas (Tukey $P < 0.05$). Números en rojo promedios por tratamiento, línea punteada gran promedio.

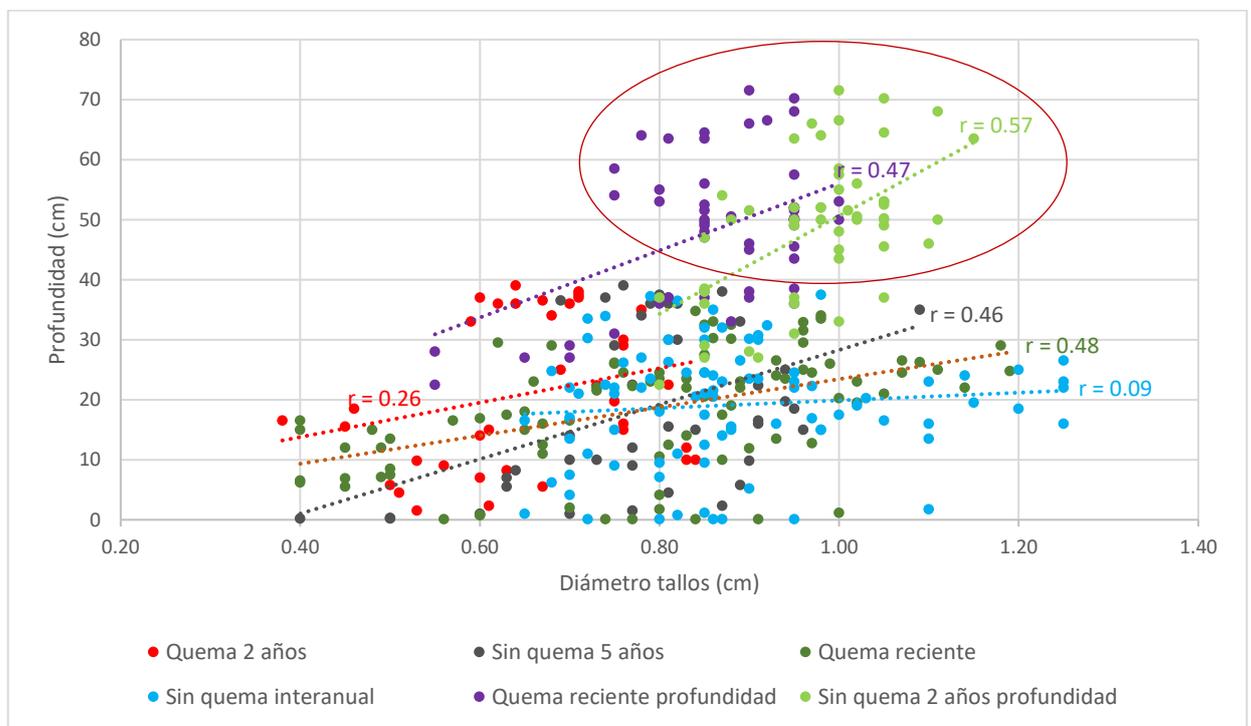


Figura 33. Relación entre niveles del agua y diámetro de tallos según condiciones de quema, con índices Pearson para cada tratamiento. Círculo en rojo resalta los tratamientos de totorales a mayor profundidad.

De acuerdo a meses (bloques) también se encontró diferencias significativas en el grosor de los tallos (ANVA del Anexo 10). En diciembre el total sin quema a profundidad tuvo los mayores diámetros, seguidos por los tratamientos con menor frecuencia de quema (sin quema 5 años y sin quema interanual). En enero y febrero empiezan a emparejarse los diámetros en la mayoría de tratamientos y para marzo y abril los totales con menor frecuencia de quema tienen los tallos más gruesos; en mayo el único tratamiento con diámetros significativamente menores es el total quemado por dos años seguidos (Figura 34, Anexo 10). El total sin quema a profundidad ha mantenido desde diciembre hasta agosto los mayores grosores en sus tallos.

La línea vertical punteada en julio de la Figura 34, refiere que el total quemado por dos años seguidos se encontró completamente seco, mas no los demás tratamientos. Esto indicaría una senescencia total antes que los demás tratamientos, quizás por causa de heladas frecuentes en ese mes; si fuera así, sería indicio de que totorales con quema intensiva serían también más sensibles a temperaturas bajo cero.

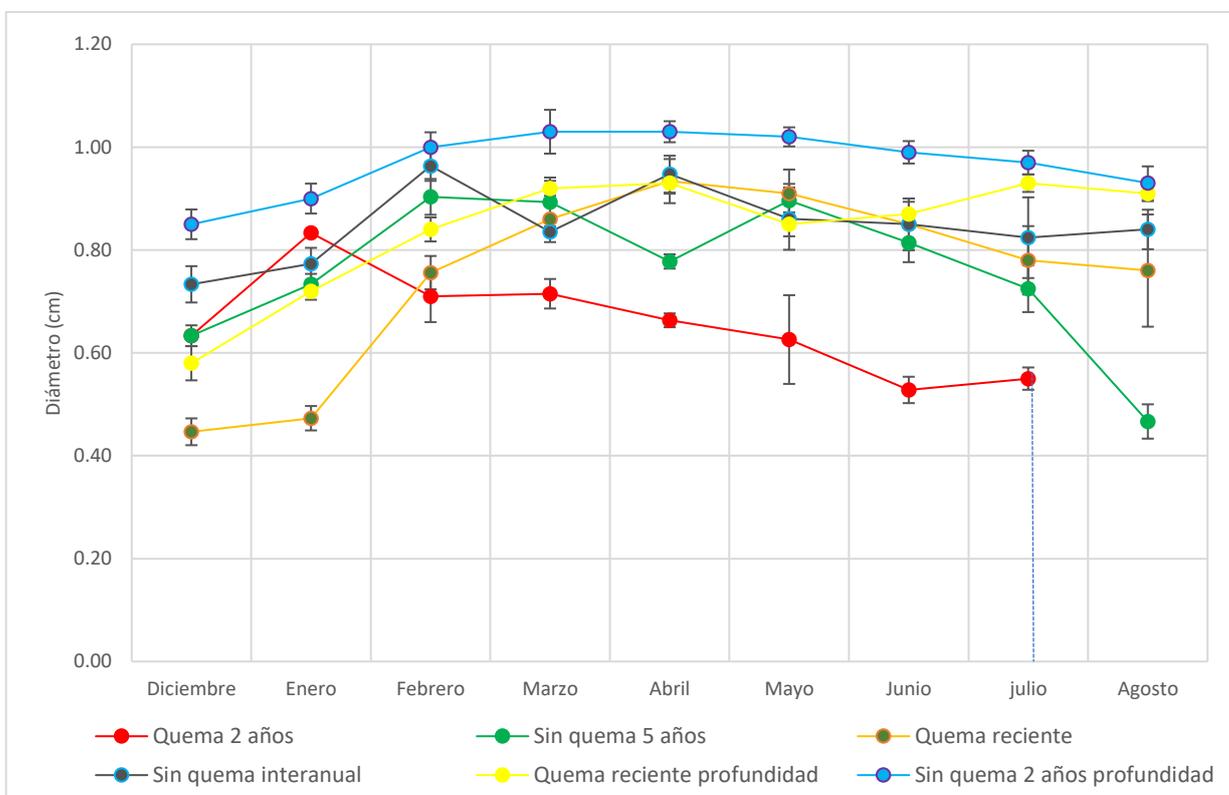


Figura 34. Fluctuaciones mensuales de cambios en grosor de tallos de totorales según diferentes condiciones de quema, con sus errores estándar. Línea vertical punteada indica que en el mes ya no hubo tallos verdes (completamente secos).

Las correlaciones entre diámetro o grosor de tallos con el tamaño de los mismos, demostraron alta relación entre estas variables en todos los totorales, siendo los índices de correlación (r) superiores a 0.7 en todos los casos y la curva a la que mejor se ajustaron los datos fue a la regresión potencial, lo que indica que conforme crecen los tallos en longitud, también hay un crecimiento en grosor, pero esta última a una tasa mayor que la altura, tal como ocurre también en otras plantas, lo que es considerado como un desarrollo tipo alométrico (Delgado *et al.*, 2005). Estos modelos son importantes porque a partir de ellos se podría establecer ecuaciones predictivas del tamaño de los totorales a partir del diámetro de los mismos, inclusive predecir su biomasa (Sigala *et al.*, 2016). Los coeficientes de determinación indican que las longitudes de los tallos determinaron en más de 50% su diámetro, bajo todas las condiciones de quema y profundidad de totorales en el lago Titicaca (Figura 35).

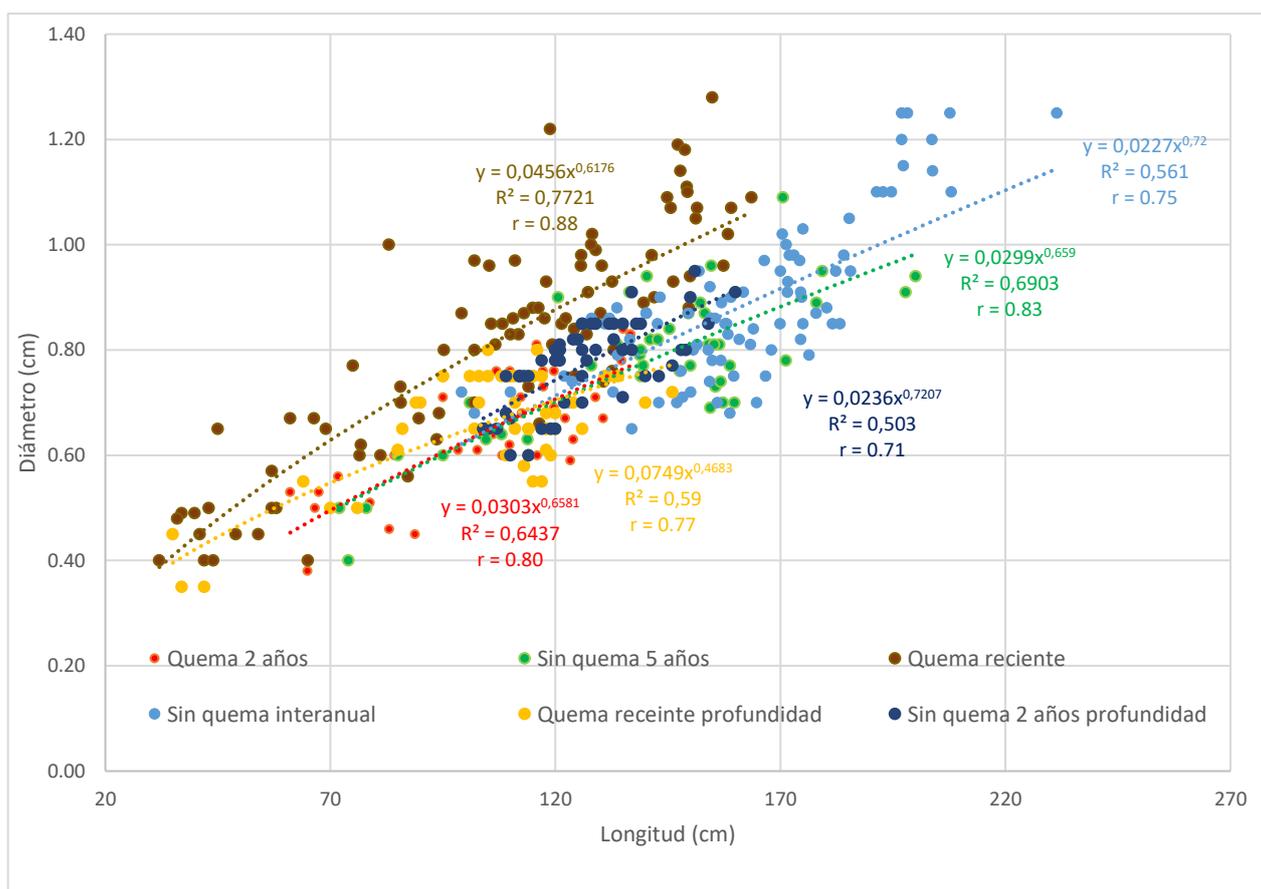


Figura 35. Ecuaciones de regresión potencial para las variables diámetro-longitud de tallos de totora bajo diferentes condiciones de quema, se incluyen índices de correlación (r) y determinación (R^2).

4.2.4. Efecto de la quema sobre la floración: número de inflorescencias

La etapa de floración, representado por el número de inflorescencias por metro cuadrado, fue evaluada según las diferentes condiciones de quema. Sobresalieron mayores promedios y medianas en el total sin quema interanual con 183.32 ± 15.37 inflorescencias/m², seguido por el total sin quemar por cinco años con 165.81 ± 27.34 inflorescencias/m²; a diferencia, totales con quema más intensiva como el quemado por dos años seguidos sólo llegaron a promediar 111.81 ± 88 inflorescencias/m² (Figura 36). En este caso, los datos estuvieron más dispersos por tratamiento, debido a la amplia variación en la floración entre meses, según se evidencia en los coeficientes de variabilidad. El ANVA en DBCA, confirmó las diferencias entre tratamientos ($F_{5, 310} = 36.67$; $p = 0.0001$) y también mensualmente, lo que ratifica que los meses constituyen una importante fuente de variabilidad y en cada uno de ellos el efecto puede ser distinto y variable ($F_{8, 310} = 228.79$; $p = 0.0001$), tal como se puede apreciar en los resultados estadísticos del Anexo 11.

En totales con quema intensiva, disminuyeron los niveles de floración, cuyas implicancias repercutirían en el potencial de reproducción sexual, afectando con ello probablemente la fructificación, el semillamiento, la viabilidad y capacidad germinativa.

Estudios sobre el efecto de quema en la floración de macrófitas acuáticas son escasos, aunque existen algunos como en vegetación terrestre de sabana donde similarmente a nuestro caso, el fuego tuvo impactos negativos, reduciendo la producción de semillas incluso hasta en años posteriores a la quema, además una alta frecuencia al fuego propicia una mayor reproducción asexual (Hoffmann, 1998). En ecosistemas boscosos de pino, el fuego propició mayor producción de semillas (cinco veces más) pero al cabo de 12 años esta producción disminuyó 16 veces y en el bosque sin quema, la producción de semillas se mantuvo en el tiempo (Kwiatkowska *et al.*, 2014). Sin embargo, la mayoría de estudios en pastizales y praderas evidencian que el fuego suele aumentar la producción de inflorescencias y la densidad de semillas en el suelo (Snyman, 2005; Vidaller *et al.*, 2019). En pantanales de Brasil, la quema disminuyó significativamente la densidad del banco de semillas en la capa superficial del suelo (0 a 2 cm) comparado con zonas no quemadas (De Oliveira *et al.*, 2019). Esta información coincide con lo encontrado en nuestro trabajo, concluyendo que

una menor producción de inflorescencias repercute también en menor producción de semillas.

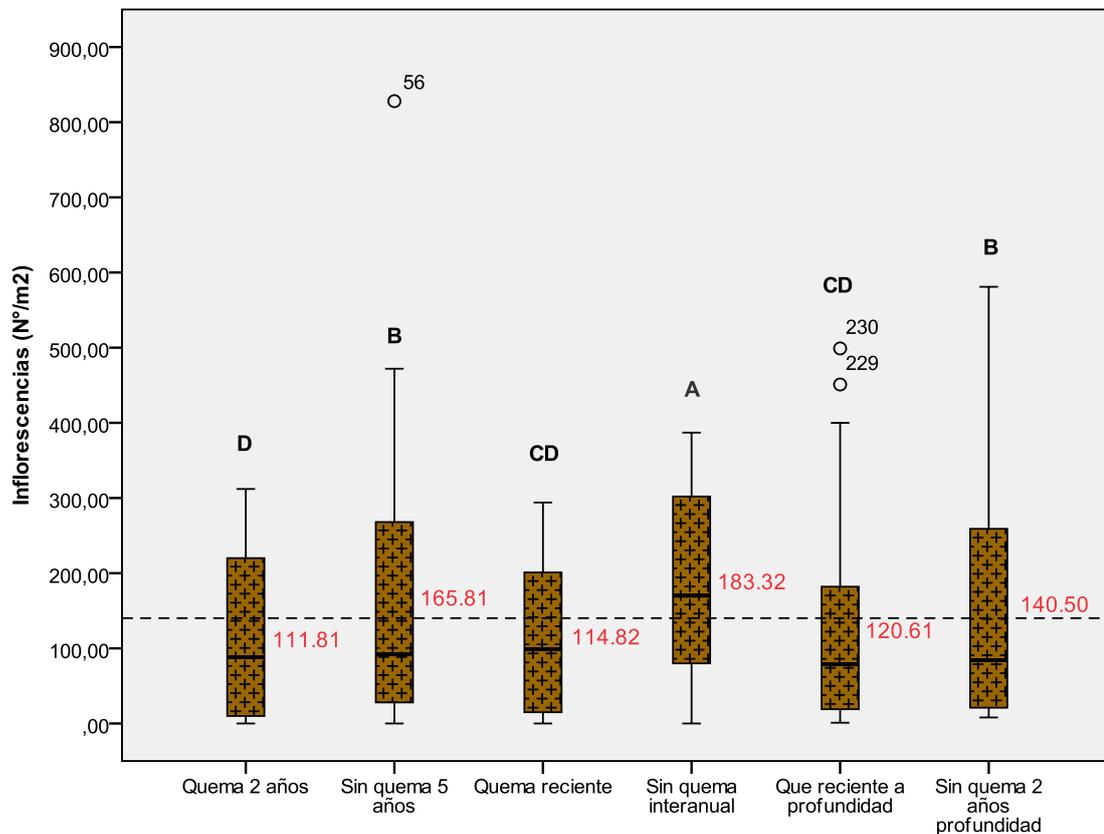


Figura 36. Efecto de diferentes condiciones de quema de totorales sobre la producción de inflorescencias. Letras diferentes entre cajas indican diferencias significativas (Tukey $P < 0.05$), valores en rojo son promedios por tratamiento.

Las inflorescencias en el transcurso del estudio tuvieron mayor incidencia en los meses de marzo y abril, coincidiendo también con la mayor producción de biomasa, densidad y tamaño de tallos, lo que permite aseverar que la etapa de floración en la totora ocurre en estos meses, conjuntamente con la de madurez fisiológica, aunque la floración ocurrió también en otros meses, pero con menos frecuencia (Figura 37).

Los ANVAs DCA por cada mes (Anexo 12) y las correspondientes pruebas de Tuckey ($P < 0.05$), evidenciaron que, durante el mes de diciembre, la mayor cantidad de inflorescencias la presentaron los tratamientos con menos frecuencia de quema, en enero y febrero se fueron equiparando las producciones, aunque con menores cantidades en totorales con quema por dos años y quema reciente. En marzo y abril (etapa de máxima reproducción e inicio de madurez fisiológica) quedan rezagados

totorales con quema por dos años y con quema reciente, pero el totoral con quema reciente a profundidad se va equiparando con totorales bajo menor intensidad de quema. En los siguientes meses, que abarcan el período de senescencia, disminuye paulatinamente la producción de inflorescencias, aunque en totorales donde se mantiene el nivel del agua (Foroba), también se mantienen relativos números de inflorescencias, por encima de los otros tratamientos, donde la senescencia en los meses de julio y agosto ya casi es total (Figura 37, Anexo 12).

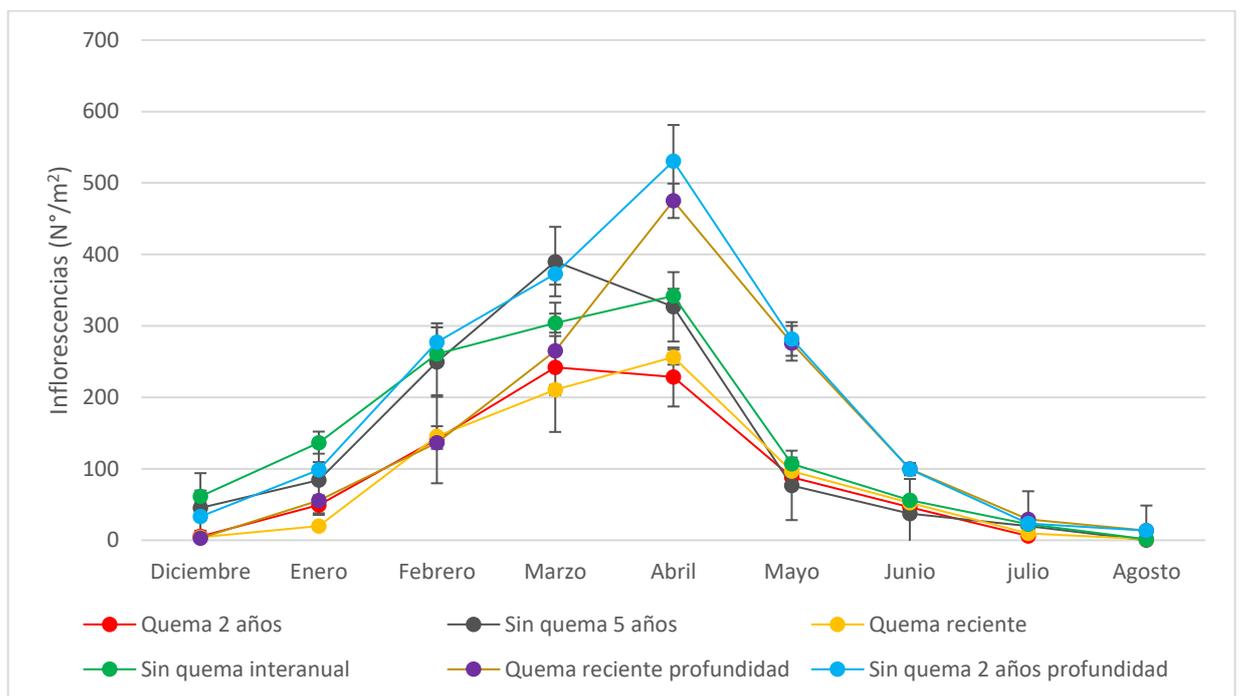


Figura 37. Fluctuación mensual de producción de inflorescencias en totorales con distintas intensidades de quema. Barras son errores estándar de promedios mensuales.

Se concluye que totorales con mayor incidencia de quema producen menores cantidades de inflorescencias, llegando incluso a valores cercanos a cero cuando la profundidad del lago también es mínima (menor a 5 cm), pero se mantiene su producción si el lecho del lago se mantiene por encima de 30 cm. El régimen hídrico en lagos constituye uno de los principales factores que direccionan los procesos fisiológicos y fenológicos de la planta, tal como lo establece Wang *et al.* (2017).

4.2.4. Efecto de la quema sobre la floración: peso de inflorescencias

Los pesos de las inflorescencias son considerados como un buen predictor de la producción potencial de semillas (Landeem *et al.*, 2017), por lo que se consideró como premisa que inflorescencias con mayor peso tienen mayor contenido de órganos reproductivos (flores, frutos y principalmente semillas). En ese sentido, el ANVA DBCA evidenció que existen diferencias significativas entre tratamientos ($F_{1, 124} = 11.52$; $p = 0.001$), ratificando que el totoral sin quema por cinco años desarrolló mayor peso promedio en cada una de sus inflorescencias ($0.56 \text{ g} \pm 0.048$) (Figura 38), por tanto mejor potencial para desarrollar órganos reproductivos como frutos y semillas y contrariamente el fuego intenso por dos años seguidos limitó el desarrollo en peso de las inflorescencias alcanzando un peso de $0.38 \text{ g} \pm 0.18$ (Figura 38). Los resultados del ANVA y estadísticos descriptivos se detallan en Anexo 13.

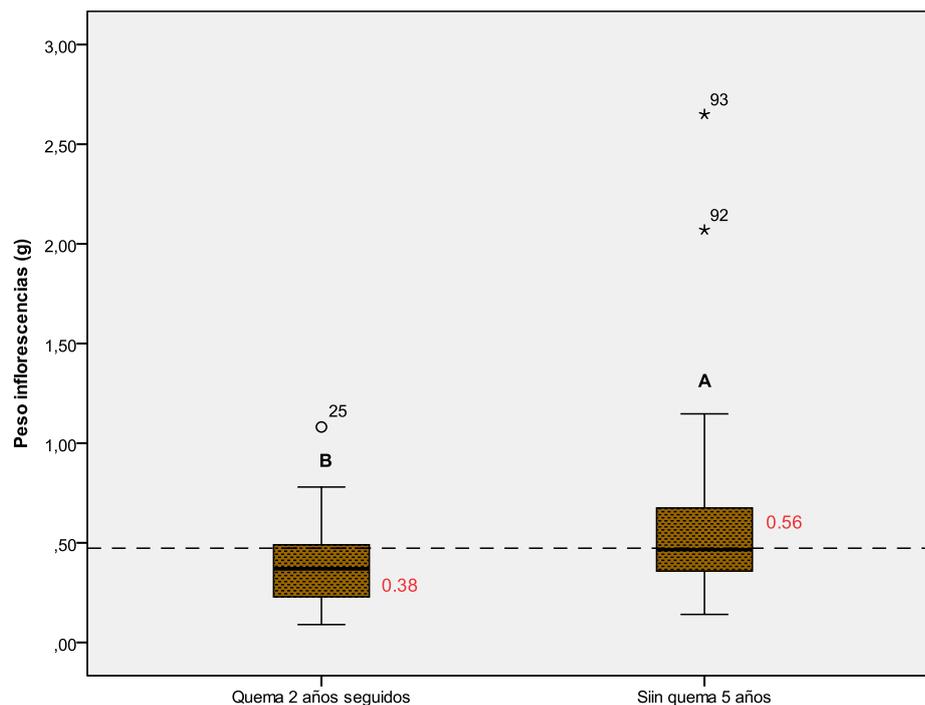


Figura 38. Comparación entre peso por inflorescencia en totorales conducidos bajo dos condiciones de perturbación por fuego. Letras diferentes entre cajas indican diferencias significativas al ANVA, los valores en rojo son promedios por tratamiento.

El ANVA evidencia importante fuente de variabilidad entre meses (bloques) ($F_{8, 124} = 2.33$; $p = 0.023$), destacando las diferencias principalmente desde el mes de mayo hasta agosto, donde se presentó marcada y significativa superioridad en el peso de

inflorescencias del totoral sin quema por cinco años según la prueba de t (Anexo 13). Durante los meses de diciembre hasta abril hubo similitud estadística en los pesos de inflorescencias de ambos totorales (Figura 39).

Este hecho explicaría que el crecimiento de las flores y sus diferentes estructuras, dentro de cada inflorescencia, ocurre similarmente en ambas condiciones de totoral, desde diciembre hasta abril, pero la fructificación y el semillamiento no ocurre en igual forma, ya que, según los resultados, entre mayo y agosto el totoral quemado presenta inflorescencias con un peso significativamente menor, lo que implicaría escaso o nulo desarrollo del aquenio y de la semilla, quedando vacías las espiguillas. Otra hipótesis a considerar es que las inflorescencias en totorales quemados maduran anticipadamente, en marzo o abril (punto cumbre del peso de inflorescencias en estos totorales, para luego expulsarlas en esta misma época).

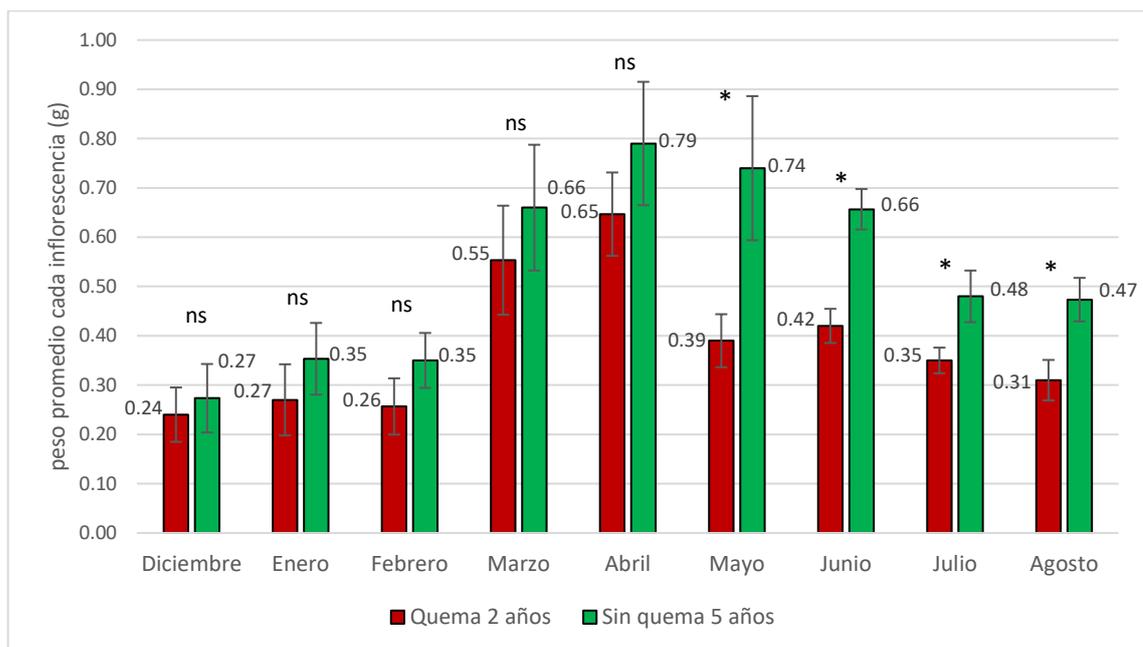


Figura 39. Variaciones mensuales del peso de inflorescencias en totorales con diferentes condiciones de quema. Barras son errores estándar y asteriscos entre barras por cada mes indican diferencias significativas a la prueba de “t”. Diciembre: $p = 0.73$ y $t = 0.37$; enero: $p = 0.46$ y $t = 0.81$; febrero: $p = 0.301$ y $t = 1.17$; marzo: $p = 0.56$ y $t = 0.63$; abril: $p = 0.403$ y $t = 0.63$; mayo: $p = 0.035$ y $t = 2.24$; junio: $p = 0.016$ y $t = 5.38$; julio: $p = 0.028$ y $t = 2.28$; agosto: $p = 0.05$ y $t = 3.45$.

4.2.5. Relaciones entre parámetros florales con variables biométricas y ambientales

Por la mayor cantidad de inflorescencias que se presentó en marzo y abril, se establecería esa época como de máxima floración en ambos tratamientos (líneas roja y verde de la Figura 40). Pero los pesos unitarios más altos se dieron entre abril y junio (barras), representando la época de fructificación y semillamiento, por el hecho de que las inflorescencias presentan aquenios más desarrollados y también semillas; ello significa que, aunque haya poca cantidad de inflorescencias, cada una de ellas pesa más entre abril y junio, justamente por la presencia de semillas en las espiguillas. Ambos parámetros florales fueron superiores en totorales sin quema por cinco años y la Figura 40 diferencia ambas épocas fenológicas en el ámbito del lago Titicaca.

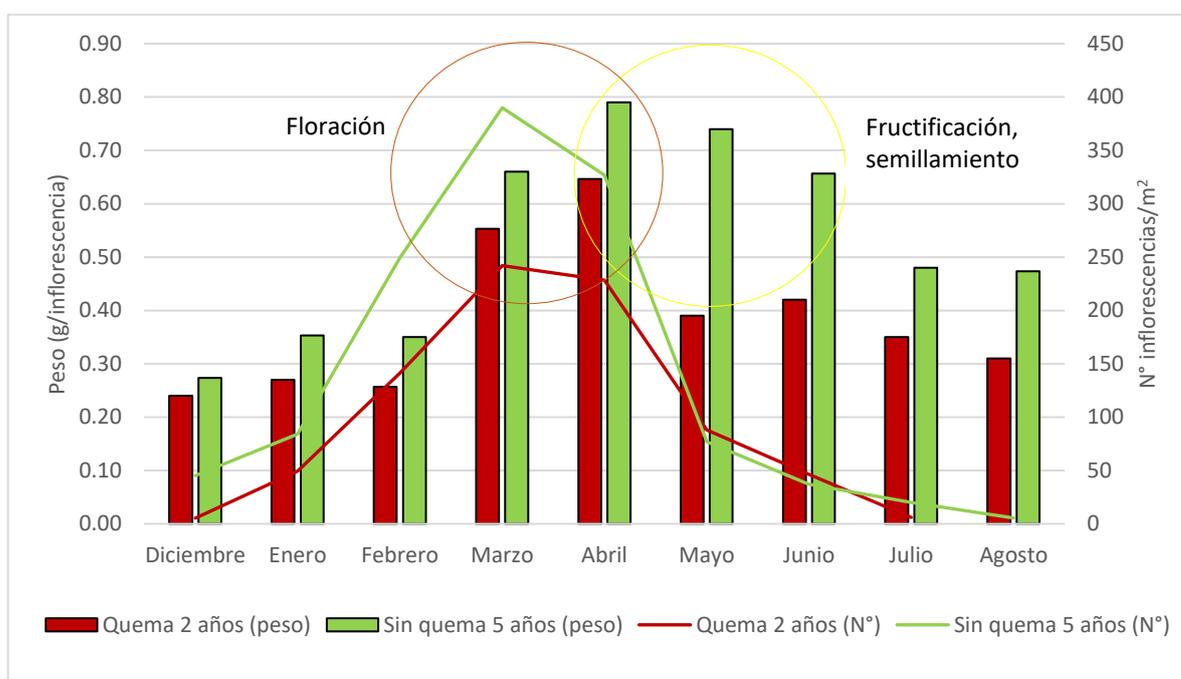


Figura 40. Relación entre número y peso de inflorescencias en totorales con dos condiciones de quema, en círculos se destacan principales períodos reproductivos.

Los análisis de correlación Pearson determinaron que el número de inflorescencias no correlaciona con el peso de las mismas, es decir la producción en cantidad de inflorescencias no determina el peso de cada una de ellas. Pero la cantidad de inflorescencias si está determinada por el nivel del lago, sobre todo en los totorales que se desarrollaron en lechos acuáticos intermitentes (muelle Barco y Muelle Chucuito Pueblo), ya que la presencia constante de agua en la zona de Foroba no

tuvo una influencia preponderante. Similarmente la biomasa de totora en materia verde y la densidad de tallos fueron factores importantes en la presencia de inflorescencias, a mayor biomasa y mayor densidad de tallos, más inflorescencias, lo cual ocurre en marzo y abril. La temperatura ambiental, la temperatura del agua del lago, la precipitación y la longitud de tallos, no tuvieron influencia determinante en la presencia de inflorescencias, según los índices de correlación (Tabla 13).

Tabla 13

Correlaciones entre número de inflorescencias y factores biométricos y ambientales del lago Titicaca, en dos condiciones de quema. Fondos celestes resaltan significancia en las correlaciones.

Correlación Pearson		N° inflorescencias					
		Quema 2 años	Sin quema 5 años	Quema reciente	Sin quema interanual	Quema reciente prof.	Sin quema 2 años prof.
Temperatura ambiental	r	0.344	0.531	0.329	0.583	0.155	0.337
	Sig. p	0.405	0.142	0.387	0.100	0.691	0.375
Precipitación	r	0.311	0.516	0.263	0.564	0.019	0.240
	Sig. p	0.454	0.155	0.494	0.114	0.961	0.535
Nivel lago	r	0.930**	0.839**	0.898**	0.854**	0.708*	0.59
	Sig. p	0.001	0.005	0.001	0.003	0.02	0.06
Temperatura lago	r	0.452	0.627	0.405	0.654	0.199	0.395
	Sig. p	0.261	0.071	0.279	0.056	0.609	0.292
Longitud tallo	r	0.582	0.368	0.438	0.341	0.645	0.651
	Sig. p	0.13	0.33	0.238	0.369	0.061	0.057
Biomasa (MV)	r	0.877**	0.890**	0.7068*	0.784**	0.944**	0.875**
	Sig. p	0.04	0.001	0.034	0.012	0.0001	0.002
Densidad tallos	r	0.911**	0.872**	0.839**	0.493	0.426	0.832**
	Sig. p	0.002	0.002	0.005	0.253	0.253	0.005
Peso inflorescencias quema 2 años	r	0.76*					
	Sig. p	0.028					
Peso inflorescencias sin quema 5 años	r		0.382				
	Sig. p		0.311				

4.2.6. Efecto de la quema en la velocidad de crecimiento de tallos de totora

La velocidad de crecimiento por día en longitud de tallos aéreos se determinó mediante tres métodos matemáticos para los tratamientos de totorales con quema reciente y sin quema interanual (zona Chucuito Muelle Barco). La velocidad de crecimiento general durante el estudio en totoral con quema reciente promedió 0.89 ± 0.20 cm/día y en el totoral sin quema interanual 0.96 ± 0.19 cm/día (Figura 41), aunque sin diferencias estadísticas al ANVA – DBCA ($F_{1, 20} = 0.099$; $p = 0.757$), lo que implica que la quema no acelera ni disminuye la velocidad de crecimiento de los culmos. Aunque si existieron diferencias significativas entre meses ($F_{2, 20} = 4.87$; $p = 0.007$), es decir, hubo un ritmo de crecimiento diferente por cada mes (Anexo 14),

a lo que la prueba de t de Student mensual y la prueba de Tukey ($P < 0.05$) establecen que durante los meses de febrero y marzo presentan superior velocidad de crecimiento comparado con enero, abril y mayo (Figura 41 y Anexo 14).

Durante los meses de febrero y marzo ocurrió una mayor velocidad de crecimiento sin considerar la condición de quema, pudiendo llegar a crecer a una velocidad de hasta 2 cm/día y el menor crecimiento en el mes de mayo donde los tallos crecen a un ritmo menor a 0.2 cm/día (2 mm/día). Desde junio hasta agosto, todos los tallos en ambas condiciones dejaron de crecer completamente. Collot (1980) indica que los tallos de totora crecen a un ritmo entre 0.1 a 1.0 cm/día y los reportes de PELT-ADESU (2003) refieren crecimientos entre 0.5 a 1.5 cm/día siendo mayores entre enero y abril, resultados concordantes con nuestra investigación.

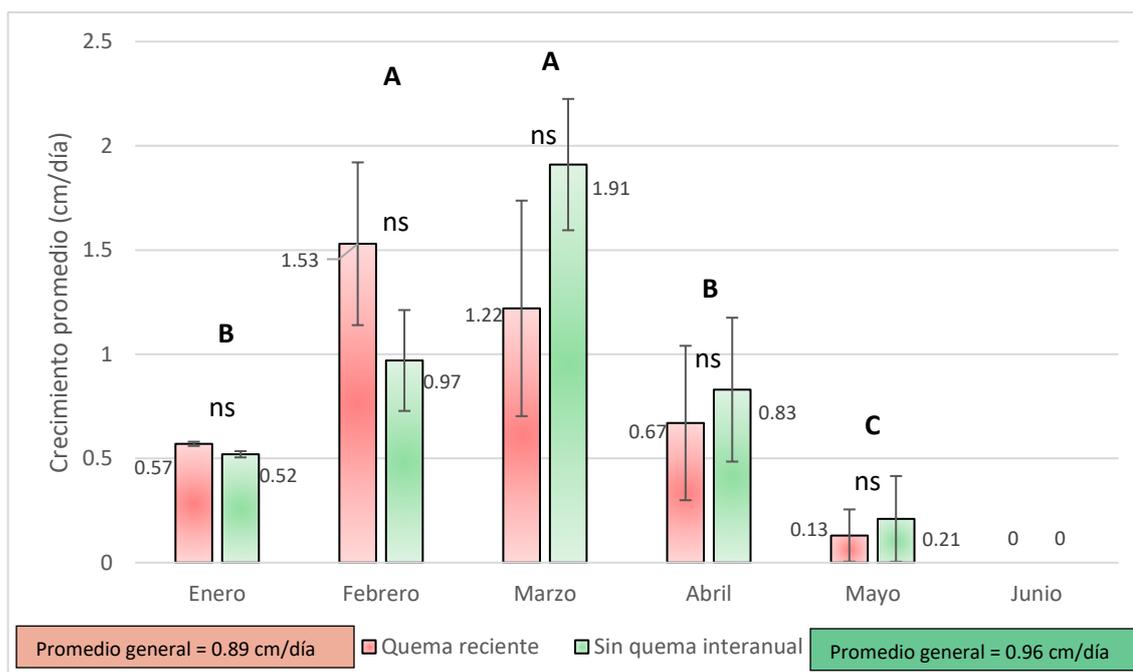


Figura 41. Ritmo de crecimiento diario (cm/día) en totorales con dos condiciones de quema (Chucuito Muelle Barco); “ns” no significativa a la prueba de t por cada mes ($P < 0.05$). Letras mayúsculas diferentes entre meses indican diferencias (Tukey $P < 0.05$).

Las otras dos metodologías adicionales, incluyeron la tasa de crecimiento relativo (TCR), usualmente aplicada en estudios de desarrollo vegetal (González et al., 2017; Hunt et al., 2002) y la aplicación de un promedio armónico como propuesta del

presente estudio, cuyos resultados se muestran en la Figura 42. Se observa que el promedio aritmético sobrevalora la velocidad de crecimiento y la TCR la subestima; en cambio el promedio armónico constituye una opción intermedia entre ambas metodologías, por lo que su aplicación a estudios similares puede considerarse como una opción adicional para estudios de crecimiento en plantas.

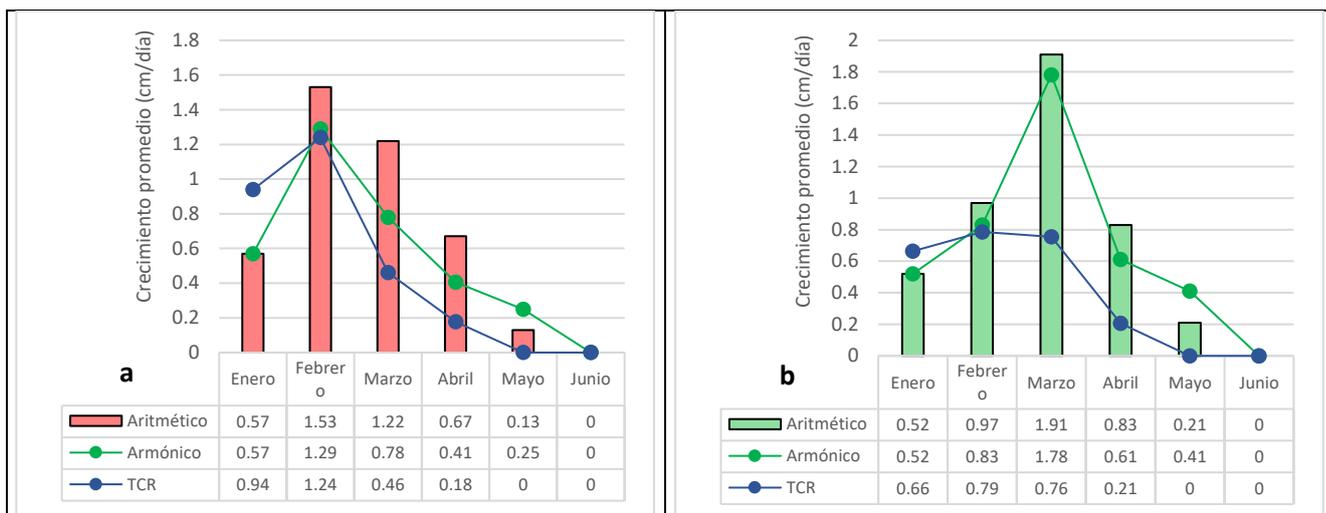


Figura 42. Velocidad de crecimiento diario (cm/día) en totorales con dos condiciones de quema, Chucuito Muelle Barco: a) quema reciente, b) sin quema interanual, basado en promedio aritmético, promedio armónico y tasa de crecimiento relativo (TCR).

4.3. Efecto de la quema en el contenido nutricional de tallos de totora

En la zona circunlacustre de Puno, se utiliza los tallos de totora con fines de alimentación de ganado, especialmente en períodos de estiaje, por lo que los ganaderos, queman con frecuencia los totorales entre los meses de setiembre y diciembre con la finalidad de obtener prontamente brotes frescos para el pastoreo directo de sus animales (AIDER - RNT, 2015; Goyzueta *et al.*, 2009; Roque *et al.*, 2003). Por ello se verificó el efecto de la quema sobre la calidad nutritiva de los culmos en tratamientos con condiciones extremas de uso del fuego: totorales con quema por dos años consecutivos y totorales sin quema por cinco años. Los resultados, bajo un ANVA - DBCA se muestran en las Tablas 14 y 15, considerando los bloques como efecto de época (húmeda: febrero y marzo y seca: mayo).

Tabla 14

Características nutricionales de culmos de totora bajo dos condiciones de quema. Letras diferentes entre filas de cada parámetro indican diferencias significativas al ANVA DBCA ($P < 0.05$) y la flecha indica superioridad de uno de los tratamientos.

Parámetro	Condición de quema	Media \pm EE	Sig. P < 0.05	DE	CV (%)	IC (95%)	n
HUMEDAD (%)	Quema 2 años	73.27 \pm 0.65	b	1.58	2.16	71.61 – 74.93	6
	Sin quema 5 años	79.67 \pm 1.37	a \uparrow	3.35	4.20	76.16 – 83.19	6
MATERIA SECA (%)	Quema 2 años	26.73 \pm 0.65	a \uparrow	1.58	5.91	25.06 – 28.39	6
	Sin quema 5 años	20.32 \pm 1.37	b	3.35	16.48	16.81 – 23.84	6
CENIZA (%)	Quema 2 años	6.16 \pm 0.29	b	0.73	11.85	5.39 – 6.92	6
	Sin quema 5 años	7.98 \pm 0.39	a \uparrow	0.96	12.03	6.97 – 8.99	6
PROTEÍNA CRUDA (%)	Quema 2 años	7.18 \pm 0.21	b	0.52	7.24	6.63 – 7.73	6
	Sin quema 5 años	9.49 \pm 0.39	a \uparrow	0.96	10.12	8.48 – 10.51	6
GRASA TOTAL (%)	Quema 2 años	7.42 \pm 1.34	a	3.28	44.21	3.86 – 10.86	6
	Sin quema 5 años	6.80 \pm 0.77	a	1.88	27.65	4.83 – 8.78	6
FIBRA CRUDA (%)	Quema 2 años	35.66 \pm 0.29	a \uparrow	0.72	2.02	34.90 – 36.41	6
	Sin quema 5 años	32.18 \pm 0.60	b	1.47	4.57	30.64 – 33.73	6
CARBOHIDRATOS (%)	Quema 2 años	43.58 \pm 1.59	a	3.91	8.97	39.48 – 47.69	6
	Sin quema 5 años	43.53 \pm 0.97	a	2.37	5.44	41.05 – 46.02	6

Tabla 15

Niveles de significancia del ANVA – DBCA del contenido de nutrientes entre dos condiciones de quema y el efecto de las épocas (lluviosa y seca).

Fuente de variabilidad	gl	F	Sig.
Humedad	1	26.547	0.001 **
Efecto época	1	5.808	0.039 *
Materia seca	1	5.81	0.39 *
Efecto época	1	5.81	0.39 *
Ceniza	1	13.15	0.006 **
Efecto época	1	0.57	0.47 ns
Proteína	1	35.12	0.000 **
Efecto época	1	4.21	0.07 ns
Grasa	1	0.29	0.604 ns
Efecto época	1	9.28	0.014 *
Fibra cruda	1	24.31	0.001 *
Efecto época	1	0.043	0.84 ns
Carbohidratos	1	0.002	0.96 ns
Efecto época	1	17.82	0.002 **
Error	9		

4.3.1. Efectos en la materia seca y humedad

En totorales quemados por dos años consecutivos, se encontró una humedad promedio de 73.27 %, significativamente inferior a los tallos procedentes de totorales sin quema por cinco años, que promediaron 79.67 % ($F_{1,9} = 26.55$; $p = 0.001$), lo que implica que totorales sin quema alcanzan mayores contenidos de humedad;

opuestamente el contenido de materia seca fue significativamente superior en totorales con quema ($F_{1,9} = 26.55; p = 0.001$) alcanzando un contenido general de 26.73 % y el total sin quema con 20.32 %, en este caso la quema propició mayor contenido de materia seca en tallos aéreos de totora (Tabla 14).

La mayor cantidad de materia seca después de la quema, se debe a que la combustión hace más disponibles los nutrientes por la alta temperatura y la condensación de vapor de la noche, creando condiciones cercanas al punto de rocío, precipitando los nutrientes liberados por la combustión y aprovechados después por la planta (Frost & Robertson, 1987) o porque después de la quema, los nutrientes liberados se hacen disponibles en las cenizas (principalmente minerales) (Bates *et al.*, 2009), lo que se materializa en una mayor concentración de materia seca en los tejidos.

Son escasos los estudios al respecto en plantas acuáticas y los existentes están referidos a plantas forrajeras y praderas principalmente. En ellos se encontró, como en nuestro caso, mayores niveles de materia seca en plantas con efecto de quema (Bennett *et al.*, 2003; Flores *et al.*, 2016). Los reportes preexistentes sobre el contenido de humedad y materia seca en totora, expresan valores similares a lo encontrado en el presente estudio; así, Quispe (1997) reporta un promedio de 19.90% de materia seca y 80.09 % de humedad, valores dentro del rango para el total sin quema, pero inferiores al total quemado, similarmente Arivilca (2003) refiere contenidos de humedad de 82.9 %, al igual que Collot *et al.* (1983) con 83% y Roque *et al.* (2003) un promedio de 81%, valores dentro de lo encontrado para total con ausencia de quema por cinco años. Otras plantas emparentadas con la totora como *Cyperus*, alcanzaron contenido de humedad de 82.81 % y materia seca 17.19 % (Hidayat & Nurjanah, 2016), valores cercanos a lo encontrado en este estudio.

La materia seca de un alimento contiene el material estructural de las plantas conformado por compuestos químicos que constituyen los precursores de los nutrientes como el carbono, nitrógeno, fósforo, entre otros (Elizondo-Salazar, 2018; Oliva *et al.*, 2015) por lo que el valor nutritivo o forrajero de un alimento está en razón inversa a su humedad (Reyes & Mendieta, 2000); es decir, se asume que a mayor materia seca mayor cantidad de nutrientes (CCOF, 2020; Nennich & Chase, 2007), siendo su determinación fundamental en la alimentación animal, por ello al inicio del estudio planteamos dicha premisa. Sin embargo, para el caso de la totora,

si bien con la quema aumenta la materia seca, no necesariamente la cantidad de nutrientes de mayor calidad, como se argumenta a continuación.

4.3.2. Efecto en los contenidos de cenizas

El total sin quema alcanzó significativamente mayor concentración de cenizas en sus tallos con 7.98 %, respecto al total quemado por dos años consecutivos, cuyos tallos promediaron 6.16 % ($F_{1,9} = 13.15$; $p = 0.006$) (Tabla 14). Las cenizas de los alimentos contienen la fracción inorgánica que incluyen principalmente minerales (Reyes y Mendieta, 2000), por lo que altos niveles de cenizas indican también mayor riqueza en estos micronutrientes. Según ello, la ausencia de quema de totorales contribuyó al mantenimiento y asimilación de mayor cantidad de minerales en los culmos, dentro de los cuales se incluiría por ejemplo fósforo, potasio, magnesio, calcio, entre otros (FDA, 2020).

Un estudio en pajonales evidenció también que la quema redujo los contenidos de cenizas en los tejidos de *Panicum* (Massa *et al.*, 2017), similar al caso de la totora. Los valores de cenizas de otros estudios en el Titicaca, promediaron en 9.43 % (Quispe, 1997), 5.1 % (Arivilca, 2003) y 8.15 % (Roque *et al.*, 2003), concordante a lo que ocurrió en el total sin quema, pero mayores al total quemado. El papiro también alcanza valores de cenizas en un 7 % al estado juvenil y 5.5 en la madurez (Muthuri & Kinyamario, 1989).

4.3.3. Efectos en contenidos de proteínas

Los contenidos de proteína que se muestran en la Tabla 14, evidencian que los totorales sin quema por cinco años logran significativamente más concentraciones promedio (9.49 %) que la del total quemado por dos años (7.18 %) ($F_{1,9} = 35.12$; $p = 0.0001$); por tanto, este nutriente y componente bioquímico importante, disminuye sus concentraciones cuando los tallos de totora son sometidos previamente a quema intensiva. Con las quemas el nitrógeno del lecho y de las plantas se volatilizan, siendo menos disponibles y asimilables posteriormente (Jones *et al.*, 2015; Hernández & López, 2002), situación que pudo haber ocurrido con la quema de totorales.

En la mayoría de casos los fuegos frecuentes pueden causar pérdidas de elementos vitales para actividades fisiológicas como el N (Oliveras *et al.*, 2013), considerando

que su volatilización ocurre a unos 200 °C (Boerner, 1982) y estas temperaturas son superadas en una quema de plantas (Pivello *et al.*, 2010), repercutiendo luego en menores niveles de proteínas en plantas sometidas a quemas. Esto se ha demostrado en ecosistemas terrestres como sabanas africanas donde la proteína promedio 4.7% cuando las plantas fueron sometidas a quema y sin la quema llegó a 6.5 % (Mbatha & Ward, 2010). En otra sabana brasilera en plantas gramínoideas el contenido de N fue superior en un área sin quema (10.5 mg/kg) que con quema reciente y bienal (8 y 8.8 mg/kg respectivamente), llegando a ser similar sólo con una parcela de quema cuatrienal (10.8 mg/kg) (Oliveras *et al.*, 2013) y para *Panicum* la quema también disminuyó los niveles de nitrógeno (8%), siendo superior a 10% en áreas sin quema (Massa *et al.*, 2017). Esta información es concordante con lo suscitado en la quema de totorales en el lago Titicaca.

Sin embargo, otros estudios revelan un efecto neutral o subidas temporales del nitrógeno por la quema. Así, para la forrajera *Melinis repens*, en México, no hubo diferencias, alcanzando valores de proteína cruda de 13.3 % con quema y 12.6 % sin quema (Flores *et al.*, 2016) y en praderas andinas tampoco la quema elevó el contenido de proteína comparados con parcelas sin quema (9.7 y 9.8 %) (Aguirre & Argote, 2003). En pastizales de *Aristida* hubo significativamente mayor contenido de proteína en el follaje en sitios quemados (10 %), respecto a los sitios sin quema (2.5 %), pero luego igualaron estadísticamente con 4.4 % y 3.1 % de proteína respectivamente (Anderson & Menges, 1997).

Entre los pocos estudios al respecto en áreas acuáticas, resalta el caso de *Typha* donde la quema propició un incremento efímero en el contenido de proteína después del fuego, pero posteriormente se nivela a las plantas que se desarrollaron sin quema (White *et al.*, 2008).

El contenido de proteína en tallos de totorales sin quema encontrados en el presente estudio, concuerda con lo hallado en otros estudios en el Titicaca, cuyos valores fueron 11.97 %, 10.77 % y 8.5 % (Arivilca, 2003; Quispe, 1997; Roque *et al.*, 2003 respectivamente), pero también son superiores a los valores encontrados para totorales quemados por dos años. Otras especies emparentadas con la totora, presentaron menores concentraciones de proteínas como el papiro con 3.9 % en la

época de crecimiento y 3.5 % en la madurez (Muthuri & Kinyamario, 1989) o *Cyperus taitetum* promediando 2.5 % de proteínas (Bhaduri *et al.*, 1998).

4.3.4. Efectos en contenidos de grasa

Los contenidos de grasa cruda en ambos tratamientos fueron similares estadísticamente ($F_{1, 9} = 0.29$; $p = 0.604$), alcanzando un promedio de 7.42 % en totora quemada y 6.80 % en totora sin quemar, por lo que se concluye que el fuego no afecta o promueve contenidos de este nutriente en tallos aéreos de totora (Tabla 14). Sin embargo, estos valores son relativamente elevados respecto a lo encontrado por otros autores, como Roque *et al.* (2003) que indican contenidos entre 1.5 y 1.8 %, Quispe (1997) un promedio de 2.92 % y Arivilca (2003) 3.06 %. Los contenidos nutricionales en plantas suelen tener variaciones de acuerdo a la época, origen, ecotipos, variedades y/o hábitats donde se desarrollan (Harris *et al.*, 2017; Martínez *et al.*, 2016; Morillas & Delgado, 2012; Okello *et al.*, 2018; Sebastian, 2018).

Otra probable explicación es que los incrementos actuales de grasas en tejidos de totora, estarían relacionados con el fenómeno del cambio climático, caracterizado por un aumento relativo de la temperatura y elevados niveles de CO₂ en el planeta. Por dicha causa se ha reportado un incremento de 45% en las tasas de asimilación de dióxido de carbono en plantas herbáceas C3 y 12% en plantas C4 como la totora, con el consiguiente incremento de carbohidratos no estructurales (almidón, sacarosa, glucosa, fructuosa) (Poorter & Navas, 2003), con la posibilidad que posteriormente se metabolicen en lípidos (Azcón-Bieto & Talón, 2013) o haber un incremento en la producción de ceras para depositarse en la superficie de los tallos con el fin de disminuir la pérdida de agua por la epidermis y disipar la mayor energía incidente (Lambers *et al.*, 2008; Yepes & Silveira, 2011), repercutiendo en mayores niveles de lípidos. Además, con el incremento de temperatura ambiental, las plantas incrementan la producción de ácido abscísico, que es un ácido graso, para promover el cierre de estomas y disminuir la transpiración (Taiz & Zeiger, 2006; Yepes & Silveira, 2011). Incrementos de temperatura conducen a la desnaturalización de proteínas y enzimas aumentando la cantidad de ácidos grasos insaturados (Chaves & Gutiérrez, 2017). Estas podrían ser las causas ecofisiológicas para el incremento de la concentración de grasas en tallos de totora. Otros estudios también demuestran un

efecto favorable del efecto invernadero en plantas con fotosíntesis C3 a expensas de las menos favorecidas plantas C4 cuando el CO₂ aumenta (Dajoz, 2002; Polley *et al.*, 1994).

4.3.5. Efectos en la fibra cruda

Los niveles de fibra cruda fueron significativamente más altos en totorales con quema consecutiva por dos años, promediando 35.66 % frente al 32.18 % que se obtuvo en total sin quema por cinco años ($F_{1,9} = 24.31$; $p = 0.001$) (Tabla 14); en este caso, la quema del total propició mayor síntesis de fibra cruda, representada principalmente por celulosa, hemicelulosa, lignina (Alonso *et al.*, 2012), siendo estos componentes los que también se incrementaron para conformar la mayor parte de la biomasa en materia seca de los tallos de totora desarrollada bajo condiciones de quema. En este caso, al parecer el fuego estimuló mayor producción de fibra en los culmos, en detrimento de otros nutrientes como proteínas y minerales.

Normalmente la fibra cruda en totora reportada en otros estudios se encuentra por debajo de lo obtenido en el presente estudio, con 27.47 % (Quispe, 1997) y 27.18 % (Arivilca, 2003) y también por encima, con 38.75% en promedio (Roque *et al.*, 2003). Es probable que en el primer caso los estudios se hayan hecho en épocas más tempranas del desarrollo fenológico y en el segundo caso se incluyó un muestreo importante en agosto, que es la época de senescencia de la totora, por lo que presentan mayor proporción de fibra, ya que los niveles de fibra suelen ser mayores conforme avanza la madurez del total (Roque *et al.*, 2003). En otras latitudes y especies como en *Schoenoplectus americanus*, el promedio de fibra cruda fue de 25.45 % (Kresovich *et al.*, 1982), también por debajo de lo observado en el presente estudio para el caso de la totora.

4.3.6. Efecto en los carbohidratos

Los contenidos de carbohidratos fueron similares en ambas condiciones de total ($F_{1,9} = 0.002$; $p = 0.96$), con valores de 43.58 % para total quemado por dos años y 43.53 % en el total sin quema por cinco años. Este componente agrupa todo el resto de carbohidratos no estructurales (azúcares, almidones), a los cuales la perturbación por quema no los afectó significativamente. Pero estudios previos en el lago Titicaca reportan valores más elevados con promedios de 53.94 % y 48.82 %

(Arivilca, 2003; Quispe, 1997 respectivamente), con lo que se puede confirmar que una importante fracción de estos niveles se destinaron a la conversión y síntesis de grasas, por los altos valores que se presentaron en el presente estudio. Aunque *Schoenoplectus americanus*, promedió un 39.81 % de carbohidratos totales (Kresovich *et al.*, 1982), por debajo de lo encontrado para la totora.

4.3.7. Asociación entre nutrientes

La Tabla 16 muestra la interacción entre diferentes contenidos de nutrientes, a partir de una prueba de correlación entre todos los parámetros nutricionales. Se observa una correlación significativa negativa total entre la humedad y materia seca ($r = -1$), explicando que ambos factores son determinantes uno sobre otro. Los niveles de proteína incrementan conforme aumenta la humedad ($r = 0.83$), al igual que las cenizas ($r = 0.85$), pero al aumentar la humedad en la planta disminuye la fibra bruta (-0.81), es decir conforme los tallos de totora se secan (pierden agua) incrementa los niveles de fibra y opuestamente, mientras la materia seca aumenta, también aumenta la fibra cruda ($r = 0.81$). Esta misma relación inversa se presentó respecto a la materia seca con las proteínas y la ceniza. Destaca también un incremento de ceniza conforme incrementa la proteína ($r = 0.77$) y una disminución en la ceniza al aumentar la fibra (-0.90) y al aumentar la fibra también disminuye la proteína ($r = -0.80$).

Tabla 16

Matriz de correlaciones Pearson entre variables nutricionales de tallos de totora. Fondos celestes con ** la correlación es significativa al nivel 0.01 (2 colas).

Correlación Pearson		Humedad	Materia seca	Ceniza	Proteína bruta	Grasa total	Fibra	Carbohidratos
Humedad	r	1	-1.00**	0.85**	0.83**	0.04	-0.81**	-0.20
	Sig.		0.00	0.00	0.001	0.911	0.001	0.53
Materia seca	r	-1.00**	1	-0.85**	-0.83**	-0.04	0.81**	0.20
	Sig.	0.000		0.000	0.001	0.911	0.001	0.53
Ceniza	r	0.85**	-0.85**	1	0.77**	0.05	-0.90**	-0.18
	Sig.	0.000	0.000		0.003	0.869	0.000	0.56
Proteína bruta	r	0.83**	-0.83**	0.77**	1	-0.02	-0.80**	-0.21
	Sig.	0.001	0.001	0.003		0.957	0.002	0.52
Grasa total	r	0.04	-0.04	0.05	-0.02	1	0.13	-0.94**
	Sig.	0.911	0.911	0.87	0.957		0.68	0.000
Fibra	r	-0.81**	0.81**	-0.90**	-0.80**	0.13	1	-0.06
	Sig.	0.001	0.001	0.000	0.002	0.679		0.843
Carbohidratos	r	-0.20	0.20	-0.18	-0.21	-0.94**	-0.06	1
	Sig.	0.531	0.531	0.564	0.515	0.000	0.84	

Otro aspecto que respaldaría el hecho de que esté suscitándose un incremento en las tasas de síntesis de grasa a partir de carbohidratos no estructurales, debido al

calentamiento global, es la evidencia de una correlación negativa significativa entre contenidos de grasa y carbohidratos de los tallos de totora ($r = -0.94$), implicando que, con la pérdida de carbohidratos, hay una ganancia de grasa.

4.3.8. Efecto del contenido de nutrientes por el período fenológico

El ANVA – DBCA presentó diferencias significativas entre épocas para algunos nutrientes (materia seca, grasa y carbohidratos), según se aprecia en la Tabla 15. Por ello se realizó un análisis con respecto a la influencia de la época lluviosa (período de crecimiento, febrero) y de la época seca (período de madurez, mayo) (Figura 43).

La materia seca fue significativamente superior en la época seca ($F_{1,9} = 3.81$; $p = 0.039$) o lo que corresponde al período fenológico de madurez. Bajo esta condición los tallos de totora ya tienen una consistencia endurecida lo que implica mayor nivel de elementos fibrosos repercutiendo ello en mayor materia seca. Esto confirma también a lo encontrado por autores como Quispe (1997) y Roque *et al.* (2003) quienes reportan mayor materia seca en épocas secas respecto a la época lluviosa.

Los niveles de cenizas fueron similares en ambas épocas ($F_{1,9} = 0.57$; $p = 0.47$) lo que concuerda con Quispe (1997), en cambio Roque *et al.* (2003) reportó mayores concentraciones en la época seca, quizás porque sus muestreos los realizaron en un mes diferente al nuestro (agosto). La fibra cruda tampoco tuvo diferencias significativas según época ($F_{1,9} = 0.043$; $p = 0.84$), coincidiendo también con Quispe (1997) y Roque *et al.* (2003); aunque cabría asumir que en la época seca se produciría mayor cantidad de carbohidratos estructurales (lignina por ejemplo) dentro de la fibra cruda, pero en este caso al parecer se presentaron en mayor abundancia otro tipo de carbohidratos que estarían dentro de los carbohidratos totales.

En las concentraciones de proteínas tampoco se encontró diferencias significativas ($F_{1,9} = 4.21$; $p = 0.07$), lo que explica que la época lluviosa o seca no influyó en una mayor o menor producción de este nutriente, similar a lo encontrado por Quispe (1997), pero diferente a los hallazgos de Roque *et al.* (2003) quienes si reportan una mayor concentración en la época de floración o lluviosa. Durante la floración, que ocurre en la época lluviosa generalmente, existe mayor síntesis de proteínas cuyo nitrógeno se concentran en tejidos fisiológicamente activos como los órganos reproductivos y es en ellos donde están las proteínas y no tanto en los tallos, luego se

reorganizan en órganos subterráneos y aéreos durante la estación seca (Oliveras *et al.*, 2013).

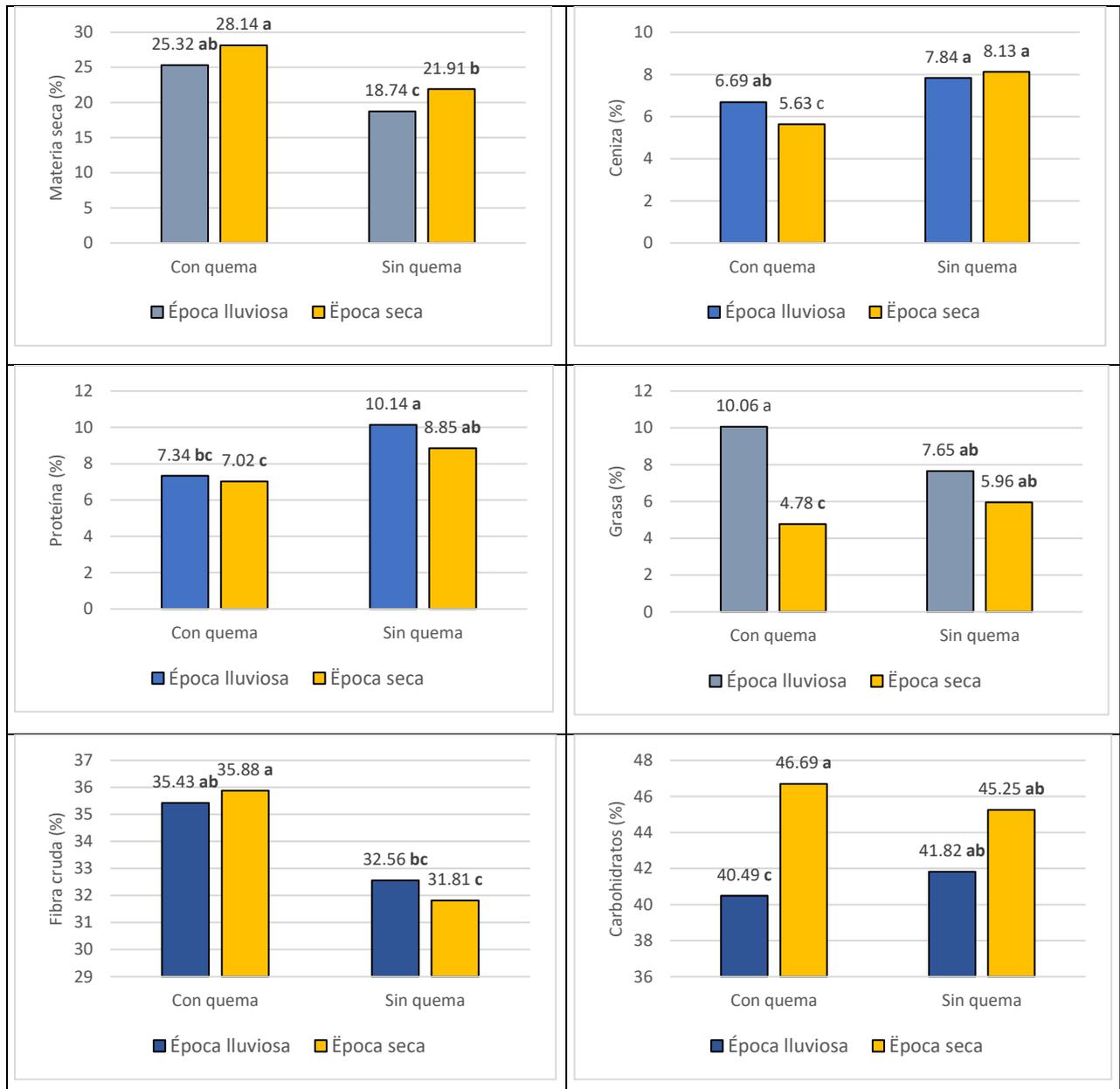


Figura 43. Contenidos de nutrientes en tallos de totora según dos condiciones de quema y por época de muestreo. Letras diferentes entre barras refieren diferencias significativas (Tuckey $P < 0.05$).

Los carbohidratos totales se tuvieron diferencias altamente significativas entre épocas ($F_{1,9} = 17.82$; $p = 0.002$), siendo su mayor concentración en la época seca. A diferencia Quispe (1997) reportó concentraciones similares de carbohidratos según épocas. Las cantidades de grasas en los culmos de totora también fueron

influenciados por la época, siendo superiores estadísticamente en la época lluviosa ($F_{1,9} = 9.28$; $p = 0.014$), contrario a lo que encontraron Quispe (1997) y Roque *et al.* (2003) quienes afirman no haber diferencias significativas entre temporadas.

4.4 Consideraciones para el manejo

Explicar el efecto de las quemas sobre la biomasa de tallos verdes en totora es importante debido a que los usuarios practican esta forma de manejo principalmente con la finalidad de obtener brotes verdes a corto plazo (un mes) para alimentación de su ganado al momento del estiaje (agosto hasta diciembre). Ello lo señalan también Roque *et al.* (2003) y Goyzueta *et al.* (2009) indicando que al entrar la planta en senescencia esta es quemada para permitir un rebrote uniforme y libre de totora vieja; incluso en sectores como el Huiñaymarka (Bolivia) esta actividad es permanente entre los meses de agosto y noviembre (Moreau *et al.*, 2003) y luego de esta intervención la biomasa de totorales tiene valores nulos (Moreau & Le Toan, 2003), como se evidenció también en este estudio. En la bahía de Puno estas quemas son focalizadas, con mayor intensidad en épocas de sequías prolongadas, lo que puede dar lugar posteriormente a la formación de parches ralos, considerando que toda forma de quema se refleja en menores biomásas. Los totorales sin quema o con quema poco frecuente presentaron mayor biomasa, aunque no se percibe visualmente en los inicios del desarrollo fenológico como en los totorales quemados, debido a la gran cantidad de tallos secos que encubren los brotes recientes, en cambio en totorales sometidos a quema la parcela está limpia y los brotes verdes son muy notorios y de fácil acceso para el corte o consumo directo del ganado.

Por ello que, desde una perspectiva de manejo sostenible, no resulta recomendable practicar quemas consecutivas y permanentes año tras año, ya que ello se revierte en una baja producción en biomasa de tallos verdes y por lo tanto en pérdida del recurso; sin embargo acciones de manejo de quema contralada podrían estar planificadas considerando parcelas rotativas con aplicación de fuego a intervalos de tres años mínimamente; pero, de acuerdo a los resultados de este estudio, resultaría mucho más beneficioso evitar las quemas, tanto desde un punto de vista ecológico como económico.

Cabe discutir la conjetura de que totorales sin quema podrían propiciar la colmatación con materia orgánica del lecho lacustre e interferir en la dinámica y equilibrio del ecosistema llegando incluso a propiciar fenómenos eutroficantes (Goyzueta *et al.*, 2009).

Al respecto, se debe indicar que el paisaje del lago Titicaca tal como se conoce actualmente ocurrió hace unos 11 mil años y aproximadamente hace 3000 años los totorales se desarrollaron para formar el aspecto que se conoce al presente (Ybert, 1991) y con todo ese tiempo aún no logran colmatar el lecho lacustre ocasionando algún desbalance ecológico extremo. Y, esto es debido a que el proceso de descomposición natural, acorde a los ciclos biogeoquímicos del carbono y del nitrógeno principalmente, devuelven rápidamente los componentes estructurales de los que está formada la totora hacia la atmósfera, dado que el agua, el carbono, y nitrógeno son moléculas gaseosas que regresan a la atmósfera donde es su depósito principal (Odum & Barrett, 2006; Smith & Smith, 2001; Watanabe & Ortega, 2011; Woodmansee, 1990).

El agua constituye aproximadamente el 80 % de todas las plantas desde moléculas de oxígeno e hidrógeno (Audesirk *et al.*, 2004; Lozan *et al.*, 2007) y conjuntamente con el carbono y nitrógeno (también gases) hacen un 96.8% y sólo el restante 3.2% incluyen el fósforo, azufre y otros elementos traza (Chopra, 2009), que quedarían como sedimento después del proceso de descomposición y ese aporte no es significativo para propiciar fenómenos de colmatación, además que ese porcentaje siempre se obtiene del mismo sustrato y va al mismo sustrato y/o circula en las redes tróficas; más bien, con la quema se puede transferir hasta el 97% de nitrógeno y 61% del fósforo a la atmósfera (Celaya *et al.*, 2015; Hernández & López, 2002), disminuyendo la fracción de nitrógeno que debería nitrificarse en el lecho para el metabolismo de las biocenosis, lo que sí afectaría en la dinámica ecológica.

La proliferación del número de tallos verdes, según el análisis de regresión, estuvo fuertemente relacionada con la biomasa verde y fue determinante en su rendimiento, especialmente en totorales de litoral somero. La curva que mejor se ajustó fue una regresión potencial, comprobando que la totora tiene un ritmo de desarrollo alométrico concordante a lo expresado por Neubauer *et al.* (2012). Además, con estos modelos sería posible determinar teóricamente desde la densidad, la biomasa del totoral, tal como se hicieron en otros estudios para bosques (Carrillo *et al.*, 2016; Sigala *et al.*, 2016).

El fuego, como práctica común de regeneración de totorales, puede resultar en pérdidas excesivas de nitrógeno y materia orgánica, disminuyendo la productividad a largo plazo (Boring *et al.*, 1991), aspecto que se traduce en bajos contenidos de proteínas y cenizas en los tejidos de los culmos, aunque los niveles de materia seca se incrementen.

CONCLUSIONES

- El rendimiento en biomasa verde y seca fue significativamente superior en un totoral con una ausencia de quema prolongada (7.41 kg/m^2 y 1.62 kg/m^2) comparado con áreas cuyas quemas son consecutivas (2.42 kg/m^2 y 0.53 kg/m^2 respectivamente). Similarmente la PPNA en totorales sin quema por cinco años alcanzó $2570 \text{ g/m}^2/\text{año}$ respecto a $1070 \text{ g/m}^2/\text{año}$ al quemarse por dos años seguidos, ello significa mayor eficiencia fotosintética por área cuando los totorales no son sometidos al fuego. Tallos secos en pie fueron menos abundantes en totorales con quemas recientes en diciembre (1.17 %), respecto a totorales sin quema frecuente (25.52 %), en marzo tiende a equipararse en todos los tratamientos ($\sim 10 \%$).
- Se observó mayor densidad de tallo en totorales sin quema con permanente lecho (Foroba) con $626.63 \text{ tallos/m}^2$, sin quema por cinco años llegaron a $502.88 \text{ tallos/m}^2$ y con quema por dos años $297.67 \text{ tallos/m}^2$. La biomasa y densidad tuvieron alta correlación y estos a su vez con la profundidad del lecho. Totorales sin quema frecuente promediaron tallos más altos (148.86 cm) comparados con los quemados por dos años consecutivos (106.41 cm); pero mayor longitud cuando desarrollan en lechos de agua permanente (176.46 cm). En estas últimas condiciones también alcanzaron tallos más gruesos (0.97 cm en promedio). Quemadas frecuentes propiciaron menor producción de inflorescencias y anticiparon su floración y senescencia. Totorales quemados por dos años seguidos presentaron $111.81 \text{ inflorescencias/m}^2$ y en sin quema por cinco años $165.81 \text{ inflorescencias/m}^2$. La velocidad de crecimiento en tallos aéreos fue similar en totorales quemados y sin quema (0.89 cm/día y 0.96 cm/día respectivamente).
- Totorales con quema frecuente alcanzaron mayores concentraciones de biomasa en materia seca en sus tallos aéreos (26.73 %) respecto a totorales sin quema por cinco años (20.32 %), contrariamente las proteínas fueron significativamente superiores en totorales con menos frecuencia de quema (9.49 % en promedio frente a 7.18 %), al igual que contenido de cenizas (7.98 % en sin quema respecto al 6.16 % en totorales quemados dos años seguidos). La grasa y fibra cruda alcanzaron concentraciones superiores en totorales con quema frecuente y los carbohidratos tuvieron concentración similar.

RECOMENDACIONES

- Se ha observado que totorales con quema frecuente tienen mayor susceptibilidad a factores adversos naturales, por lo que se recomienda emprender estudios sobre los efectos de temperaturas extremas (heladas) y la incidencia a plagas y enfermedades, aspectos que también podrían contribuir al manejo del totoral.
- Estudiar la biología floral, producción de semilla botánica, la viabilidad y potencial germinativo de totorales con y sin quema, considerando que la reproducción sexual es fundamental desde el punto de vista ecológico, adaptativo y evolutivo.
- Empezar estudios de carácter taxonómico molecular para la detección de variedades y/o ecotipos de totora que pudieran estar adquiriendo capacidades de resistencia o tolerancia a las quemaduras frecuentes y otros factores adversos
- Empezar estudios sobre la participación de los totorales en los ciclos biogeoquímicos respecto a las probables alteraciones que podría ocasionar el fuego.
- Evaluar el efecto del corte de totora versus tratamientos sin corte, como alternativa de manejo sostenible del totoral.
- Planificar estudios sobre el efecto del cambio climático en la biomasa, distribución y calidad nutritiva de los totorales y sus efectos sinérgicos con las quemaduras.
- Evitar en lo posible quemaduras de totorales, aplicando medidas coercitivas para el uso de fuego frecuente en las mismas áreas; en casos necesarios, debe haber mínimamente un lapso de tres años entre quema y quema en la misma área.
- Las quemaduras prescritas deben realizarse finalizando el período de senescencia (agosto) y antes del inicio de lluvias, bajo estas condiciones hay mayor probabilidad de evitar daños a los rizomas y consecuentemente afectar la densidad posterior en culmos.
- La presencia de agua en el lecho lacustre es fundamental para el desarrollo de los totorales e indispensable en la recuperación de totorales quemados, por lo que se recomienda evitar acciones que conlleven a trasvases artificiales de las aguas.
- Realizar monitoreos permanentes (utilizando tecnología SIG) de las áreas quemadas anualmente, esto permitiría conocer los niveles de reducción o mantenimiento de las áreas de totorales en el Titicaca y proponer estrategias de conservación y manejo.
- Plantear un modelo teórico (estocástico y/o determinístico) para determinar biomasa de totorales a partir de mediciones más sencillas como densidad o diámetro de tallos.

BIBLIOGRAFÍA

- Afif-Khouri, E. & Oliveira-Prendes, J. (2006). Efectos del fuego prescrito sobre matorral en las propiedades del suelo. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales*, 15(3), 262-270.
- Aguilar, N. (2010). Ficha Técnica del cultivo de Caña de Azúcar. En *Sivicaña*. http://www.sipove.gob.mx/Doc_SIPOVE/SVegetal/Publica/cana/Fichas/FT_Cana_de_Azucar.pdf
- Aguirre, L. & Argote, G. (2003). Efecto de la quema prescrita focal sobre la producción primaria, composición química y condición ecológica de un pastizal de *Festuca dolichophylla* y *Calamagrostis antoniana* en la sierra central. *Anales Científicos UNALM*, 55, 210-217.
- AIDER - RNT. (2015). *Plan de manejo de totora y llacho de la Reserva Nacional del Titicaca*. Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas - SERNANP, Reserva Nacional del Titicaca.
- Aldave, T. & Aponte, H. (2019). Estudio comparativo del porcentaje de carbono entre especies de flora vascular de los Pantanos de Villa (Lima-Perú). *Arnaldoa* 26(2): 751-760. <http://doi.org/10.22497/arnaldoa.262.26216>
- Álvarez, S. (2005). La descomposición de materia orgánica en humedales: la importancia del componente microbiano. *Ecosistemas*, 14(2), 17-29.
- Anderson, R. C. & Menges, E. S. (1997). Effects of fire on sandhill herbs: Nutrients, mycorrhizae, and biomass allocation. *American Journal of Botany*, 84(8), 938-948. <https://doi.org/10.2307/2446284>
- AOAC. (2005). *Official Methods of Analysis of AOAC International* (W. Horwitz & G. Latimer (eds.); 18th. Ed.).
- Apaza, R., Castillo, Y., & Cruz, D. (2006). *Evaluación productiva de biomasa de los llachus (*Myriophyllum elatinoides*, *Potamogeton strictus* y *Elodea potamogeton*) en la Reserva Nacional del Titicaca, Puno 2005*. Instituto Nacional de recursos Naturales - INRENA, Reserva Nacional del Titicaca.
- Aponte, H., Ramírez, D. W., & Vargas, R. (2017). First Stages of the Post-Fire Natural Regeneration of Vegetation in the Ventanilla Wetlands (Lima-Peru). *Ecología Aplicada*, 16(1), 23-30. <https://doi.org/10.21704/rea.v16i1.900>
- Arivilca, M. R. (2003). *Soportabilidad del recurso totora (*Schoenoplectus tatora*) para*

- la alimentación animal y los efectos de su corte en la Reserva Nacional del Titicaca.*
Informe Técnico, Instituto Nacional de Recursos Naturales, RNT.
- Audesirk, T., Audesirk, G., & Byers, B. (2004). *Biología, ciencia y naturaleza*. Pearson Educación.
- Augustine, D. J., Derner, J. D., & Milchunas, D. G. (2010). Prescribed fire, grazing, and herbaceous plant production in shortgrass steppe. *Rangeland Ecology and Management*, 63(3), 317-323. <https://doi.org/10.2111/REM-D-09-00044.1>
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (Segunda Ed). McGraw-Hill/Interamericana. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Barbier, E. B. (2011). Wetlands as natural assets. *Hydrological Sciences Journal*, 56(8), 1360-1373. <https://doi.org/10.1080/02626667.2011.629787>
- Bates, J. D., Rhodes, E. C., Davies, K. W., & Sharp, R. (2009). Postfire succession in big sagebrush steppe with livestock grazing. *Rangeland Ecology and Management*, 62(1), 98-110. <https://doi.org/10.2111/08-096>
- Battle, J., & Golladay, S. W. (2003). Prescribed fire's impact on water quality of depressional wetlands in southwestern Georgia. *American Midland Naturalist*, 150(1), 15-25. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2003\)150\[0015:PFIOWQ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2003)150[0015:PFIOWQ]2.0.CO;2)
- Bedoya, B. (2014). *Evaluación de la actividad fitorremediadora del Schoenoplectus californicus "junco" en agua contaminada con arsénico. Tacna, 2013*. [Tesis Título Profesional, Universidad Nacional Jorge Basadre Grohman].
- Bennett, L. T., Judd, T. S., & Adams, M. A. (2003). Growth and nutrient content of perennial grasslands following burning in semi-arid, sub-tropical Australia. *Plant Ecology*, 164(2), 185-199. <https://doi.org/10.1023/A:1021253600712>
- Bernardis, A. C., Fernandez, J. A., Céspedes Flores, F., Goldfarb, M. C., & Casco, J. F. (2008). Efecto de la quema prescrita de un pastizal sobre el balance de CO₂. *Agrotecnia*, 18(18), 11. <https://doi.org/10.30972/agr.018401>
- Bernardis, A. C., Fernandez, J. A., Goldfarb, M. C., & Casco, J. (2005). Efecto de la frecuencia de quema prescrita sobre la biomasa aérea de un pastizal. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas*, A-031.
- Bhaduri, S., Chanda, S., & Majumdar, P. (1998). Chemical characterization of the stem of *Cyperus tegetum* - A semi-aquatic plant of economic importance. *Bioresource Technology*, 63, 279-281.
- Bian, J., Li, A., & Deng, W. (2010). Estimation and analysis of net primary productivity

- of Ruoergai wetland in China for the recent 10 years based on remote sensing. *Procedia Environmental Sciences*, 2(5), 288-301. <https://doi.org/10.1016/j.proenv.2010.10.035>
- Bidwell, R. G. (1993). *Fisiología vegetal*. A.G.T. Editor S.A.
- Bilbao, B., Leal, A., Méndez, C., & Delgado-Cartay, M. D. (2009). Tropical Fire Ecology, climate change, land use and ecosystems dynamics. En J. Mason (Ed.), *Tropical Fire Ecology* (pp. 451-480). Praxis Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8>
- Bixby, R. J., Cooper, S. D., Gresswell, R. E., Brown, L. E., Dahm, C. N., & Dwire, K. A. (2015). Fire effects on aquatic ecosystems: An assessment of the current state of the science. *Freshwater Science*, 34(4), 1340-1350. <https://doi.org/10.1086/684073>
- Blair, J., Nippert, J., & Briggs, J. (2014). Grassland ecology. En R. K. Monson (Ed.), *Ecology and the environment, The Plant Sciences* 8 (pp. 389-423). Springer Science Business Media. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7501-9_14
- Boerner, R. E. (1982). Fire and nutrient cycling in temperate ecosystems. *BioScience*, 32(3), 187-192.
- Boring, L., Hendricks, J., & Edwards, B. (1991). Loss, retention, and replacement of nitrogen associated with site preparation burning in Southern Pine-Hardwood forests. En USDA (Ed.), *Fire ecology* (Vol. 069, pp. 145-153). Southern Research Station. <https://doi.org/10.2737/SE-GTR-069>
- Brinson, M. M., Lugo, A. E., & Brown, S. (1981). Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 123-161. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.001011>
- Britton, R. H. (1973). Factors affecting the distribution and productivity of emergent vegetation at Loch Leven, Kinross. *Proc. R.S.E. (B)*, 74(13), 210-218.
- Browder, J., Cotrell, D., Brown, M., Newman, M., Edwards, R., Yuska, J., Browder, M., & James, K. (1982). *Biomass and primary production of microphytes and macrophytes in periphyton habitats of the Southern Everglades*.
- Campbell, C., Vitt, D. H., Halsey, L. A., Campbell, I. D., Thormann, M. N., & Bayley, S. E. (2000). *Net primary production and standing biomass in northern continental wetlands. Information Report NOR-X-369*.
- Carmuze, J.-P. (2001). El balance energético del Lago Titicaca. En C. Aguirre, C. Miranda, & Y. Verhasselt (Eds.), *Memorias del Simposio Internacional sobre el Sistema del Lago Titicaca* (pp. 19-30). Academia Nacional de Ciencias de Bolivia,

- Instituto para la Conservación e Investigación de la biodiversidad.
- Carranco, M. E., Castillo, R. M., Escamilla, A., Martínez, M., Pérez-Gil, F., & Stephan, E. (2002). Composición química, extracción de proteína foliar y perfil de aminoácidos de siete plantas acuáticas. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, 36(3).
- Carrillo, F., Acosta Mireles, M., Jiménez Cruz, C. D. R., González Molina, L., & Etchevers Barra, J. D. (2016). Ecuaciones alométricas para estimar la biomasa y el carbono de la parte aérea de *Pinus hartwegii* en el Parque Nacional Ixta-Popo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 7(3), 681-691. <https://doi.org/10.29312/remexca.v7i3.327>
- CCE - Comisión de las Comunidades Europeas. (1993). *Estudio del medio natural Sistema TDPS. Convenios ALA/86/03 y ALA/87/23 - Perú Bolivia*. [http://pelt.gob.pe/sirh/Plan_Director/estudio del medio natural.pdf](http://pelt.gob.pe/sirh/Plan_Director/estudio%20del%20medio%20natural.pdf)
- CCOF. (2020). *Organic certification, education and outreach*. <https://www.ccof.org/>
- Celaya, H., García, F., Rodríguez, J., & Castellanos, A. (2015). Cambios en el almacenamiento de nitrógeno y agua en el suelo de un matorral desértico transformado a sabana de buffel (*Pennisetum ciliare* (L.)). *Terra Latinoamericana*, 33, 79-93.
- CENAPRED - Coordinación Nacional de Protección Civil. (2015). *Nociones básicas de prevención de conato de fuego*.
- Chacón, G. (2014). *Evaluación de la plantación de totora (Schoenoplectus tatora) en la península de Challapata, municipio de Escoma de la provincia Camacho del lago Titicaca*. [Tesis Título Profesional, Universidad Mayor de San Andrés].
- Chaves-Barrantes, N. & Gutiérrez-Soto, M.V. (2017). Respuestas al estrés por calor en los cultivos: I. Aspectos moleculares, bioquímicos y fisiológicos. *Agronomía Mesoamericana*. 28(1), 237-253. doi:10.15517/am.v28i1.21903
- Chokkalingam, U., Suyanto, Permana, R. P., Kurniawan, I., Mannes, J., Darmawan, A., Khususyiah, N., & Susanto, R. H. (2007). Community fire use, resource change, and livelihood impacts: The downward spiral in the wetlands of southern Sumatra. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 12(1), 75-100. <https://doi.org/10.1007/s11027-006-9038-5>
- Chopra, A. (2009). What is life made of? *ANU Undergraduate Research Journal*, 1, 1-6. <https://doi.org/10.22459/aurj.01.2009.01>
- Collot, D. (1980). *Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopo, lacs des vallés d'Hichu Kota et d'Ovejuyo)*. Informe Técnico, ORMSTON.

- Collot, D., Koriyama, F., & Garcia, E. (1983). Répartitions, biomasses et productions des macrophytes du lac Titicaca. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, 16(3), 241-261. http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/cahiers/hydrob-trop/15484.pdf
- Constantini, M., Sabetta, L., Mancinelli, G., & Rossi, L. (2004). Spatial variability of the decomposition of *Schoenoplectus tatora* in a polluted area of Lake Titicaca. *Journal of Tropical Ecology*, 20, 325-335. <https://doi.org/10.1017/S0266467403001214>
- Correa-Araneda, F., Urrutia, J., & Figueroa, R. (2011). Knowledge status and principal threats to freshwater forested wetlands of Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(3), 325-340. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2011000300002>
- Cronquist, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press.
- Dai, T., & Wiegert, R. G. (1996). Ramet population dynamics and net aerial primary productivity of *Spartina Alterniflora*. *Ecology*, 77(1), 276-288. <https://doi.org/10.2307/2265677>
- Dajoz, R. (2002). *Tratado de ecología* (2º Edición). Ediciones Mundi Prensa.
- Daubenmire, R. (1986). *Manual de botánica y ecología*. Ediciones Ciencia y Técnica S.A.
- de Groot, R., Brander, L., van der Ploeg, S., Costanza, R., Bernard, F., Braat, L., Christie, M., Crossman, N., Ghermandi, A., Hein, L., Hussain, S., Kumar, P., McVittie, A., Portela, R., Rodriguez, L. C., ten Brink, P., & van Beukering, P. (2012). Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services*, 1(1), 50-61. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.07.005>
- de Lange, P. J., Gardner, R. O., Champion, P. D., & Tanner, C. C. (1998). *Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 36(3), 319-327. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1998.9512573>
- de Oliveira, P. C., da Silva, F. H. B., & Cunha, C. N. da. (2019). Effect of fire on the soil seed bank of neotropical grasslands in the pantanal wetland. *Oecologia Australis*, 23(4), 904-916. <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2304.14>
- Delgadillo, O., Camacho, A., & Andrade, M. (2010). *Depuración de aguas residuales por medio de humedales artificiales*. Centro Andino para la Gestión y Uso del Agua (Centro AGUA).
- Delgado, L. A., Acevedo, M. F., Castellanos, H., Ramírez, H., & Serrano, J. (2005). Relaciones alométricas y patrones de crecimiento para especies de árboles de la

- Reserva Forestal Imataca, Venezuela. *Interciencia*, 30(5), 275-283.
- Dentoni, M. del C., & Muñoz, M. (2013). *Glosario de términos relacionados con el fuego. Informe Técnico N° 8*. Plan Nacional de Manejo del Fuego, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable.
- Dickerman, J. A., Stewart, A. J., & Wetzel, R. G. (1986). Estimates of net annual aboveground production: sensitivity to sampling frequency. *Ecology*, 67(3), 650-659. <https://doi.org/10.2307/1937689>
- Dickinson, M. B., & Ryan, K. C. (2010). Introduction: Strengthening the foundation of wildland fire effects prediction for research and management. *Fire Ecology*, 6(1), 1-12. <https://doi.org/10.4996/fireecology.0601001>
- Dou, W., Wang, H., Yang, X., Xing, W., & Liu, G. (2010). Effects of water depth and substrate type on growth dynamics and biomass allocation of *Oryza rufipogon*. *Acta Ecologica Sinica*, 30(1), 16-21. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2009.12.003>
- Elizondo-Salazar, J. (2018). Consumo de materia seca proveniente de diferentes especies forrajeras en cabras en Costa Rica. *Nutrición Animal Tropical*, 12(2), 41-54. <https://doi.org/10.15517/nat.v12i2.35386>
- Escutia-Lara, Y., Lara-Cabrera, S., & Lindig-Cisneros, R. A. (2009). Efecto del fuego y dinámica de las hidrófitas emergentes en el humedal de la Mintzita, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80(3), 771-778. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2009.003.172>
- FAO. (1996). *Principios de manejo de praderas naturales* (D. Huss (ed.)). FAO, Oficina Regional para América Latina y el Caribe.
- FDA - Food and Drugs Administration. (2020). *Vitaminas y minerales. Etiqueta de información nutricional interactiva*. www.fda.gov/nutritioneducation
- Flores, C., Bounds, D. L., & Ruby, D. E. (2011). Does prescribed fire benefit wetland vegetation? *Wetlands*, 31(1), 35-44. <https://doi.org/10.1007/s13157-010-0131-x>
- Flores, E., Luna Luna, M., Haubi Segura, C., Díaz Romo, A., & Luna Ruiz, J. D. J. (2016). Efecto del fuego en producción y calidad de zacate rosado en Aguascalientes. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 7(6), 1271-1281. <https://doi.org/10.29312/remexca.v7i6.176>
- Fontúrbel, F. (2005). Indicadores fisicoquímicos y biológicos del proceso de eutrofización del lago Titikaka (Bolivia). *Ecología Aplicada*, 4(1-2), 135-141.
- Franco Vidal, L., Delgado, J., & Andrade, G. I. (2013). Factores de la vulnerabilidad de los humedales altoandinos de Colombia al cambio climático global. *Cuadernos de*

- Geografía: Revista Colombiana de Geografía*, 22(2), 69-85.
<https://doi.org/10.15446/rcdg.v22n2.37018>
- Frost, P. G., & Robertson, F. (1987). The ecological effects of fire in savannas. En B. Walker (Ed.), *Determinants of tropical savannas* (The Intern, Número IUBS Monograph Series N° 3, pp. 93-140).
- Galiano, L. (1987). *Productividad primaria de la totora (Scirpus totora, Kunth.) sector Puno*. [Tesis Título Profesional, Universidad Nacional del Altiplano Puno].
- Gallegos, A., González, G. A., Cabrera, G. R., Marcelli, C., & Hernández, E. (2014). Efecto de la recurrencia de incendios forestales en la diversidad arbórea. *Revista Ciencia Forestal en México*, 5(24), 110-125.
- Gammons, C. H., Slotton, D. G., Gerbrandt, B., Weight, W., Young, C. A., McNearny, R. L., Cámac, E., Calderón, R., & Tapia, H. (2006). Mercury concentrations of fish, river water, and sediment in the Río Ramis-Lake Titicaca watershed, Peru. *Science of the Total Environment*, 368(2-3), 637-648.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2005.09.076>
- González-Moscoso, M., Rivera-Cruz, M. C., Delgadillo-Martínez, J., & Lagunes-Espinoza, L. C. (2017). Análisis de crecimiento y producción vegetal de *Leersia hexandra* Swartz en el trópico húmedo mexicano en función de petróleo y surfactante. *Polibotánica*, 43, 1-19. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.43.8>
- González, U. P. (2017). *Impacto de los incendios forestales en suelo, agua, vegetación y fauna*. Biblioteca del Congreso Nacional de Chile.
- Goyzueta, G. (1989). *Zonificación y estimación de biomasa de totorales en el Sector Puno de la Reserva Nacional del Titicaca*. INADE – Instituto Nacional de Desarrollo, PELT – Proyecto Especial Lago Titicaca.
- Goyzueta, G., Alfaro, R., & Aparicio, M. (2009). *Totorales del lago Titicaca*. Universidad Nacional del Altiplano y Gobierno Municipal de Puno. Meru Editorial.
- Grace, B. (1985). *Clima del altiplano, departamento de Puno, Perú*. INIPA - CIPA/Convenio Perú - Canadá.
- Guevara Gil, A. (2007). *Espejismos Desarrollistas y Autonomía Comunal: El Impacto de los Proyectos de Desarrollo en el Lago Titicaca (1930-2006)*. Cuarto Cuaderno de Trabajo. Pontificia Universidad Católica del Perú Departamento Académico de Derecho. <https://doi.org/10.2202/1934-2640.1271>
- Gutierrez, E. (2014). *Captura y almacenamiento de carbono como servicio ambiental de los totorales en la Reserva Nacional del Titicaca - Sector Puno*. [Tesis de Maestría,

- Universidad Nacional del Altiplano Puno].
- Gutierrez, E., & Arivilca, M. (2009). *Monitoreo de objetos de conservación*. Reserva Nacional del Titicaca -Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Hammill, K., & Tasker, L. (2010). *Vegetation, fire and climate change in the greater Blue Mountains world heritage area* (Department). Department of Environment, Climate Change and Water. Focus Press. <https://doi.org/363.69099445> HAM
- Harris, J., Beatrice, M., & Eric, C. (2017). Nutrient composition of cats whiskers (*Cleome gynandra* L.) from different agro ecological zones in Malawi. *African Journal of Food Science*, *11*(1), 24-29. <https://doi.org/10.5897/ajfs2016.1478>
- Hatten, J., Zabowski, D., Ogden, A., Theis, W., & Choi, B. (2012). Role of season and interval of prescribed burning on ponderosa pine growth in relation to soil inorganic N and P and moisture. *Forest Ecology and Management*, *269*, 106-115. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.036>
- Heinl, M., Sliva, J., & Tacheba, B. (2004). Vegetation changes after single fire-events in the Okavango Delta wetland, Botswana. *South African Journal of Botany*, *70*(5), 695-704. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30168-X](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30168-X)
- Herbas, C. (1978). *Evaluación preliminar de la producción de totora (Scyrcpus totora Kunth) del lago Titicaca Sector Peruano*. [Tesis Ingeniero Agrónomo, Universidad Nacional del Altiplano Puno].
- Hernández-Valencia, I., & López-Hernández, D. (2002). Pérdida de nutrimentos por la quema de la vegetación en una sabana de *Trachypogon*. *Revista de Biología Tropical*, *50*(3-4), 1013-1019.
- Hidayat, T., & Nurjanah, N. (2016). Chemical compositions, extraction and phytochemical *Cyperus sp* plant. *Frontiers in Biomedical Sciences*, *1*(1), 7-12.
- Hirota, M., Kawada, K., Hu, Q., Kato, T., Tang, Y., Mo, W., Cao, G., & Mariko, S. (2007). Net primary productivity and spatial distribution of vegetation in an alpine wetland, Qinghai-Tibetan Plateau. *Limnology*, *8*(2), 161-170. <https://doi.org/10.1007/s10201-007-0205-5>
- Hoffmann, W. A. (1998). Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: The relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology*, *35*, 422-433. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00321.x>
- Huang, Y., Wang, K., Deng, B., Sun, X., & Zeng, D. H. (2018). Effects of fire and grazing on above-ground biomass and species diversity in recovering grasslands in northeast China. *Journal of Vegetation Science*, *29*(4), 629-639.

- <https://doi.org/10.1111/jvs.12641>
- Huerta-Martínez, F., & Ibarra-Montoya, J. L. (2014). Incendios en el bosque la primavera (Jalisco, México): un acercamiento a sus posibles causas y consecuencias. *CienciaUAT*, 9(1), 23-32. <https://doi.org/10.29059/cienciauat.v9i1.304>
- Hunt, R., Causton, D. R., Shipley, B., & Askew, A. P. (2002). A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany*, 90(4), 485-488. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf214>
- Hussien, A., Tavakol, E., Horner, D. S., Muñoz-Amatriaín, M., Muehlbauer, G. J., & Rossini, L. (2014). Genetics of Tillering in Rice and Barley. *The Plant Genome*, 7(1), 1-20. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2013.10.0032>
- IMARPE - Instituto del Mar del Perú. (2018). Boletín diario de la temperatura superficial del agua en el lago Titicaca. http://www.imarpe.pe/imarpe/index.php?id_sección=017
- INRENA - RNT. (2002). *Plan Maestro de la Reserva Nacional del Titicaca, 2003-2007*. Instituto Nacional de Recursos Naturales, Ministerio de Agricultura.
- IPNI -International Plant Name Index. (2020). *Schoenoplectus californicus*. <https://www.ipni.org/>
- Jandt, R., & Morkill, A. (1994). *Waterfowl Production and Effects of Fire on Wetlands in the Pah River Flats. Report 50*.
- Johnson, S. R., & Knapp, A. K. (1993). The effect of fire on gas exchange and aboveground biomass production in annually vs biennially burned *Spartina pectinata* wetlands. *Wetlands*, 13(4), 299-303. <https://doi.org/10.1007/BF03161296>
- Jones, R.; Chambers, J.; Johnson, D.; Blank, R.R. & Board, D.I. (2015). Effect of repeated burning on plant and soil carbon and nitrogen in cheatgrass (*Bromus tectorum*) dominated ecosystems. *Plant Soil* 386, 47-64. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2242-2>
- Kafle, S. K. (2006). Effects of forest fire protection on plant diversity in a tropical deciduous dipterocarp - oak forest, Thailand. *International Forest Fire News*, 34, 64-71.
- Kahn, F., Leon, B., & Young, K. R. (1993). *Las plantas vasculares en las aguas continentales del Perú*. IFEA - Instituto Frances de Estudios Andinos.
- Keeling, E. G., Sala, A., & DeLuca, T. H. (2006). Effects of fire exclusion on forest structure and composition in unlogged ponderosa pine/Douglas-fir forests. *Forest Ecology and Management*, 237(1-3), 418-428.

- <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.064>
- Kibby, H. V., Gallagher, J. L., & Sanville, W. D. (1980). *Field guide to evaluate net primary production of wetlands. EPA-600/8-80-0.37.*
- Klop, E., Haes, H. A. U. De, Iongh, H. H. De, Brunsting, A. M. H., & Prins, H. H. T. (2009). Chapter 3 Fires and forage quality : the effects of burning regime on savanna regrowth quality. En H. Prins, (Ed.), *Fire savannas* (pp. 29-44).
- Kresovich, S., Wagner, C. K., Scantland, D. A., Groet, S. S., & Lawhon, W. T. (1982). *The utilization of emergent aquatic plants for biomass energy systems development. SER/TR-98281-03 UC Category 61a.*
- Kunst, C. (2011). Ecología y uso del fuego en la Región Chaqueña Argentina: una revisión. *Boletín del CIDEU, 10*, 81-105.
- Kwiatkowska-Falińska, A., Jankowska-Błaszczuk, M., & Jaroszewicz, B. (2014). Post-fire changes of soil seed banks in the early successional stage of pine forest. *Polish Journal of Ecology, 62*, 455-466. <https://doi.org/10.3161/104.062.0307>
- Ladrach, W. (2009). *El efecto del fuego en los ecosistemas agrícolas y forestales. Informe Especial.* http://www.istf-bethesda.org/specialreports/fuego_fire/ecologia_del_fuego-esp.pdf
- Ladwig, L. M., Collins, S. L., Ford, P. L., & White, L. B. (2014). Chihuahuan Desert Grassland Responds Similarly to Fall, Spring, and Summer Fires During Prolonged Drought. *Rangeland Ecology & Management, 67*(6), 621-628. <https://doi.org/10.2111/rem-d-13-00133.1>
- Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. (2008). Plant physiological ecology. En *Plant Physiological Ecology* (Second Ed.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-29639-1>
- Landeen, M. L., Allphin, L., Kitchen, S. G., & Petersen, S. L. (2017). Seed Production Estimation for Mountain Big Sagebrush (*Artemisia tridentata* ssp. *vaseyana*). *Rangeland Ecology and Management, 70*(5), 633-637. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2017.05.002>
- Lee, S. (1990). Net aerial primary productivity, litter production and decomposition of the reef *Phragmites communis* in a nature reserve in Hong Kong: management implications. *Marine Ecology Progress Series, 66*, 161-173. <https://doi.org/10.3354/meps066161>
- Levieil, D., & Goyzueta, G. (1984). *Evaluación de la extracción de totora (Scirpus o Schoenoplectus) para fines de subsistencia en la Reserva Nacional del Titicaca,*

- Sector Puno*. Ministerio de Agricultura, Centro Forestal y de Fauna (CENFOR X – Puno).
- Lindeburg, S. (1990). *Effects of prescribed fire on site productivity: A literature review. Report N° 66*.
- López, F., Meléndez, J., & De Castro, A. (1999). Los incendios forestales . Aspectos medioambientales y tecnológicos I. *Revista Mensual de Gestión Ambiental*, 12, 27-36.
- Lopez Portillo, J., Vásquez, V., Gómez, L., & Priego, A. (2010). Humedales. En E. Florescano & J. E. Ortiz (Eds.), *Atlas del patrimonio natural, histórico y cultural de Veracruz. Tomo 1* (pp. 227-248).
- Loza-Del Carpio, A., Gamarra, C., & Condori, N. (2016). Caracterización morfobatimétrica y estimación de sedimentos de la bahía interior de Puno, lago Titicaca, mediante tecnología SIG. *Revista de Investigaciones Altoandinas*, 18(2), 237-248. <https://doi.org/10.18271/ria.2016.205>
- Loza - Del Carpio, A. (2010). *Diagnóstico y línea de base de la Reserva Nacional del Titicaca (Consultoría PRFNP-C-CON-039-2009-PAN)*. Ministerio del Ambiente, Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas - SERNANP.
- Lozan, J. L., Meyer, S., & Karbe, L. (2007). Water as the basis of life. En J. Lozan, H. Grassl, P. Hupfer, L. Menzel, & C. D. Schonwiese (Eds.), *Global change: Enough water for all?* (pp. 19-25). Wissenschaftliche Auswertungen.
- Lugo, A. E. (1995). Fire and Wetland Management. En S. Cerulean & T. Engstrom (Eds.), *Fire in wetlands: a management perspective* (Proceeding, pp. 1-9).
- Main, M. B., & Tanner, G. W. (2009). *Efectos del fuego en la vida silvestre de Florida y su hábitat. WEC137S*. <http://edis.ifas.ufl.edu/uw294>
- Maldonado, I. (2012). *fijación de carbono en biomasa de macrófitos en la bahía interior de Puno, lago Titicaca, 2011*. [Tesis Licenciado, Universidad Nacional del Altiplano Puno].
- Mallik, A. U., & Wein, R. W. (1986). Response of a Typha marsh community to draining, flooding, and seasonal burning. *Canadian Journal of Botany*, 64(9), 2136-2143. <https://doi.org/10.1139/b86-282>
- Maqbool, C., & Khan, A. B. (2013). Biomass and carbon content of emergent macrophytes in Lake Manasbal , Kashmir: Implications for carbon and sequestration. *International Journal of Scientific and Research Publication*, 3(2), 1-7.

- Martínez Cardozo, C., Cayón Salinas, G., & Ligarreto Moreno, G. (2016). Composición química y distribución de materia seca del fruto en genotipos de plátano y banano. Chemical composition and distribution of dry matter in genotypes of banana and plantain fruits em genótipos de banana cumprida e banana. *Ciencia y tecnología agropecuaria*, 17(2), 217-227.
- Martínez, E. (2001). *Manual de quemas controladas*. Ediciones Mundi Prensa.
- Martínez, R., Kolln, O. T., & de Castro Gava, G. J. (2017). Evaluación de la densidad de plantas, componentes fenológicos de producción y rendimiento de granos en diferentes materiales genéticos de maíz. *Idesia (Chile)*, 35(3), 23-30.
- Massa, E., Prado, D., & Feldman, S. (2017). Efecto del fuego o el corte sobre la producción y calidad forrajera de un pajonal dominado por *Panicum prionitis*. *Revista Argentina de Producción Animal*, 37(1), 9-20.
- Mbatha, K. R., & Ward, D. (2010). The effects of grazing, fire, nitrogen and water availability on nutritional quality of grass in semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Arid Environments*, 74(10), 1294-1301. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.06.004>
- Medeiros dos Santos, A., & De Assis Esteves, F. (2002). Primary production and mortality of *Eleocharis interstincta* in response to water level fluctuations. *Aquatic Botany*, 74(3), 189-199. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00082-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00082-7)
- MINAM. (s. f.). *Delitos Ambientales - Código Penal Título XIII. Modificado por Ley 29263 el 2 de octubre de 2008*. Ministerio del Ambiente.
- Mitsch, W. J., Anderson, C. J., Hernandez, M. E., Altor, A., & Zhang, L. (2005). Net primary productivity of macrophyte communities after ten growing seasons in experimental marshes. *Macrophyte Production*, 107-110.
- Molina, C., Lazzaro, X., Guédon, S., & Achá, D. (2017). Contaminación de la Bahía de Cohana, Lago Titicaca (Bolivia): Desafíos y oportunidades para promover su recuperación. *Ecología en Bolivia: revista del Instituto de Ecología*, 52(2), 65-76.
- Molina, L. (1997). Efecto de las quemas en la agricultura. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 5, 124-132.
- Molles, M. (2006). *Ecología, conceptos y aplicaciones* (Tercera edición). McGraw-Hill/Interamericanan de España.
- Montané de la Vega, R. (2012). *Ecología y conservacion ambiental*. Trillas.
- Montejo-Mayo, W., del-Val, E., Gomez-Romero, M., de la Barrera, E., & Lindig-Cisneros, R. (2015). Interactions between dominant hydrophytic species of the

- wetlands of western Mexico mediated by fire and nitrate concentration. *Polibotánica*, 0(40), 153-161. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.40.10>
- Moreau, S., Bosseno, R., Gu, X. F., & Baret, F. (2003). Assessing the biomass dynamics of Andean bofedal and totora high-protein wetland grasses from NOAA/AVHRR. *Remote Sensing of Environment*, 85(4), 516-529. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(03\)00053-1](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(03)00053-1)
- Moreau, S., & Le Toan, T. (2003). Biomass quantification of Andean wetland forages using ERS satellite SAR data for optimizing livestock management. *Remote Sensing of Environment*, 84(4), 477-492. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00111-6](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00111-6)
- Morillas-Ruiz, J. M., & Delgado-Alarcón, J. M. (2012). Análisis nutricional de alimentos vegetales con diferentes orígenes: Evaluación de capacidad antioxidante y compuestos fenólicos totales. *Nutricion Clinica y Dietetica Hospitalaria*, 32(2), 8-20.
- Muthuri, F. M., Jones, M. B., & Imbamba, S. K. (1989). Primary productivity of papyrus (*Cyperus papyrus*) in a tropical swamp; Lake Naivasha, Kenya. *Biomass*, 18(1), 1-14. [https://doi.org/10.1016/0144-4565\(89\)90077-2](https://doi.org/10.1016/0144-4565(89)90077-2)
- Muthuri, F. M., & Kinyamario, J. I. (1989). Nutritive value of papyrus (*Cyperus papyrus*, Cyperaceae), a tropical emergent macrophyte. *Economic Botany*, 43(1), 23-30. <https://doi.org/10.1007/BF02859321>
- Neary, D., Ryan, K., & DeBano, L. (2005). *Wildland fire in ecosystems: effects of fire on soils and water. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-42-vol.4.*
- Neiff, J. J. (2001). Humedales de la Argentina: sinopsis, problemas y perspectivas futuras. En CONICET (Ed.), *El agua en Iberoamérica. Funciones de los humedales, calidad de vida y agua segura.*
- Neill, R. (2007). California bulrush, *Schoenoplectus californicus*. En *Plant Fact Sheet*.
- Nennich, T., & Chase, L. (2007). *Dry Matter Determination* (Feed Management).
- Neubauer, M. E., Plaza de los Reyes, C., Pozo, G., Villamar, C. A., & Vidal, G. (2012). Growth and nutrient uptake by *Schoenoplectus californicus* (C.A. Méyer) Sójak in a constructed wetland fed with swine slurry. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 12(3), 421-430. <https://doi.org/10.4067/s0718-95162012005000004>
- Northcote, T., Morales, P., Levy, D., & Greaven, M. (Eds.). (1991). *Contaminacion en el lago Titicaca, Perú: capacitación, investigación y manejo.* Westwater Research Centre, University of British Columbia.
- Odum, E., & Barrett, G. (2006). *Fundamentos de ecología* (Quinta Edic). Thmpson

Editores.

- Okello, J., Okullo, J. B., Eilu, G., Nyeko, P., & Obua, J. (2018). Proximate composition of wild and on-farm *Tamarindus indica* LINN fruits in the agro-ecological zones of Uganda. *J Nutr Health Food Eng.*, 8(4), 310-317. <https://doi.org/10.1155/2018/8469156>
- Oliva, M., Rojas, D., Morales, A., Oliva, C., & A. Oliva, M. (2015). Nutritional content, digestibility and performance of native grasses biomass that dominate livestock Molinopampa, Pomacochas and Leymebamba basins, Amazonas, Peru. *Scientia agropecuaria*, 6(3), 211-215. <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2015.03.07>
- Oliveras, I., Meirelles, S. T., Hirakuri, V. L., Freitas, C. R., Miranda, H. S., & Pivello, V. R. (2013). Effects of fire regimes on herbaceous biomass and nutrient dynamics in the Brazilian savanna. *International Journal of Wildland Fire*, 22(3), 368-380. <https://doi.org/10.1071/WF10136>
- Overbeck, G. (2005). *Effect of fire on vegetation dynamics and plant types in subtropical grassland in southern Brazil*. [Tesis Doctorado, Technische Universität München].
- Paredes, D. S. (2010). *Determinación de amenazas en humedales urbanos: Estudio de tres humedales de Valdivia, Chile*. [Tesis Título Profesional, Universidad Austral de Chile].
- Parsons, D. J., & Stohlgren, T. J. (1989). Effects of varying fire regimes on annual grasslands in the southern Sierra Nevada of California. *Madrono*, 36, 154-168.
- Pedraza, R., González, C., León, M., Estévez, J. A., & Martínez, S. J. (2008). Indicadores fenológicos y valor nutritivo in vitro del marabú *Dichrostachys cinerea*, durante la época seca. *Zootecnia Tropical*, 26(3), 219-222.
- PELT - ADESU. (2003). *Plantación de totora en comunidades. Proyecto 21.04*. http://www.alt-perubolivia.org/Web_Bio/PROYECTO/Docum_bolivia/21.04.pdf
- PELT - Proyecto Especial Binacional Lago Titicaca. (2000). *Evaluación de la totora en el Perú: Estudio 21.02*. http://www.alt-perubolivia.org/Web_Bio/PROYECTO/Docum_peru/21.02 P1.pdf
- Penha, J. M. F., Da Silva, C. J., & Bianchini-Júnior, I. (1999). Productivity of the aquatic macrophyte *Pontederia lanceolata* nutt. (Pontederiaceae) on floodplains of the Pantanal Mato-grossense, Brazil. *Wetlands Ecology and Management*, 7(3), 155-163. <https://doi.org/10.1023/A:1008463328612>
- Pinzon, Y., Diaz-Espinosa, A., & Díaz, J. (2012). *Schoenoplectus californicus*. En A. Díaz-Espinoza, J. Díaz, & O. Vargas (Eds.), *Catálogo de plantas invasoras de los*

- humedales de Bogotá* (pp. 73-77). Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia y Secretaría Distrital de Ambiente. Bogotá.
- Pivello, V. R., Oliveras, I., Miranda, H. S., Haridasan, M., Sato, M. N., & Meirelles, S. T. (2010). Effect of fires on soil nutrient availability in an open savanna in Central Brazil. *Plant and Soil*, 337, 111-123. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0508-x>
- Polley, H. W., Johnson, H., & Mayeux, H. (1994). Increasing CO₂: Comparative Responses of the C₄ Grass *Schizachyrium* and Grassland Invader *Prosopis*. *Ecology*, 75(4), 976-988.
- Poorter, H., & Navas, M. L. (2003). Plant growth and competition at elevated CO₂: On winners, losers and functional groups. *New Phytologist*, 157, 175-198. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00680.x>
- Pratolongo, P., & Kandus, P. (2005a). Dinámica de la biomasa aérea en pajonales de *Scirpus giganteus* y juncales de *Schoenoplectus californicus* en la zona frontal del bajo delta de río Paraná (Argentina). *Ecotrópicos*, 18(1), 30-37.
- Pratolongo, P., & Kandus, P. (2005b). Dinámica de la biomasa aérea en pajonales de *Scirpus giganteus* y juncales de *Schoenoplectus californicus* en la zona frontal del bajo delta del río Paraná (Argentina). *Ecotropicos*, 18(1), 30-37.
- Pratolongo, P., Kandus, P., & Brinson, M. M. (2008). Net aboveground primary production and biomass dynamics of *Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae) marshes growing under different hydrological conditions. *Darwiniana*, 46(2), 258-269. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2014.462.72>
- Quintero Núñez, M., & Moncada Aguilar, A. (2008). Contaminación y control de las quemadas agrícolas en Imperial, California, y Mexicali, Baja California. *Región Y Sociedad*, 20(43), 3-24. <https://doi.org/10.22198/rys.2008.43.a494>
- Quispe, J. (1997). *Análisis proximal en la vegetación de macrofitos acuáticos forrajeros del Lago Titicaca – Puno*. [Tesis Título Profesional, Universidad Nacional del Altiplano Puno].
- Ramírez, D., Aponte, H., Lertora, G., & Gil, F. (2018). Future perspectives. *Revista de Investigaciones Altoandinas*, 20(3), 347-360. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.18271/ria.2018.398> Journal
- Ramos, A., Prieto, J. M., Cárdenas, D. M., & Bernal, M. S. (2017). Implementación de un sistema de fitorremediación en zona aledaña a reserva forestal protectora El Malmo, Boyacá, Colombia. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 7(1), 93-103.

- Ramos, J. C., Treviño Garza, E. J., Buendía Rodríguez, E., Aguirre Calderón, O. A., & López Martínez, J. I. (2017). Productividad y estructura vertical de un bosque templado con incidencia de incendios forestales. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 8(43), 064-088. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v8i43.66>
- Raya Pérez, J. C., & Aguirre Mancilla, C. L. (2009). Composición Elemental De Algunas Especies De Plantas Silvestres Mexicanas Elemental Composition of Several Wild Mexican Plants. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente*, 15(2), 95-99.
- Reyes, J., & Sáez, C. (2003). La totora : Un recurso de uso múltiple de los Humedales altoandinos. En O. Rocha & C. Sáez (Eds.), *Uso pastoril en humedales altoandinos* (pp. 103-122). Talleres de capacitación para el manejo integrado de los humedales altoandinos de Argentina, Bolivia, Chile y Perú.
- Reyes, N., & Mendieta, B. (2000). *Determinacion del valor nutritivo de los alimentos*. Universidad Nacional Agraria, Facultad de Ciencia Animal. <http://repositorio.una.edu.ni/3125/>
- Roche, M., Bourges, J., Cortes, J., & Mattos, R. (1991). Climatología e hidrología de la cuenca del lago Titicaca. En C. Dejoux & A. Iltis (Eds.), *El lago Titicaca Síntesis del conocimiento limnológico actual* (pp. 70-83). ORSTOM - HISBOL.
- Rodríguez, M. I., Cossavella, A., Corral, M., Bazán, R., Oviedo, S., Rodríguez, A., Bustamante, M. A., Angelaccio, C. M. A., López, F., Busso, F., & Bonfanti, E. (2005). Efecto de los incendios en la calidad del agua en los embalses San Roque y los Molinos, Córdoba. *XX Congreso Nacional del Agua y III Simposio de Recursos Hídricos del Cono Sur*.
- Ronchail, J., Espinoza, J., Labat, D., Calledé, J., & Lavado, W. (2014). Evolucion del nivel del lago Titicaca durante el siglo XX. En M. Pouilly, X. Lazzaro, D. Point, & M. Aguirre (Eds.), *Linea base de conocimientos sobre los recursos hidrológicos en els sistema TDPS con enfoque en la cuenca del lago Tititcaca* (IRD-UICN, pp. 2-13).
- Rongoei, P. J. K., Can Dam, A., Outa, N. O., & Kipkemboi, J. (2016). Cyperus papyrus L. Growth Rate and Mortality in Relation to Water Quantity, Quality and Soil Characteristics in Nyando Floodplain Wetland, Kenya. *Open Journal of Ecology*, 06, 714-735. <https://doi.org/10.4236/oje.2016.612065>
- Roque, B., Echevarría, M., & Gómez, C. (2003). Determinación de la producción forrajera y valor nutricional de totora (*Scirpus totora*, Kunth) en vacunos. *Anales*

- Científicos UNALM*, 15, 218-227.
- Ruiz-Bernard, I. (2012). *Effects of a catastrophic forest fire on trophic parameters of an outstanding Florida water system*. [Tesis Master of Science, University of Florida].
- Saatchi, S., Harris, N., Brown, S. Lefsky, M., Mitchard, E.T., Salas, W., Zutta, B., Buermann, W., Lewis, S.L., Hagen, S., Petrova, S., White, L., Silman, M. y Morel, A. (2011). Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 9899–9904. <http://doi.org/10.1073/pnas.1019576108>
- Sabaj, V. (2011). *Extracción de “juncos” Schoenoplectus californicus en el Área Protegida Humedales del Santa Lucía (Uruguay): contexto ecológico, socioespacial y perspectivas de manejo sustentable*. [Tesis Magíster, Universidad de la República].
- Salvia, M., Ceballos, D., Grings, F., Karszenbaum, H., & Kandus, P. (2012). Post-fire effects in wetland environments: Landscape assessment of plant coverage and soil recovery in the paraná river delta marshes, Argentina. *Fire Ecology*, 8(2), 17-37. <https://doi.org/10.4996/fireecology.0802017>
- Santelices, R., & Litton, C. (1996). Efecto del fuego sobre el bosque, la disponibilidad de nutrientes y la materia orgánica en el suelo. *Ciencia e Investigación Forestal*, 10(2), 205-215.
- Scheintaub, M. R., Derner, J. D., Kelly, E. F., & Knapp, A. K. (2009). Response of the shortgrass steppe plant community to fire. *Journal of Arid Environments*, 73(12), 1136-1143. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.05.011>
- Schmalzer, P., Hinkle, C., & Mailander, J. (1991). Changes in community composition and biomass in *Juncus roemerianus* Scheele and *Spartina bakeri* Merr. marshes one year after a fire. *Wetlands*, 11(1), 67-86. <http://link.springer.com/article/10.1007/BF03160841>
- Sebastian, P. (2018). *Evaluación del valor nutricional de maíces especiales (Zea mays L.): selección para calidad agroalimentaria* [Tesis Doctorado, Universidad Nacional de Córdoba]. [https://rdu.unc.edu.ar/bitstream/handle/11086/6107/Mansilla%2C P. S. Evaluación del valor nutricional de maíces especiales...pdf?sequence=1&isAllowed=y](https://rdu.unc.edu.ar/bitstream/handle/11086/6107/Mansilla%2C%20P.%20S.%20Evaluaci%20n%20del%20valor%20nutricional%20de%20ma%20ices%20especiales...pdf?sequence=1&isAllowed=y)
- Secretaría de la Convención Ramsar. (2010). *Manejo de humedales* (N.º 18; Manuales Ramsar para el uso racional de los humedales).
- SENAMHI. (2020). *Tiempo/pronóstico meteorológico/SENAMHI - Puno*. <https://www.senamhi.gob.pe/main.php?dp=puno&p=pronostico-meteorologico>

- Serag, M. S. (2003). Ecology and biomass production of *Cyperus papyrus* L. on the Nile bank at Damietta, Egypt. *Journal of Mediterranean Ecology*, 4(3), 15-24.
- Sherson, L. R., Van Horn, D. J., Gomez-Velez, J. D., Crossey, L. J., & Dahm, C. N. (2015). Nutrient dynamics in an alpine headwater stream: Use of continuous water quality sensors to examine responses to wildfire and precipitation events. *Hydrological Processes*, 29(14), 3193-3207. <https://doi.org/10.1002/hyp.10426>
- Sigala, J., González Tagle, M. A., Prieto Ruíz, J., Basave Villalobos, E., & Jiménez Pérez, J. (2016). Relaciones alométricas para predecir biomasa en plantas de pinus pseudostrobus cultivadas en diferentes sistemas de producción en vivero. *Bosque*, 37(2), 369-378. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002016000200015>
- Singh, R. S. (1993). Effect of winter fire on primary productivity and nutrient concentration of a dry tropical savanna. *Vegetatio*, 106(1), 63-71. <https://doi.org/10.1007/BF00044858>
- Smith, L., & Kadlec, J. (1985). Fire and herbivory in a Great Salt Lake marsh. *Ecology*, 66(1), 259-265.
- Smith, R., & Smith, T. (2001). *Ecología* (Cuarta edi). Pearson Educación S.A.
- Snyman, H. A. (2005). The effect of fire on the soil seed bank of a semi-arid grassland in South Africa. *South African Journal of Botany*, 71(1), 53-60. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30149-6](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30149-6)
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). *Fisiología vegetal (Vol II)*. Imprimeix Book Print Digital S.A.
- Tamire, G., & Mengistou, S. (2014). Biomass and net aboveground primary productivity of macrophytes in relation to physico-chemical factors in the littoral zone of lake zaway, ethiopia. *Tropical Ecology*, 55(3), 313-326.
- Taylor, K. L., Grace, J. B., Guntenspergen, G. R., & Foote, A. L. (1994). The interactive effects of herbivory and fire on an oligohaline marsh, Little Lake, Louisiana, USA. *Wetlands*, 14(2), 82-87. <https://doi.org/10.1007/BF03160624>
- The Plant List. (2018). *A working list of all plant species*. <http://www.theplantlist.org/>
- TNC - The Nature Conservancy. (2004). *El Fuego, los Ecosistemas y la Gente*. [https://www.conservationgateway.org/ConservationPractices/FireLandscapes/LANDFIRE/Documents/El Fuego los Ecosistemas y la Gente.pdf](https://www.conservationgateway.org/ConservationPractices/FireLandscapes/LANDFIRE/Documents/El_Fuego_los_Ecosistemas_y_la_Gente.pdf)
- Torrejón, F., Cisternas, M., & Araneda, A. (2004). Efectos ambientales de la colonización Española desde el río Maullín al archipiélago de Chiloé, sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77(4), 661-677. <https://doi.org/10.4067/s0716->

078x2004000400009

- Ttimpo, E. (2012). *Estimación de la captura de dióxido de carbono (CO₂) en totorales de la Reserva Nacional del Titicaca - Puno*. [Tesis Magister Scientiae, Universidad Nacional Agraria La Molina].
- Twidwell, D., Rogers, W. E., McMahon, E. A., Thomas, B. R., Kreuter, U. P., & Blankenship, T. L. (2012). Prescribed Extreme Fire Effects on Richness and Invasion in Coastal Prairie. *Invasive Plant Science and Management*, 5(3), 330-340. <https://doi.org/10.1614/ipsm-d-12-00017.1>
- Tyler-Miller, G., & Spoolman, S. (2019). *Ciencia Ambiental* (Primera Ed). Cengage Learning Editores S.A. de C.V.
- Úbeda, X., & Sarricolea, P. (2016). Wildfires in Chile: A review. *Global and Planetary Change*, 146, 152-161. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.10.004>
- USDA. (2005). *Wildland fire in ecosystems: effects of fire on soils and water: Vol. Gen. Tech.* (D. Neary, K. Ryan, & L. F. DeBano (Eds.)).
- USDA - Plants Data Base. (2020). *Plants profile for Schoenoplectus californicus (California bulrush)*. <http://plants.sc.egov.usda.gov/core/profile?symbol=SCCA11>
- Van Soest, P. (1994). *Nutritional ecology of the ruminant* (Second ed.). Cornell University.
- Vidaller, C., Dutoit, T., Ramone, H., & Bischoff, A. (2019). Fire increases the reproduction of the dominant grass *Brachypodium retusum* and Mediterranean steppe diversity in a combined burning and grazing experiment. *Applied Vegetation Science*, 22(1), 127-137. <https://doi.org/10.1111/avsc.12418>
- Wang, X., Xu, J., & Xu, L. (2017). Effects of prescribed fire on germination and plant community of *Carex cinerascens* and *Artemisia selengensis* in Poyang Lake, China. *South African Journal of Botany*, 113, 111-118. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2017.07.014>
- Watanabe, M. D. B., & Ortega, E. (2011). Ecosystem services and biogeochemical cycles on a global scale: Valuation of water, carbon and nitrogen processes. *Environmental Science and Policy*, 14(6), 594-604. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2011.05.013>
- Weir, J. R., Elmore, R. D., Limb, R. F., Engle, D. M., Allred, B. W., Bidwell, T. G., & Fuhlendorf, S. (2011). *Burning in the growing season. E-1025*. <http://pods.dasnr.okstate.edu/docushare/dsweb/Get/Document-7629/E-1025>
Burning in the Growing Season.pdf
- White, J. R., Gardner, L. M., Sees, M., & Corstanje, R. (2008). The Short-Term Effects of Prescribed Burning on Biomass Removal and the Release of Nitrogen and



- Phosphorus in a Treatment Wetland. *Journal of Environmental Quality*, 37, 2386-2391. <https://doi.org/10.2134/jeq2008.0019>
- Wirmann, D. (1991). Morfología y batimetría. En C. Dejoux & A. Iltis (Eds.), *El lago Titicaca ,síntesis del conocimiento limnológico actual* (pp. 31-37). ORSTOM - HISBOL.
- Woodmansee, R. G. (1990). Biogeochemical Cycles and Ecological Hierarchies. *Changing Landscapes: An Ecological Perspective*, 57-71. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3304-6_5
- Ybert, J. (1991). Los paisajes lacustres antiguos segun el analisis palinologico. En C. Dejoux & A. Iltis (Eds.), *El lago Titicaca síntesis del conocimiento limnológico actual* (pp. 69-79). ORSTOM-HISBOL.
- Yepes, A., & Silveira, M. (2011). Plant responses to meteorological events related to climate change - review. *Colombia Forestal*, 14(0120-0739), 213-232. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=423939616005>
- Yu, J., Liu, J., Meixner, F. X., Wang, J., Gao, Y., Wang, Y., Qi, X., & Chen, X. (2010). Estimating net primary productivity and nutrient stock in plant in freshwater marsh, Northeastern China. *Clean - Soil, Air, Water*, 38(11), 1080-1086. <https://doi.org/10.1002/clen.201000294>
- Zhu, J., Hu, H., Tao, S., Chi, X., Li, P., Jiang, L., Ji, C., Zhu, J., Tang, Z., Pan, Y., Birdsey, R., He, X. y Fang, J. (2017). Carbon stocks and changes of dead organic matter in China's forests. *Nature Communications* 8: 151. <http://doi.org/10.1038/s41467-017-00207-1>



ANEXOS

Anexo 1. ANVA – DCA entre seis tratamientos de diferente frecuencia de quema de total, para pesos de tallos en materia verde por cada mes evaluado.

DICIEMBRE	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	64.493	5	12.899	8.635	0.001
Dentro de grupos	17.925	12	1.494		
Total	82.417	17			
ENERO					
Entre grupos	206.477	5	41.295	60.745	0.000
Dentro de grupos	17.675	26	0.680		
Total	224.153	31			
FEBRERO					
Entre grupos	308.394	5	61.679	97.022	0.000
Dentro de grupos	29.243	46	0.636		
Total	337.637	51			
MARZO					
Entre grupos	397.294	5	79.459	44.008	0.000
Dentro de grupos	75.833	42	1.806		
Total	473.127	47			
ABRIL					
Entre grupos	782.222	5	156.444	38.422	0.000
Dentro de grupos	228.015	56	4.072		
Total	1010.237	61			
MAYO					
Entre grupos	72.288	5	14.458	7.552	,000
Dentro de grupos	84.230	44	1.914		
Total	156.517	49			
JUNIO					
Entre grupos	55.040	5	11.008	9.875	0.000
Dentro de grupos	31.211	28	1.115		
Total	86.251	33			
JULIO					
Entre grupos	138.694	5	27.739	55.103	0.000
Dentro de grupos	18.122	36	0.503		
Total	156.817	41			
AGOSTO					
Entre grupos	32.299	5	6.460	9.998	0.000
Dentro de grupos	19.383	30	0.646		
Total	51.682	35			

Anexo 2. Análisis de regresión lineal y correlación Pearson para la biomasa en materia verde y profundidad del lecho lacustre según tratamientos de quema de totorales. Abajo los respectivos ANVAs que determinan su significancia entre estas variables.

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación
Quema 2 años	0.869 ^a	0.755	0.749	1.17201
Sin quema 5 años	0.847 ^a	0.718	0.711	3.19140
Quema reciente	0.649 ^a	0.421	0.414	1.88374
Sin quema interanual	0.612 ^a	0.374	0.367	1.64745
Con quema profundidad	0.610 ^a	0.372	0.360	1.21867
Sin quema a profundidad	0.655 ^a	0.429	0.418	1.80780

ANVAs de las regresiones:

Modelo	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.	
T1	Regresión	173.798	1	173.798	126.526	0.000 ^b
	Residuo	56.318	41	1.374		
	Total	230.117	42			
T2	Regresión	1060.902	1	1060.902	104.163	0.000 ^b
	Residuo	417.585	41	10.185		
	Total	1478.487	42			
T3	Regresión	226.966	1	226.966	63.962	0.000 ^b
	Residuo	312.266	88	3.548		
	Total	539.232	89			
T4	Regresión	142.745	1	142.745	52.594	0.000 ^b
	Residuo	238.840	88	2.714		
	Total	381.586	89			
T5	Regresión	45.767	1	45.767	30.816	0.000 ^b
	Residuo	77.228	52	1.485		
	Total	122.995	53			
T6	Regresión	127.882	1	127.882	39.130	0.000 ^b
	Residuo	169.943	52	3.268		
	Total	297.825	53			

Anexo 3. ANVA – DBCA para peso de tallos secos en totorales con diferentes condiciones de perturbación con fuego. Datos transformados a $\sqrt{x} + 0.5$

Origen	Tipo III de suma de cuadrados	GL	Cuadrático promedio	F	Sig.
Modelo corregido	84.125 ^a	13	6.471	51.767	0.000
Interceptación	673.921	1	673.921	5391.167	0.000
Condición	31.723	5	6.345	50.755	0.000
Meses	48.592	8	6.074	48.590	0.000
Error	45.002	360	0.125		
Total	956.059	374			
Total corregido	129.127	373			

a. R al cuadrado = 0.651 (R al cuadrado ajustada = 0.639)

Anexo 4. ANVA bajo la prueba de contrastes ortogonales para la biomasa en materia seca de tallos aéreos de totora en áreas de totorales con diferentes condiciones de quema. Datos transformados a $\sqrt{x} + 0.5$

		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.	
Entre grupos	(Combinado)	4.737	5	0.947	12.945	0.000	
	Término lineal	No ponderados	0.030	1	0.030	0.407	0.524
		Ponderados	0.031	1	0.031	0.418	0.518
		Desviación	4.706	4	1.177	16.076	0.000
	Término cuadrático	No ponderados	1.320	1	1.320	18.030	0.000
		Ponderados	0.983	1	0.983	13.432	0.000
		Desviación	3.723	3	1.241	16.958	0.000
Dentro de grupos		26.933	368	0.073			
Total		31.670	373				

Coeficientes de contraste						
Contraste	Condición de quema					
	Quema 2 años seguidos	Sin quema 5 años	Quema reciente	Sin quema interanual	Quema reciente profundidad	Sin quema 2 años profundidad
1	1	-1	1	-1	1	-1
2	1	1	1	1	-4	-4

Pruebas de contraste							
		Contraste	Valor de contraste		t	gl	Sig. (bilateral)
			Valor de contraste	Error estándar			
Biomasa MS transformada	Suponer varianzas iguales	1	-0.6062	0.08798	-6.890	368	0.000
		2	-4.2970 ^a	0.22000	-19.532	368	0.000
	No se asume varianzas iguales	1	-0.6062	0.09149	-6.626	138.473	0.000
		2	-4.2970 ^a	0.15120	-28.420	189.114	0.000

a. La suma de los coeficientes de contraste no es cero.

Anexo 5. ANVA – DCA para cada mes en la biomasa en materia seca en totorales con diferentes condiciones y frecuencias de quema. Datos transformados a $\sqrt{x} + 0.5$

Diciembre					
Fuente de variabilidad	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	0.470	5	0.094	90.537	0.001
Dentro de grupos	0.118	12	0.010		
Total	0.588	17			
Enero					
Entre grupos	1.515	5	0.303	500.251	0.000
Dentro de grupos	0.157	26	0.006		
Total	1.672	31			
Febrero					
Entre grupos	1.921	5	0.384	430.045	0.000
Dentro de grupos	0.411	46	0.009		
Total	2.332	51			
Marzo					
Entre grupos	1.674	5	0.335	260.329	0.000
Dentro de grupos	0.534	42	0.013		
Total	2.208	47			
Abril					
Entre grupos	2.492	5	0.498	20.022	0.000
Dentro de grupos	1.394	56	0.025		
Total	3.885	61			
Mayo					
Entre grupos	2.052	5	0.410	22.357	0.000
Dentro de grupos	0.808	44	0.018		
Total	2.860	49			
Junio					
Entre grupos	0.910	5	0.182	12.249	0.000
Dentro de grupos	0.416	28	0.015		
Total	1.326	33			
Julio					
Entre grupos	1.668	5	0.334	62.875	0.000

Dentro de grupos	0.191	36	0.005		
Total	1.859	41			
Agosto					
Entre grupos	0.672	5	0.134	16.226	0.000
Dentro de grupos	0.249	30	0.008		
Total	0.921	35			

Anexo 6. ANVA – DBCA para PPNA de totorales bajo diferentes condiciones y frecuencias de quema.

Origen	Tipo II de suma de cuadrados	gl	Cuadrático promedio	F	Sig.
Modelo	5305.801 ^a	9	589.533	11.840	0.000
Condición	677.920	5	135.584	2.723	0.041
Meses PPN	364.681	3	121.560	2.441	0.104
Error	746.888	15	49.793		
Total	6052.689	24			

a. R al cuadrado = 0.877 (R al cuadrado ajustada = 0.803)

PPN día				
	Condición	N	Subconjunto	
			1	2
HSD Tukey ^{a,b}	Quema 2 años seguidos	4	8.8275	
	sin quema interanual	4	8.8725	
	Sin quema 3 años	4	11.3150	
	Quema reciente profundidad	4	12.5325	
	Quema reciente	4	13.9425	
	Sin quema 5 años	4		24.4775
	Sig.			0.0061
Duncan ^{a,b}	Quema 2 años seguidos	4	8.8275	
	sin quema interanual	4	8.8725	
	Sin quema 3 años	4	11.3150	
	Quema reciente profundidad	4	12.5325	
	Quema reciente	4	13.9425	13.9425
	Sin quema 5 años	4		24.4775
	Sig.			0.368

b. Alfa = 0.05

Anexo 7. ANVA – DCA por mes para densidades de tallos según condiciones de quema, con sus respectivas pruebas de Levene para confirmar cumplimientos supuestos. En caso de no cumplir se transformaron datos a $\sqrt{x} + 0.5$

Diciembre					
Fuente variabilidad	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	579880,278	5	115976,056	85.486	0.000
Dentro de grupos	16280,000	12	1356,667		
Total	596160,278	17			
Enero					
Entre grupos	1087173,333	5	217434,667	29,192	0.000
Dentro de grupos	193658,667	26	7448,410		
Total	1280832,000	31			
Febrero					
Entre grupos	516576,923	5	103315,385	17,748	0.000
Dentro de grupos	267776,000	46	5821,217		
Total	784352,923	51			
Marzo					
Entre grupos	1491266,933	5	298253,387	13,800	0.000
Dentro de grupos	907707,733	42	21612,089		
Total	2398974,667	47			
Abril					
Entre grupos	2024076,966	5	404815,393	20,453	0.000
Dentro de grupos	1108392,711	56	19792,727		
Total	3132469,677	61			
Mayo					
Entre grupos	1745696,000	5	349139,200	25,127	0.000
Dentro de grupos	611372,500	44	13894,830		
Total	2357068,500	49			
Junio					
Entre grupos	2262443,941	5	452488,788	35,066	0.000
Dentro de grupos	361313,500	28	12904,054		
Total	2623757,441	33			
Julio					
Entre grupos	5074727,943	5	1014945,589	119,283	0.000
Dentro de grupos	306313,033	36	8508,695		
Total	5381040,976	41			
Agosto					
Entre grupos	1401651,556	5	280330,311	51,885	0.000

Dentro de grupos	162088,667	30	5402,956		
Total	1563740,222	35			

Pruebas de homogeneidad de varianzas de Levene para cada ANVA mensual, para densidades de tallos:

Diciembre			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
,354	5	12	,870
Enero			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
1,734	5	26	,162
Febrero			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
1,715	5	46	,150
Marzo			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
2,054	5	42	,090
Abril			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
7,824	5	56	,000
Mayo			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
4,731	5	44	,002
Junio			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
1,844	5	28	,137
Julio			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
4,119	5	36	,005
Agosto			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
7,766	5	30	,000

Anexo 8. ANVA DBCA de la longitud de tallos en totorales con diferentes condiciones de quema. datos transformados a $\sqrt{x} + 0.5$

Fuente de variabilidad	Tipo III de suma de cuadrados	gl	Cuadrático promedio	F	Sig.
Modelo corregido	2430,266 ^a	13	186,944	74,688	0.000
Intercepción	87515,056	1	87515,056	34963,954	0.000
Condicion	2014,492	5	402,898	160,966	0.000
Meses	479,169	8	59,896	23,930	0.000
Error	4625,559	1848	2,503		
Total	261016,871	1862			
Total corregido	7055,825	1861			

a. R al cuadrado = 0.344 (R al cuadrado ajustada = 0.340)

Anexo 9. ANVA DCA mensuales para longitud de tallos según tratamiento. Datos transformados a $\sqrt{x} + 0.5$.

Mayo					
Fuente de variabilidad	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	34799,136	5	6959,827	23,004	,000
Dentro de grupos	13311,879	44	302,543		
Total	48111,015	49			
Junio					
Entre grupos	17966,096	5	3593,219	30,561	,000
Dentro de grupos	3292,065	28	117,574		
Total	21258,161	33			
Julio					
Entre grupos	49500,229	5	9900,046	17,753	,000
Dentro de grupos	20075,835	36	557,662		
Total	69576,065	41			
Agosto					
Entre grupos	43861,932	5	8772,386	36,406	,000
Dentro de grupos	7228,737	30	240,958		
Total	51090,669	35			

Anexo 10. ANVA DBCA para número de inflorescencias según tratamientos. Datos transformados a $\sqrt{x + 0.5}$.

Fuente de variabilidad	Tipo III de suma de cuadrados	gl	Cuadrático promedio	F	Sig.
Modelo	43994,262 ^a	14	3142,447	614,899	0.000
Condición	937,010	5	187,402	36,670	0.000
Meses	9354,228	8	1169,278	228,799	0.000
Error	1584,259	310	5,111		
Total	45578,521	324			

a. R al cuadrado = 0.965 (R al cuadrado ajustada = 0.964)

Prueba de homogeneidad de varianzas			
Inflorescencias transformadas			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
1,099	5	318	0.361

HSD Tukey ^{a,b,c}					
Condición	N	Subconjunto			
		1	2	3	4
Quema 2 años	43	8,9430			
Quema actual	65	9,3037	9,3037		
Que actual profundidad	54	9,4494	9,4494		
Sin quema 2 años profundidad	54		10,2154	10,2154	
Sin quema 5 años	43			10,9005	
Sin quema interanual	65				12,4088
Sig.		,861	,308	,630	1,000

c. Alfa = 0.05

Anexo 11. ANVA DCA para número de inflorescencias para cada mes evaluado, según las condiciones de quema de totorales. Datos transformados a $\sqrt{x} + 0.5$.

Diciembre					
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	111,715	5	22,343	21,929	,000
Dentro de grupos	12,227	12	1,019		
Total	123,941	17			
Enero					
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	307,309	5	61,462	17,205	,000
Dentro de grupos	92,880	26	3,572		
Total	400,189	31			
Febrero					
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	145,877	5	29,175	8,470	,000
Dentro de grupos	89,558	26	3,445		
Total	235,435	31			
Marzo					
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	120,657	5	24,131	5,186	,001
Dentro de grupos	148,903	32	4,653		
Total	269,560	37			
Abril					
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	187,035	5	37,407	8,037	,000
Dentro de grupos	167,567	36	4,655		
Total	354,602	41			
Mayo					
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	575,543	5	115,109	36,451	,000
Dentro de grupos	138,947	44	3,158		
Total	714,490	49			
Junio					
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	120,664	5	24,133	5,949	,001
Dentro de grupos	113,586	28	4,057		
Total	234,250	33			
Julio					
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	51,870	5	10,374	4,307	,004
Dentro de grupos	86,711	36	2,409		
Total	138,580	41			
Agosto					
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Entre grupos	58,034	5	11,607	22,959	,000
Dentro de grupos	15,166	30	,506		
Total	73,200	35			

Pruebas de homogeneidad de varianzas de Levene para cada mes con datos transformados:

Diciembre			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
,352	5	12	,871
Enero			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
1,628	5	26	,188
febrero			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
2,770	5	26	,039
Marzo			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
2,854	5	32	,031
Abril			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
4,817	5	36	,002
Mayo			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
2,071	5	44	,087
Junio			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
7,579	5	28	,000
Julio			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
6,783	5	36	,000
Agosto			
Estadístico de Levene	df1	df2	Sig.
1,208	5	30	,330

Anexo 12. Pruebas de t de Student para el número de inflorescencias en totales con quema por dos años seguidos y sin quema por cinco años.

Diciembre	Prueba Levene		t	gl	Sig. (bilateral)	Diferencia de medias	Diferencia error estándar	95% IC de la diferencia	
	F	Sig.						Inferior	Superior
Se asumen varianzas iguales	,045	,843	-,376	4	,726	-,03333	,08857	-,27924	,21257
No se asumen varianzas iguales			-,376	3,805	,727	-,03333	,08857	-,28430	,21764
Enero									
Se asumen varianzas iguales	,009	,929	-,814	4	,461	-,08333	,10236	-,36753	,20087
No se asumen varianzas iguales			-,814	4,000	,461	-,08333	,10236	-,36754	,20087
Febrero									
Se asumen varianzas iguales	,006	,941	-1,172	4	,306	-,09333	,07965	-,31448	,12782
No se asumen varianzas iguales			-1,172	3,998	,306	-,09333	,07965	-,31453	,12786
Marzo									
Se asumen varianzas iguales	,019	,898	-,632	4	,561	-,10667	,16865	-,57493	,36159
No se asumen varianzas iguales			-,632	3,922	,562	-,10667	,16865	-,57864	,36531
Abril									
Se asumen varianzas iguales	,429	,548	-,950	4	,396	-,14333	,15092	-,56236	,27570
No se asumen varianzas iguales			-,950	3,512	,403	-,14333	,15092	-,58634	,29968
Mayo									
Se asumen varianzas iguales	2,906	,097	-2,241	34	,032	-,35071	,15647	-,66870	-,03272
No se asumen varianzas iguales			-2,241	21,897	,035	-,35071	,15647	-,67530	-,02612
Junio									
Se asumen varianzas iguales	,160	,710	-1,988	4	,118	-,10667	,05364	-,25561	,04228
No se asumen varianzas iguales			-1,988	3,893	,120	-,10667	,05364	-,25724	,04391
Julio									
Se asumen varianzas iguales	10,01	,003	-2,279	54	,027	-,13320	,05844	-,25037	-,01603
No se asumen varianzas iguales			-2,279	39,571	,028	-,13320	,05844	-,25136	-,01504
Agosto									
Se asumen varianzas iguales	,026	,881	-,665	4	,543	-,04000	,06018	-,20710	,12710
No se asumen varianzas iguales			-,665	3,978	,543	-,04000	,06018	-,20746	,12746

Anexo 13. ANVA DBCA para la velocidad de crecimiento diario de tallos de totora de acuerdo a dos condiciones de quema de totorales. Se incluye la prueba de homogeneidad de varianzas Levene y la prueba de Tukey: con quema reciente (1) y sin quema interanual (2).

Fuente de variabilidad	Tipo III de suma de cuadrados	gl	Cuadrático promedio	F	Sig.
Modelo	28.706 ^a	6	4.784	15.168	0.000
Condición	0.031	1	0.031	0.099	0.757
Meses	6.151	4	1.538	4.875	0.007
Error	6.309	20	0.315		
Total	35.015	26			

a. R al cuadrado = 0.820 (R al cuadrado ajustada = 0.766)

Prueba de igualdad de Levene de varianzas de error ^a			
F	df1	df2	Sig.
2.327	9	16	0.067
Prueba la hipótesis nula que la varianza de error de la variable dependiente es igual entre grupos.			
a. Diseño: Condición + Meses			

HSD Tukey ^{a,b,c}			
Meses	N	Subconjunto	
		1	2
Mayo	4	0.1650	
Enero	4	0.5425	0.5425
Abril	6	0.7500	0.7500
Febrero	6		1.2483
Marzo	6		1.5633
Sig.		0.487	0.064

c. Alfa = 0.05.