

THÈSE

PRÉSENTÉE

A L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX I

POUR L'OBTENTION DU TITRE DE

DOCTEUR EN OcéANOLOGIE

par

Philippe MOURGUIART

MAITRE ÈS SCIENCES

LES OSTRACODES LACUSTRES DE L'ALTIPLANO BOLIVIEN.
LE POLYMORPHISME, SON INTERET DANS LES RECONSTITUTIONS
PALEOHYDROLOGIQUES ET PALEOCLIMATIQUES DE L'HOLOCENE.

Soutenue, le 30 Avril 1987, devant la Commission d'Examen :

MM. M. VIGNEAUX , Professeur	Président
P. CARBONEL , Chargé de Recherche CNRS	} Examineurs
J.P. PEYPOUQUET , Maître de Conférences	
M. SERVANT , Directeur de Recherche ORSTOM	

3° CYCLE
D'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR

N° d'ordre : 2191

THÈSE

PRESENTÉE

A L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX I

POUR L'OBTENTION DU TITRE DE

DOCTEUR EN OCEANOLOGIE

par

Philippe MOURGUIART

MAITRE ÈS SCIENCES

LES OSTRACODES LACUSTRES DE L'ALTIPLANO BOLIVIEN.
LE POLYMORPHISME, SON INTERET DANS LES RECONSTITUTIONS
PALEOHYDROLOGIQUES ET PALEOCLIMATIQUES DE L'HOLOCENE.

Soutenue, le 30 Avril 1987, devant la Commission d'Examen :

MM. M. VIGNEAUX , Professeur	Président
P. CARBONEL , Chargé de Recherche CNRS	} Examineurs
J.P. PEYPOUQUET , Maître de Conférences	
M. SERVANT , Directeur de Recherche ORSTOM	

La bonne longueur pour les jambes
c'est quand les pieds touchent bien par terre.

Coluche, 1980

Ce travail a été fait au sein du service de Micropaléontologie de l'Université de Bordeaux I en collaboration avec l'équipe de chercheurs de la section Géologie du Quaternaire de l'O.R.S.T.O.M. dirigée par Monsieur Servant.

Un séjour en Bolivie a été effectué en mai 1986 sous la direction de Monsieur Wirrmann. Les frais de déplacement ont été pris en charge par le bureau des voyages de l'O.R.S.T.O.M.

Les photos prises au microscope électronique à balayage n'ont pu se faire que grâce à l'amabilité des personnels d'encadrement

- de la compagnie Esso-Bègles
- du centre d'Application de la Recherche en Microscopie électronique de la Teste
- de la compagnie Elf-Boussens.

A V A N T - P R O P O S

Avant d'aborder le sujet de cette thèse, je tiens à remercier tous ceux qui ont participé à sa réalisation.

Mes remerciements iront tout naturellement :

A Monsieur le Professeur VIGNEAUX pour son enseignement toujours enthousiaste. Je lui suis reconnaissant d'avoir accepté la présidence de ce jury.

A Monsieur CARBONEL, Chargé de Recherches au C.N.R.S. pour sa gentillesse et sa disponibilité. Il me sera difficile d'oublier les quelques vingt jours passés ensemble sur les hauts plateaux andins.

A Monsieur PEYPOUQUET, Maître de Conférence, pour ses conseils et sa faculté pour remonter le moral dans les moments difficiles.

A Monsieur SERVANT, Directeur de Recherches à l'O.R.S.T.O.M., sans qui cette thèse n'aurait pu voir le jour. Je garde un très bon souvenir de son accueil chaleureux et des séances de travail à Bondy, banlieue Nord de Paris, qui ressemble davantage, le dimanche, à un désert.

Enfin je lui suis infiniment redevable d'avoir su trouver un financement pour mon séjour en Bolivie.

Je suis reconnaissant à Monsieur le Professeur MOYES, qui n'a pu hélas faire partie de ce jury, de m'avoir accepté dans son laboratoire.

Mes remerciements s'adressent aussi à toute l'équipe de recherches de l'O.R.S.T.O.M., et plus particulièrement à Madame SERVANT.

Je ne suis pas près d'oublier le sympathique accueil qui nous fut réservé à l'arrivée à La Paz par les chercheurs boliviens et français, l'hospitalité sud américaine n'est pas une légende.

Je pense en premier à Monsieur le Professeur TELLERIA, doyen de la faculté des Sciences de l'Université San Andrés. Si tous les "collègues" géologues boliviens sont ensemble associés à ces remerciements, il convient de citer Monsieur VARGAS, précurseur des études sur le lac Titicaca, ancien bordelais de surcroît.

Je dois une reconnaissance toute particulière à Monsieur J.P. YBERT pour son hospitalité et à Monsieur D. WIRMANN et sa femme JOYCE sans qui le "campo" n'aurait pu se faire sous de tels cieux ; mais aussi à J. ARGOLLO, C. DEJOUX, A. ILTIS, RAMON ou encore VICKY.

Au bout de trois semaines passées sur l'Altiplano, vous repartez et vous restez longtemps sous le charme de la Bolivie et de ses habitants.

Enfin, il m'est agréable de remercier toute l'équipe de chercheurs de la section micropaléontologique de Bordeaux I.

Madame DUCASSE qui m'a initié à l'art et la manière d'étudier une ostracofaune ainsi que les quelques "collègues" de thèse : Catherine LETE, Martine TOLDERER, Thierry CORREGE, François ROUXEL, Mohammed HAMMOUDI ou encore Eric BRACCINI ; tout le personnel technique à l'image de Monsieur CHABAUD.

Une thèse, c'est un encadrement dans un laboratoire, une équipe de recherches, mais à côté il y a tout le reste, les contacts, les amitiés.

Je remercie vivement Messieurs COLIN et DANIELOPOL pour leurs conseils, le temps qu'ils passent à dialoguer avec vous ne semble pas compter, ni le travail.

Je dois une reconnaissance toute particulière à Madame ANTON qui a eu la lourde tâche de la frappe de cette thèse. Ce fut intense (certains week-ends y passèrent). Je lui exprime ma profonde gratitude ainsi qu'à son mari, pour la part active prise dans l'élaboration de ce travail.

Je dédicacerai ce mémoire à la personne qui pendant trois bonnes années a supporté ma présence dans la salle aux ostracodes et a fait tout ce qui était en son pouvoir pour que ce mémoire soit prêt le jour J. J'ai nommé Madame E. DUFOUR.

PREAMBULE
APPROCHE DES MILIEUX LIMNIQUES
PRINCIPALES DEFINITIONS

<<<<>>>>

INTRODUCTION

	pages
I- FACTEURS DE CONTROLE D'UN ECOSYSTEME LACUSTRE	
A- LES FACTEURS ABIOTIQUES	7
1) LES PROPRIETES PHYSIQUES	8
1.1. Densité	8
1.2. Chaleur spécifique	8
2) LE PH	8
3) LES PRODUITS DISSOUS OU EN SUSPENSION	8
3.1. La turbidité	8
3.2. Les substances dissoutes	8
a) <i>l'Oxygène</i>	8
b) <i>le gaz carbonique</i>	9
c) <i>les sels minéraux</i>	9
d) <i>les phosphates et les nitrates</i>	10
B- LES FACTEURS BIOTIQUES	11
II- CLASSIFICATION DES LACS	14
A- LA MEROMICTICITE	14
B- LE CONCEPT D'EUTROPHISATION	14

PREMIERE PARTIE

	pages
I- CONSIDERATIONS GENERALES SUR LES ENVIRONNEMENTS DE L'ALTIPLANO BOLIVIEN	23
A- LES VALLEES GLACIAIRES	23
B- LE LAC TITICACA	25
1) LE GRAND LAC	26
1.1. La température	26
1.2. Les précipitations	27
1.3. L'ensoleillement	27
2) LE PETIT LAC	30
C- LE LAC POOPÓ	30
D- LES BASSINS A EVAPORITES DU SUD DE L'ALTIPLANO BOLIVIEN (Région des Salars)	34
CONCLUSION	35
II- LE SYSTEME LACUSTRE TITICACA	36
1) LA REGULATION HYDRIQUE DU LAC	36
2) LES VARIATIONS DU VOLUME DU LAC	37
2.1. Les variations saisonnières	37
2.2. Les variations interannuelles	37
3) LA REGULATION HYDROCHIMIQUE DU LAC TITICACA ET-DE SES TRIBUTAIRES	38

.../...

	pages
A- LE GRAND LAC	43
1) INSULARITE	43
2) LES COTES	43
a) <i>les côtes à falaises</i>	43
b) <i>les côtes basses inondables</i>	43
c) <i>les plages à galets</i>	43
d) <i>les plages à sables</i>	43
3) BATHYMETRIE	43
4) SEDIMENTATION	47
5) METABOLISME DU GRAND LAC	47
B- LE PETIT LAC	48
1) INSULARITE	48
2) LES COTES	48
3) BATHYMETRIE	48
4) SEDIMENTATION	48
5) METABOLISME DU PETIT LAC	50
CONCLUSION	52

DEUXIEME PARTIE

LES OSTRACODES ACTUELS DANS LEUR ENVIRONNEMENT

	pages
I- METHODOLOGIE	
1) ECHANTILLONNAGE LOCALISATION DES ECHANTILLONS DE SURFACE	57
2) PRESENTATION DES RESULTATS	57
II- ETUDE DE LA REPARTITION DES OSTRACODES	66
A- DEFINITION DES PRINCIPAUX MILIEUX	66
1) LE LAC TITICACA : LE ROLE DES HERBIERS	66
1.1. Le cadre général	66
a) la bordure du lac (0 à 25 m de profondeur)	68
b) la totoraie (2,5 à 4,5 m de profondeur)	68
c) le biome à Characées (4,5 à 7,5 m de profondeur)	71
d) la limite de développement des végétaux fixés (7,5 à 12,5 environ de profondeur)	71
e) le domaine aphytal (12,5 à 20 m de profondeur).	73
f) le domaine bathyal (au-delà de 20 m)	74
CONCLUSION	77
1.2. L'influence des facteurs locaux de l'environnement	79
2) LE LAC POOPO ET LES MILIEUX ASSOCIES	81
2.1. Le lac Poopó	81
2.2. Les milieux associés	83
a) les lagunes d'eaux douces	83
. la laguna Khotana	83
. la laguna Guanari	84

	pages
b) <i>Les lagunes d'eaux salées</i>	84
. <i>la laguna Tacata</i>	85
. <i>la laguna Jayu Kkota</i>	85
. <i>la lagune 5</i>	86
. <i>la lagune 6</i>	86
c) <i>Le lac URU-URU</i>	88
3) LES LACS DES VALLEES GLACIAIRES	90
CONCLUSION	90
B- VARIATIONS CLIMATIQUES : LEUR ACTION SUR LA COMPOSITION DE LA FAUNE	90
1) REPERCUTION DES VARIATIONS SAISONNIERES DE L'ENVIRON- NEMENT SUR LA FAUNE : le Polymorphisme saisonnier	91
2) INCIDENCE DES CYCLES CLIMATIQUES INTERANNUELS SUR LA COMPOSITION DE LA FAUNE	101
C- LE CONCEPT AGRADATION-DEGRADATION : le rôle de l'herbier à CHARA	108
1) LES DONNEES DE LA CHIMIE DES EAUX	109
2) LE FONCTIONNEMENT D'UN HERBIER TEL QUE CELUI A CHARA .	111
3) LE MICRO ENVIRONNEMENT A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT	113
4) LA NOTION DE TROPHIE	114
CONCLUSION	115

.../...

TROISIEME PARTIE

LES PALEOMILIEUX

INTRODUCTION : ETAT DES CONNAISSANCES

CHAPITRE I : RESULTATS	125
A- LE PETIT LAC	125
1) LA CUVETTE OUEST	125
1.1. Carotte TD1	128
1.2. Carotte S4	131
1.3. Carotte C2	135
1.4. Carottes TC et TC1	137
1.5. Carotte D2	139
1.6. Carotte TE	141
1.7. Comparaison entre Les différents sondages, essai de corrélation	144
1.8. Schéma d'évolution du bassin	144
2) LA FOSSE DE CHUA	147
2.1. Carotte TB	148
2.2. Carotte TB2	151
2.3. Schéma d'évolution du bassin	154
B- LE GRAND LAC	154
1) CAROTTE TH	157
2) CAROTTE TJ	160
3) COMPARAISON ENTRE LES CAROTTES TH et TJ	165
4) ESSAI DE CORRELATION ET SCHEMA D'EVOLUTION DU BASSIN ..	167
 CHAPITRE II : EVOLUTION DU LAC TITICACA AU COURS DE L'Holocène	 170
Histoire du lac	170
Discussion	176

	pages
1) EVOLUTION HOLOCENE DU LUNKARASANSAR	176
2) EVOLUTION DES SYSTEMES LACUSTRES DE LA ZONE TROPICALE A L'HOLOCENE	176
a) <i>La période fin du Pléistocène - 7500 ans B.P.</i>	
b) <i>La période 7500-6000 ans B.P.</i>	
c) <i>La période 6000-3600 ans B.P.</i>	
d) <i>La période 3600-1500 ou 500 ans B.P.</i>	
e) <i>La période 1500 ou 500 ans B.P. - Actuel</i>	
3) ELEMENTS DE PALEOCLIMATOLOGIE ATMOSPHERIQUE	182
4) HYPOTHESES VIS A VIS DES PALEOCIRCULATIONS ATMOSPHERIQUES.....	185

QUATRIEME PARTIE

SYSTEMATIQUE

- Subclasse OSTRACODA LATREILLE 1806	195
- CHLAMYDOTHECA aff. RIOGRANDENSIS	197
- EUCYPRIS VIRENS	199
- CYPRIDOPSIS sp.	200
- CYPRIDOPSIS aff. HUARONENSIS	202
- POTAMOCYPRIS sp.	203
- CYPRINOTUS sp.	207
- HERPETOCYPRIS sp.....	209
- AMPHICYPRIS NOBILIS	211
- CANDONOPSIS sp. A	213
- CANDONOPSIS sp. B	215
- ILYOCYPRIS sp.	217
- DARWINULA sp.	219
- CYPRIDEIS sp.	221
- LIMNOCYHERE sp. A 1	223
- LIMNOCYHERE sp. B 1	226
- LIMNOCYHERE BRADBURYI	231
- LIMNOCYHERE TITICACA	233
- LIMNOCYHERE sp. X et sp. Z	235
II - EVOLUTION DES FAUNES	238
1) LE POLYMORPHISME DES LIMNOCYHERE ACTUELS	239
2) LE POLYMORPHISME DES LIMNOCYHERE FOSSILES	243

- CONCLUSION -	pages
LE POLYMORPHISME INDUIT PAR L'ENVIRONNEMENT A CARACTERE SAISONNIER (CLARK, 1976) UN CAS DE PASSAGE OBLIGE VERS LA SPECIATION.....	247

- CONCLUSION GENERALE -

I - LA RELATION OSTRACODE-ENVIRONNEMENT-CLIMAT	255
II - LA DEFINITION DES PALEOENVIRONNEMENTS A L'HOLOCENE IMPLICATIONS CLIMATIQUES	260
III - LE POLYMORPHISME CHEZ LES OSTRACODES " PASSAGE OBLIGE " VERS LA SPECIATION	262
- BIBLIOGRAPHIE	266
- ANNEXES	

LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX

PREAMBULE

<<<>>>

TABLEAU I	: Répartition de l'eau à la surface de la terre (selon Hutchinson, 1957 in Ramade, 1978)	7
FIGURE 1	: Les quatre voies de concentration des eaux en milieu continental (d'après Hardie et Eugster, 1970)	10
FIGURE 2	: Modèle schématique des actions des facteurs abiotiques et biotiques sur les productions primaire et zoobenthique en milieu lacustre (d'après Hart, 1985)	12
FIGURE 3	: Zonation en lac (in Dussart, 1966)	13
FIGURE 4	: Les étapes du vieillissement d'un lac. D'après Powers et Robertson, 1966 (in Ramade, 1978)	15
FIGURE 5	: Types trophiques en fonction de l'importance des contributions organiques allochtone et autochtone. D'après Wetzel, 1983 (in Töldeker-Farmer, 1985)	16
FIGURE 6	: Stratification thermique dans un lac. D'après Needham, 1922, (in Dajoz, 1975)	17
FIGURE 7	: Les différentes divisions des lacs tropicaux (selon Nilssen, 1984)	16

PREMIERE PARTIE

FIGURE 1.1.	: Croquis de l'Altiplano bolivien	22
FIGURE 1.2.	: Situation des vallées d'Hicchu Kkota et d'Oveyhuyo dans la cordillère royale (in Ybert, 1984)	23
FIGURE 1.3.	: Lacs de la vallée glaciaire d'Hicchu Kkota principaux paramètres physico-chimiques des eaux lacustres	24
FIGURE 1.4.	: Lac Titicaca, principaux affluents	25
FIGURE 1.5.	: Climographe établi à Puno (Pérou) (in : Richerson et al, 1977)	26
FIGURE 1.6.	: Répartition des précipitations sur le bassin du lac Titicaca (in Boulangé et Aquize Jaen, 1981)	28
FIGURE 1.7.	: Tracé des isohyètes sur le lac Titicaca en années sèche et humide	28
FIGURE 1.8.	: Système (simplifié) des précipitations sur la cordillère orientale et sur le bassin du Titicaca.	29
FIGURE 1.9.	: Bassin versant du lac Poopó (in Carmouze et al., 1978).	31
FIGURE 1.10	: Hydrochimie du lac Poopó (d'après Servant-Vildary, 1978)	32
FIGURE 1.11	: Situation géographique des salars dans le système fluvio-lacustre de l'Altiplano (in Carmouze et al. 1978)	34

	PAGES
FIGURE 1.12 : La régulation hydrique du système lacustre (les volumes sont exprimés en 10^9 m ³) (in : Carmouze et Aquize Jaen, 1981)	36
FIGURE 1.13 : Niveaux du lac Titicaca à Puno (Pérou) (a) période 1912-1930, (b) période 1928-1953, (c) période 1954-1979 (in Carmouze et Aquize Jaen, 1981)	37
FIGURE 1.14 : Composition chimique des eaux des rivières de la région étudiée	39
FIGURE 1.15 : Réseau hydrographique du lac Titicaca	40
TABLEAU II : Composition chimique des eaux du lac	41
FIGURE 1.16 : Carte géographique du lac Titicaca	42
FIGURE 1.17 : Carte bathymétrique du lac Titicaca (in Boulangé et Aquize Jaen, 1981)	44
FIGURE 1.18 : Carte de répartition des faciès des sédiments de surface (in Boulangé et al. 1981)	45
FIGURE 1.19 : Métabolisme du grand lac au cours d'une année	46
FIGURE 1.20 : Carte bathymétrique du petit lac Titicaca ou Huinaimarca	49
FIGURE 1.21 : Cycle thermique annuel de la fosse du Chua (Nord du Petit Lac)	51
FIGURE 1.22 : Structure physico-chimique de la cuvette Ouest	50
FIGURE 1.23 : Les transferts d'énergie au sein de la biocénose du lac Titicaca	53

DEUXIEME PARTIE

pages

FIGURE 2.1.	: Répartition des associations d'Ostracodes dans le lac Huinamarca (mission 1980)	58
FIGURE 2.2.	: Répartition des associations d'Ostracodes dans le lac Huinamarca (missions 1983, 1985 et 1986)	59
FIGURE 2.3.	: Répartition des associations d'Ostracodes dans le Grand Lac Titicaca (mission 1985 et 1986)	60
FIGURE 2.4.	: Répartition des associations d'Ostracodes en baie de Challa (Ile du Soleil, Grand Lac)	61
FIGURE 2.5.	: Répartition des associations d'Ostracodes dans la baie Nord de l'Ile du Soleil (Grand Lac)	63
FIGURE 2.6.	: Répartition des associations d'Ostracodes en baie de Yunguyo (Grand Lac)	64
FIGURE 2.7.	: Profil NW-SE de répartition des associations de Mollusques dans le Petit Lac	65
FIGURE 2.8.	: Répartition des associations végétales dans le lac Huinamarca (d'après Collot 1980)	67
FIGURE 2.9.	: Profil bathymétrique de répartition des macrophytes dans le Petit Lac (d'après Collot 1980)	67
FIGURE 2.10	: Environnement de la bordure du lac et de la totoraie.	69
FIGURE 2.11	: Environnement de l'herbier à CHARA	72

	pages
FIGURE 2.12. : Zonation bathymétrique des associations d'Ostracodes dans Le Petit Lac	75
FIGURE 2.13 : Influence de l'environnement sur la densité des faunes d'Ostracodes	77
FIGURE 2.14 : Evolution de la densité et de la diversité des Ostracofaunes en fonction de la profondeur	78
FIGURE 2.15 : Environnement au débouché des rios Catari et Pallina.	80
FIGURE 2.16 : Localisation des prélèvements dans la région du lac Poopó (mission 1986)	82
FIGURE 2.17 : Répartitions des associations d'Ostracodes dans la lagune 5	87
FIGURE 2.18 : Ostracofaune dans une lagune proche du lac Poopó	89
FIGURE 2.19 : Phase 1	93
FIGURE 2.20 : Phase 2a	94
FIGURE 2.21 : Phase 2b	95
FIGURE 2.22 : Phase 3a	96
FIGURE 2.23 : Phase 3b	97
FIGURE 2.24 : Phase 4	98
FIGURE 2.25 : Phase 5	99
FIGURE 2.26 : Répartition des associations d'Ostracodes et des espèces polymorphes dans le lac Huñaimarca	100

	pages
FIGURE 2.27 : Distribution des morphes de <i>Limnocythere</i> (groupes A et B) en fonction de l'habitat (biozones)	101
FIGURE 2.28 : Système lacustre en équilibre par eaux basses	103
FIGURE 2.29 : Système en évolution (phase de crue)	104
FIGURE 2.30 : Système lacustre en équilibre par eaux hautes	105
FIGURE 2.31* : La faune des rios Catari et Pallina	80
FIGURE 2.32 : Modèle biogéochimique des variations intraspécifiques de la nodation et de la réticulation des carapaces d'Ostracodes (in Tölderer-Farmer, 1985)	110
TABLEAU III : Le concept agradation-dégradation : opposition entre les milieux lacustres des Alpes et ceux du lac Titicaca...	108
TABLEAU IV : Chimie des eaux dans le système du lac Titicaca	109
FIGURE 2.33 : Extension de l'herbier à <i>Chara</i> dans le lac Huiñamarca (in Collot, 1980)	112
FIGURE 2.34 : Environnements dans un herbier à <i>Chara</i>	113
FIGURE 2.35 : Courbes d'équilibres et d'évolution d'une solution de Ca CO ₃ sous ses diverses formes. D'après SCHMITT, 1955 (in Dussart 1966)	117
FIGURE 2.36 : Isothermes en °C dans le Grand Lac de 1973-1976	118
FIGURE 2.37 : Les Ostracodes dans la définition d'un environnement et son contexte climatique	119

(*) La figure 2.31 se trouve être la même que la figure 2.15 (cf. p. 80)

TROISIEME PARTIE

	pages
FIGURE 3.1. : Les variations du niveau des lacs au Sud et au Nord de l'Altiplano (in Servant et Fontes, 1978)	124
FIGURE 3.2. : Extension maximale du lac Tauca (in Servant et Fontes 1978)	124
FIGURE 3.3. : Positionnement des carottes effectuées dans le bassin Ouest du Petit Lac	126
FIGURE 3.4. : Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TD1	127
FIGURE 3.5. : Evolution paléohydrologique (carotte TD1)	129
FIGURE 3.6. : Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte S4	132
FIGURE 3.7. : Zonation et évolution paléohydrologique (carotte S4) .	133
FIGURE 3.8. : Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte C2	134
FIGURE 3.9. : Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TC	136
FIGURE 3.10 : Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TC1	138
FIGURE 3.11 : Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte D2	140

	pages
FIGURE 3.12 : Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TE	142
FIGURE 3.13 : Les faunes : transcription des cycles interannuels ...	143
FIGURE 3.14 : Essai de corrélation entre les différents sondages ...	145
FIGURE 3.15 : Positionnement des carottes TB et TB2 au centre de la fosse de Chua	147
FIGURE 3.16 : Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TB	149
FIGURE 3.17 : Zonation et évolution paléohydrologique (carotte TB) .	150
FIGURE 3.18 : Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TB2	153
FIGURE 3.19 : Positionnement des carottes dans le Grand Lac	155
FIGURE 3.20 : Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TH	156
FIGURE 3.21 : Zonation et évolution paléohydrologique (carotte TH) .	158
FIGURE 3.22 : Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TJ	162-163
FIGURE 3.23 : Zonation et évolution paléohydrologique (carotte TJ) .	164
FIGURE 3.24 : Environnement des carottes TH et TJ	166
FIGURE 3.25 : Essai de corrélation entre les carottes TH et TJ	168

FIGURE 3.26	: Scénarios paléohydrologiques et paléoclimatiques du lac Titicaca à l'Holocène	173
FIGURE 3.27	: Comparaison entre le climat du Rajasthan (Inde) et celui de l'Altiplano (Bolivie) au cours de l'Holocène	177
FIGURE 3.28	: Conditions moyennes près du sol et circulation méridienne moyenne (in Queney, 1974)	182
FIGURE 3.29	: Position de la zone de convergence intertropicale en Janvier (1) et Juillet (2)	183
FIGURE 3.30	: Obliquité et excentricité durant les 22 derniers millénaires (in Bouvier, 1983)	188

- QUATRIEME PARTIE -

FIGURE 4.1.	: Chlamydotheca incisa	196
FIGURE 4.2.	: Chlamydotheca aff. riograndensis	196
FIGURE 4.3.	: Eucypris virens ?	198
FIGURE 4.4.	: Eucypris sp.	198
FIGURE 4.5.	: Cypridopsis aff. huaronensis	201
FIGURE 4.6.	: Cypridopsis sp.	201
FIGURE 4.7.	: Potamocypris sp.	204
FIGURE 4.8.	: Cyprinotus sp.	206
FIGURE 4.9.	: Herpetocypris sp.	208
FIGURE 4.10	: Amphicypris nobilis	210
FIGURE 4.11	: Amphicypris morphe B	210
FIGURE 4.12	: Candonopsis sp. A	214
FIGURE 4.13	: Candonopsis sp. B	214
FIGURE 4.14	: Ilyocypris sp. f. simple et f. nodée	216
FIGURE 4.15	: Darwinula sp.	218
FIGURE 4.16	: Cyprideis sp.	220
FIGURE 4.17	: Limnocythere morphe A (f. standard)	} 222
FIGURE 4.18	: L. morphe A2 et L. morphe A 3a	
FIGURE 4.19	: L. morphe A4	
FIGURE 4.20	: Limnocythere morphe B1 (f. standard)	225
FIGURE 4.21	: L. morphe B2	225
FIGURE 4.22	: L. morphe B 3a	} 227
FIGURE 4.23	: L. morphe B 4a	
FIGURE 4.24	: L. morphe B 4b	
FIGURE 4.25	: L. morphe B 4c	} 229
FIGURE 4.26	: L. morphe B6	
FIGURE 4.27	: L. morphe B7	
FIGURE 4.28	: Limnocythere bradburyi	232
FIGURE 4.29	: Limnocythere titicaca	234
FIGURE 4.30	: Limnocythere sp. Y	236
FIGURE 4.31	: Limnocythere sp. Z	236
FIGURE 4.32	: Les différents stades de passage du node à l'épine (chez les Limnocythere)	242

FIGURE 4.33	: Le polymorphisme induit par l'environnement chez les Lipnocythere, son évolution au cours de l'Holocène	250
FIGURE 4.34	: Les chaînes de sous-espèces (in Chaline, 1984)	254

A B S T R A C T

The study of ostracods within lacustrine systems of Bolivian Altiplano has been considered in two distinct ways the major result of which refer to :

- the spatial distribution of ostracods according to water depth emphasizing the importance of macrophyte assemblage ;

- the distribution of various ecotypes of polymorphic species over a year and in accordance with the carbonate equilibrium at water/sediment interface that reveals the importance of seasonal contrast.

Comparison of the present-day model with that of Holocene paleoenvironments within lake Titicaca has led to a better understanding of hydrologic and climatic evolution. Four major climatic and seasonal phases in the Holocene have been determined : from 10.000 to 7500 years B.P., from all of which are clearly differentiated at summer/winter periods. Finally, the polymorphic evolution of *Limnocythere* has been regarded as a possible indicator of ostracod speciation.

- INTRODUCTION GENERALE -

Le lac Titicaca est un immense réservoir d'eaux douces de plus de 8 000 km² au coeur des hauts plateaux andins (Altiplano). Il a fait l'objet de nombreuses études limnologiques par des équipes allemandes, nord-américaines et françaises. Les travaux des groupes de recherches de l'O.R.S.T.O.M. (France) ont porté sur l'origine géologique du lac, la sédimentologie, l'hydrochimie, la faune ichtyologique, la flore et la productivité des eaux. L'un des buts essentiels de ces recherches pluridisciplinaires était l'étude des conséquences aux basses latitudes continentales du dernier changement climatique majeur de l'état du globe entre un maximum glaciaire (18 000 ans B.P. environ) et la situation actuelle. Ces résultats s'insèrent dans un vaste programme nommé GEOCIT (GEOdynamique du Climat InterTropical) dont l'objectif consiste en une comparaison entre un domaine de mousson de l'Hémisphère Nord (Afrique de l'Ouest) et une région de l'Hémisphère Sud (Amérique sud-équatoriale) actuellement caractérisée par des interactions entre les mécanismes atmosphériques des régions tropicales et ceux des régions tempérées.

L'établissement d'une évaluation qualitative voire semi-quantitative des caractères de la structure paléohydrologique du lac Titicaca au cours du Quaternaire terminal a été réalisé à partir de l'étude du groupe des Ostracodes, reconnus depuis longtemps comme traceurs paléocéologiques fiables. Pour se faire, il a fallu établir un inventaire des espèces d'Ostracodes vivant actuellement dans les différents milieux aquatiques de l'Altiplano bolivien ; la faune d'un lac aussi vaste que le Titicaca étant jusqu'alors pratiquement inconnue.

Au sein d'un laboratoire principalement axé sur les recherches en océanologie, il m'a paru utile de rappeler les points essentiels définissant l'environnement d'un lac. Un lac peut très bien être considéré comme un microcosme "océanique" avec un énorme avantage : une définition plus aisée

de ses limites physiques et par voie de conséquence une étude écologique plus aisée à mener qu'en milieu marin. L'opportunité d'une telle étude devrait permettre entre autre chose, d'étayer les hypothèses relatives aux variations architecturales des tests d'Ostracodes en milieu marin établies par les chercheurs du laboratoire de micro-paléontologie de Bordeaux I (PEYPOUQUET, 1977 ; CARBONEL, 1980 ; CARBONEL et PEYPOUQUET, 1979, 1983 ; PEYPOUQUET et al., 1979, 1983, 1985).

Cette relative facilité de définition des paramètres physico-chimiques du milieu lacustre a permis d'établir un modèle actuel de répartition des faunes d'Ostracodes fonction des caractéristiques de l'environnement et de leurs variations saisonnières. La synthèse des informations sur les biotopes actuels m'a amené à considérer les relations étroites qui lient l'espèce biologique et ses variants phénotypiques à l'environnement dont les facteurs clefs semblent être :

- le métabolisme du lac,
- l'activité photosynthétique des végétaux (macrophytes et microphytes)
- la quantité et la qualité des flux de matière organique,
- la profondeur d'eau.

Je m'attacherai à montrer que la variation du phénotype (polymorphisme) est une réponse de l'organisme aux modifications des paramètres physico-chimiques du milieu, résultantes de la cyclicité des saisons et de leur contraste. Le genre *Limnocythere* apparaît être le matériel de choix susceptible d'étayer cette hypothèse. Nous verrons quelles implications (spéciation) il est possible de tirer d'une telle constatation.

A partir de ce schéma de répartition des faunes d'Ostracodes, il est possible d'envisager une étude fossile ; le modèle est testé sur les paléoenvironnements holocènes du lac Titicaca. Les reconstitutions paléoécologiques proposées mettent en jeu les changements climatiques mais aussi les variations saisonnières. En parallèle, une évolution hydrologique fine du lac est proposée pour les 10 000 dernières années.

- PLAN DE L'OUVRAGE -

En PREAMBULE figurent les principaux termes propres aux écosystèmes lacustres. Un rappel des résultats concernant la structure physico-chimique du lac et de son environnement actuel établis principalement par le groupe de recherches de l'ORSTOM et de l'Université de San Andres (U.M.S.A., LA PAZ, Bolivie) est donnée en PREMIERE PARTIE.

L'étude des faunes d'Ostracodes proprement dite débute en DEUXIEME PARTIE. Un important chapitre consacré au problème Ostracodes - Environnement fait suite aux résultats purement analytiques. Il débouche sur un modèle spatio-temporel de répartition des faunes d'Ostracodes.

En considérant les limites d'application de la méthode, il est possible d'utiliser l'interaction Ostracode - Environnement sur des faunes dans des reconstitutions paléoécologiques mettant en jeu des changements climatiques (et les variations saisonnières) et hydrologiques (TROISIEME PARTIE).

La systématique (description des espèces) n'est donnée qu'en QUATRIEME PARTIE. Sa place dans le plan peut paraître illogique, mais elle se justifie par l'originalité de la taxinomie employée qui tient largement compte de la variabilité phénotypique, décrite en deuxième partie et complétée en troisième partie.

En conclusion, la synthèse des informations m'amènera à proposer un schéma d'évolution d'une espèce d'Ostracode qui semble passer par un stade de fort développement du polymorphisme.

En ANNEXE, j'ai placé les résultats obtenus dans différents sondages, soit parce qu'ils recourent des informations déjà données en troisième partie, soit parce qu'ils sont inutilisables par absence de datations.

PREAMBULE
APPROCHE DES MILIEUX LIMNIQUES
DEFINITIONS ESSENTIELLES

Les eaux continentales ne représentent qu'un pourcentage infime de l'ensemble de l'hydrosphère (voir tableau ci-dessous).

<i>Localisation ou forme</i>	<i>Volume en 10⁶ km³</i>
Océan	1 380
Roches sédimentaires	210
Calottes glaciaires	16,7
Eaux souterraines	0,25
Eaux continentales de surface	0,025
Vapeur d'eau atmosphérique	0,013

Tableau I - Répartition de l'eau à la surface de la terre.
(selon HUTCHINSON 1957, in RAMADE, 1978)

Les systèmes lacustres font partie de cet ensemble : c'est dire leur extension relative.

En revanche, de la limite de la calotte glaciaire à l'équateur, du niveau de la mer aux chaînes de montagnes les plus hautes, ils sont présents (à l'exception des zones désertiques).

Un système lacustre comprend le lac proprement dit et son bassin versant. Les limites physiques du domaine peuvent donc être aisément connues. Cela amène à considérer le système lacustre comme un écosystème relativement simple.

Dans le paragraphe qui suit, les facteurs contrôlant une telle structure sont appréhendés. Je distinguerai principalement les facteurs abiotiques et les facteurs biotiques.

I - L'ECOSYSTEME LACUSTRE : LES FACTEURS DE CONTROLE

A - LES FACTEURS ABIOTIQUES -

1. LES PROPRIETES PHYSIQUES DE L'EAU

1.1.- Les variations de densité en fonction de la température assurent les mouvements de brassage au sein de la masse liquide au fil des saisons.

1.2.- La chaleur spécifique élevée lui confère un rôle de régulateur thermique microclimatique dans le cas de grands lacs (Titicaca, CARMOUZE et al., 1981 a).

2. LE pH.

Il contrôle la répartition des organismes, en particulier celle des végétaux et des animaux à carapace calcaire (Ostracodes, Mollusques).

3. LES PRODUITS DISSOUS EN SUSPENSION.

3.1.- La turbidité intervient essentiellement en réduisant la pénétration de la lumière et par conséquent la productivité et la zonation des végétaux autotrophes. Une eau turbide est généralement plus pauvre en oxygène qu'une eau transparente. La distribution et la densité d'un bon nombre d'organismes aquatiques vont donc dépendre de la charge en matières en suspension.

3.2.- Les substances dissoutes :

a) L'oxygène est en milieu benthique et en particulier à l'interface eau-sédiment, un facteur limitant de la vie.

Sa répartition est fonction :

- . de la température,
- . de l'agitation des eaux,
- . du renouvellement, en domaine profond,
- . de la nature (végétaux ou animaux) et de l'abondance des organismes vivant dans le milieu.

b) Le gaz carbonique est présent soit sous forme moléculaire dissoute, soit sous forme de carbonates et bicarbonates de métaux alcalins ou alcalino-terreux.

Le CO₂ joue un rôle considérable :

- dans la synthèse des végétaux chlorophylliens,
- en agissant sur le pH et par conséquent sur la réserve alcaline,
- dans l'édification des formations calcaires (coquilles, squelettes, carapaces d'animaux tels que les Ostracodes, voire de certains végétaux tels que les Charophytes).

c) Les sels minéraux :

Leur concentration dans les eaux naturelles est très variable.

On distingue :

- α) *Les eaux douces*, caractérisant les milieux dulçaquicoles
- β) *Les eaux saumâtres* divisées en : (d'après HILTERMANN, 1966)

- oligohalines (0 - 2 ‰)
- mésohalines (2 - 15 ‰)
- polyhalines (15-40 ‰)
- hyperhalines (> 40 ‰)

Dans les eaux naturelles (douces ou saumâtres), la salinité est caractérisée beaucoup plus par la teneur en carbonates et en sulfates que par celle en chlorures (DUSSART, 1966).

Le calcium a donc un rôle très important ; il permet de dissocier (DUSSART, 1966) :

- des eaux dites douces, pauvres en calcium (moins de 9 mg/l)
- des eaux dites dures, riches en calcium (plus de 25 mg/l)

Les sulfates sont fournis essentiellement par le gypse ; la pyrite, facilement oxydable, peut être également responsable de la teneur des eaux en sulfates (DUSSART, 1966).

Les chlorures proviennent surtout des eaux de pluie. La salinité joue bien évidemment un rôle important dans la répartition des faunes et flores des milieux benthiques. Ce n'est pas un élément conservatif de l'écosystème ; les concentrations en sels des eaux évoluent dans le temps, parfois même très rapidement, à l'échelle d'une saison. Quatre voies principales de concentration ont été différenciées (HARDIE et EUGSTER, 1970).

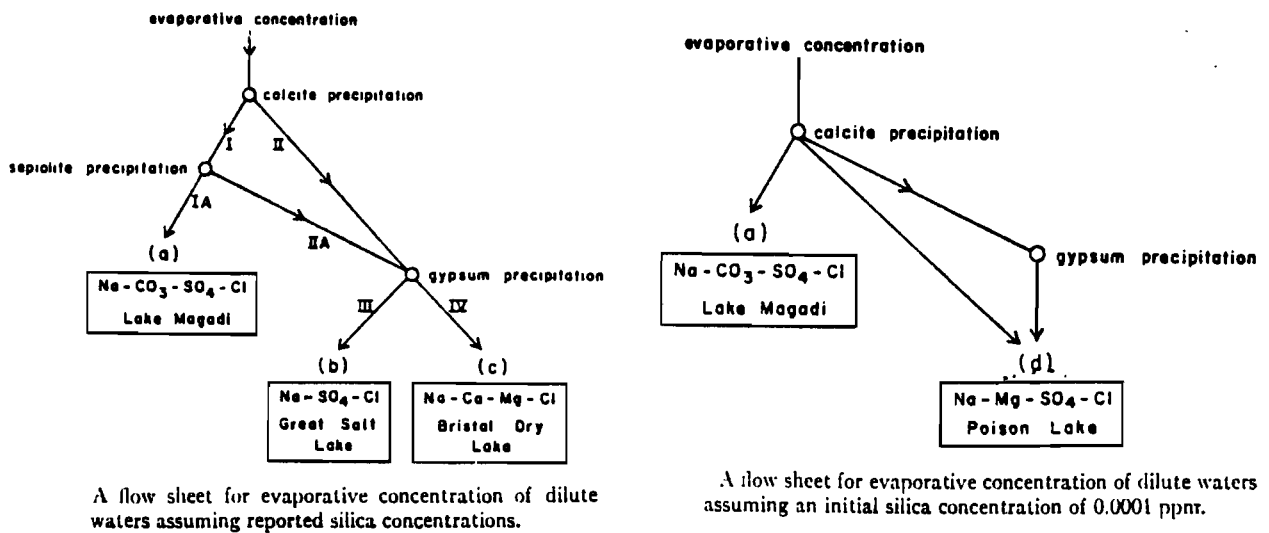


Fig. 1 - Les quatre voies de concentration des eaux en milieu continental (d'après HARDIE et EUGSTER, 1970)

A ces termes, PORA (1969) a ajouté une notion, celle dite de la balance ionique, c'est-à-dire le rapport des concentrations entre deux ions à actions antagonistes comme par exemple Na⁺/Ca⁺⁺ ou Mg⁺⁺/Ca⁺⁺, rapport qui n'est pas seulement une notion abstraite, mais joue au niveau des peuplements un rôle au moins aussi important que la concentration de chacun de ces ions.

d) Les phosphates et les nitrates :

Parce qu'ils sont deux éléments indispensables à la synthèse de la matière vivante, ces deux éléments peuvent être considérés comme des facteurs limitants dans certains milieux. Dans les systèmes lacustres tropicaux, des carences en nitrates sont souvent observées à différentes périodes de l'année comme par exemple dans le lac Titicaca (VINCENT et al., 1984).

B - LES FACTEURS BIOTIQUES -

Ces deux dernières composantes du milieu (phosphates et nitrates) amènent tout naturellement à la notion de facteur alimentaire et par voie de conséquence aux termes de productivités primaire et secondaire du milieu (Fig. 2).

La matière organique, sous toutes ses formes, est un facteur écologique important. Elle se compose principalement d'hydrates de carbone, de matières protéiques, d'acides aminés, de lipides et autres substances de réserve.

D'après HUTCHINSON (1957), on dissocie :

- la matière organique autochtone issue de la décomposition du plancton et autres animaux,
- la matière organique allochtone provenant des apports par les rivières, du lessivage des tourbes et de la décomposition de la végétation fixée de la zone littorale.

Les facteurs biotiques s.s. concernent les interactions entre les divers organismes d'une biocénose considérée. Ils demeurent très difficiles à apprécier.

Deux grandes divisions apparaissent toutefois (DAJOZ, 1975 ; RAMADE, 1978) :

- les réactions homotypiques entre individus d'une même espèce (effets de groupe, de masse, ...)
- les réactions hétérotypiques entre individus d'espèces différentes (compétition, prédation, parasitisme...).

Les actions des facteurs abiotiques et biotiques vont déterminer les répartitions spatiales et temporelles et les densités des peuplements planctoniques et benthiques (Fig. 2). Ainsi, les écosystèmes lacustres peuvent être scindées en unités distinctes basées sur la morphologie de la cuvette, son peuplement végétal fixé ou sur sa structure physique (Fig. 3).

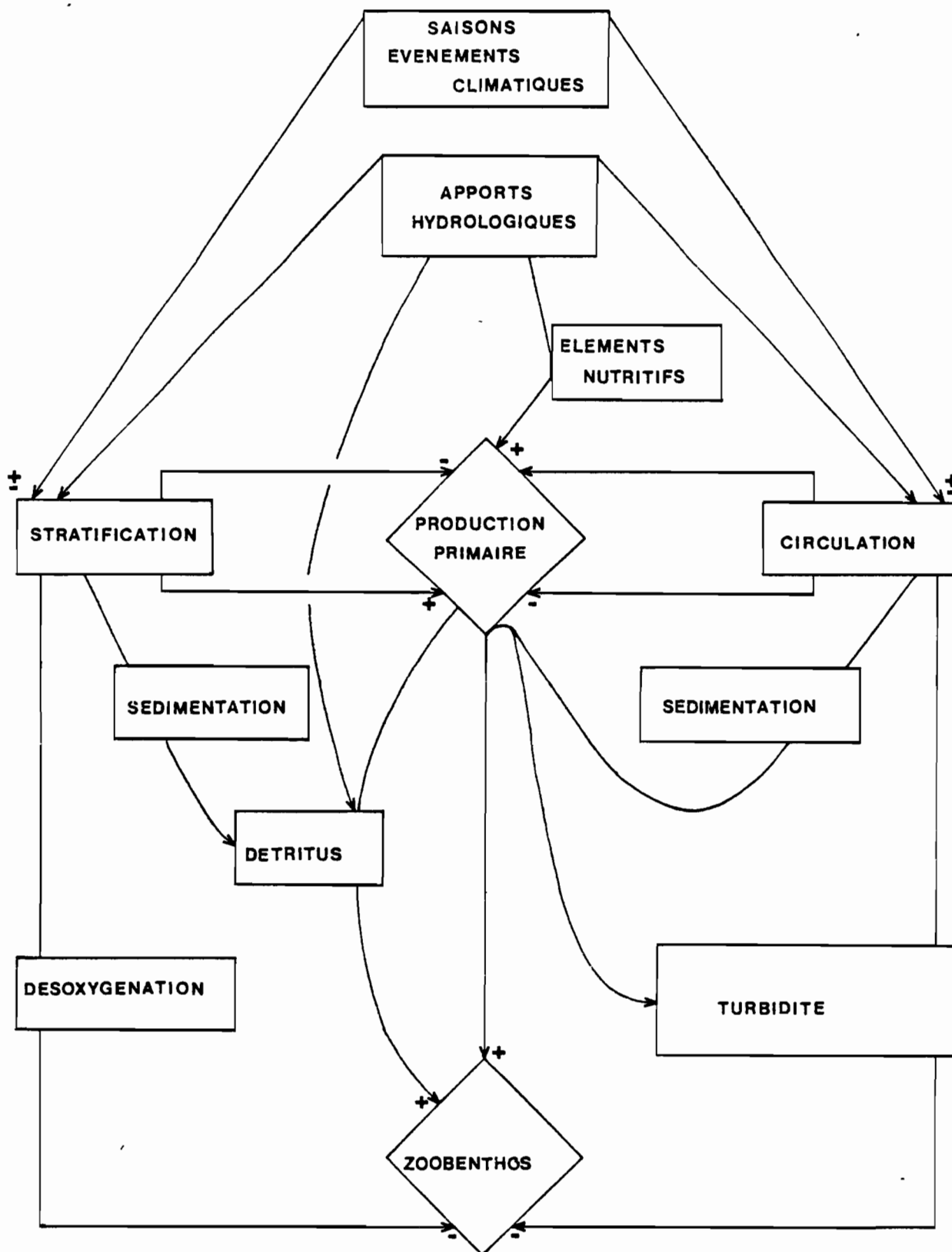


Fig. 2 - Modèle schématique des actions des facteurs abiotiques et biotiques sur les productions primaire et zoobenthique en milieu lacustre. (d'après Hart, 1985).

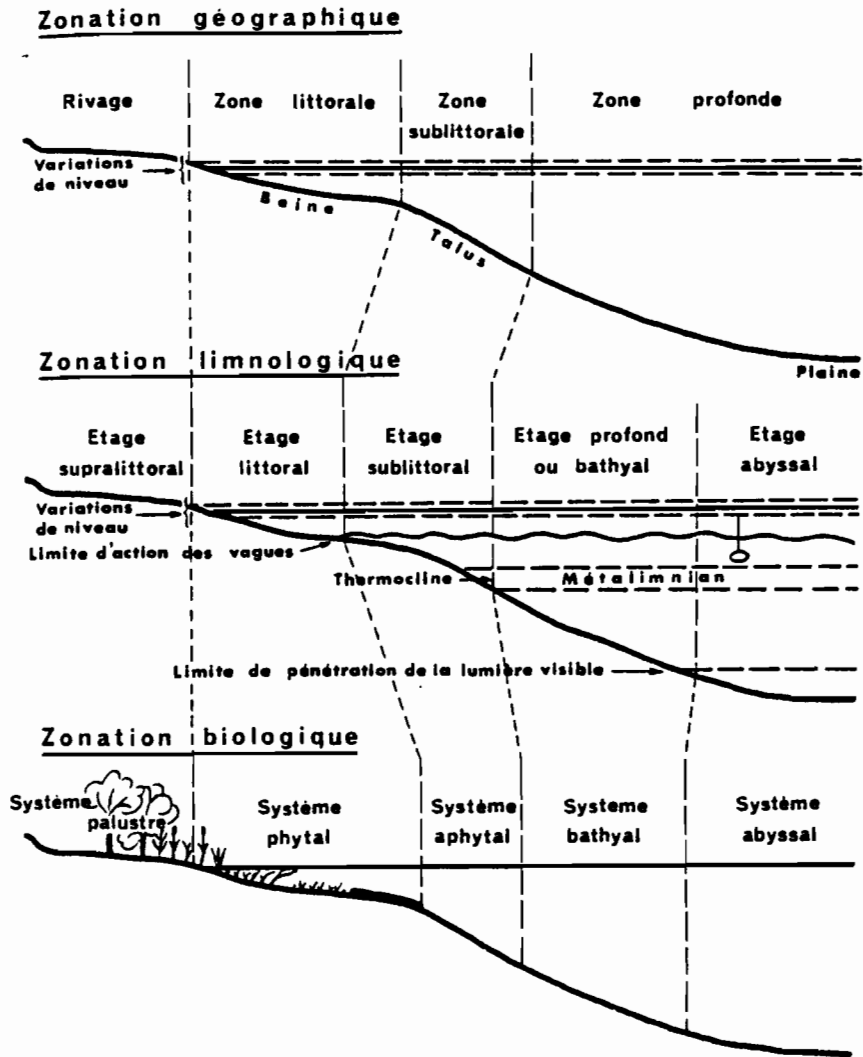


Fig. 3 - Zonation en lac (in DUSSART, 1966) -

II - CLASSIFICATION DES LACS -

Les auteurs (FINDENEGG, 1937 ; HUTCHINSON et LÖFFLER, 1956) ont donné une classification des lacs en fonction de leurs mouvements internes, du pH des eaux, du taux d'oxygène dissous ou encore de leur niveau trophique.

A - LA MEROMICTICITE -

- *LES LACS HOLOMICTIQUES* ont une densité (fonction de la profondeur d'eau et de la température) suffisamment peu variable au cours du temps qui leur permet d'entrer entièrement en circulation (exemple : le lac Turkana - BEADLE, 1974 ; COHEN, 1984).

- *LES LACS MEROMICTIQUES* ont une circulation limitée aux couches superficielles (exemple : le lac Tanganyka - DEGENS et al., 1971 ; OWEN et al., 1982).

Entre ces deux types extrêmes, certains lacs ont des eaux qui s'homogénéisent une fois dans l'année :

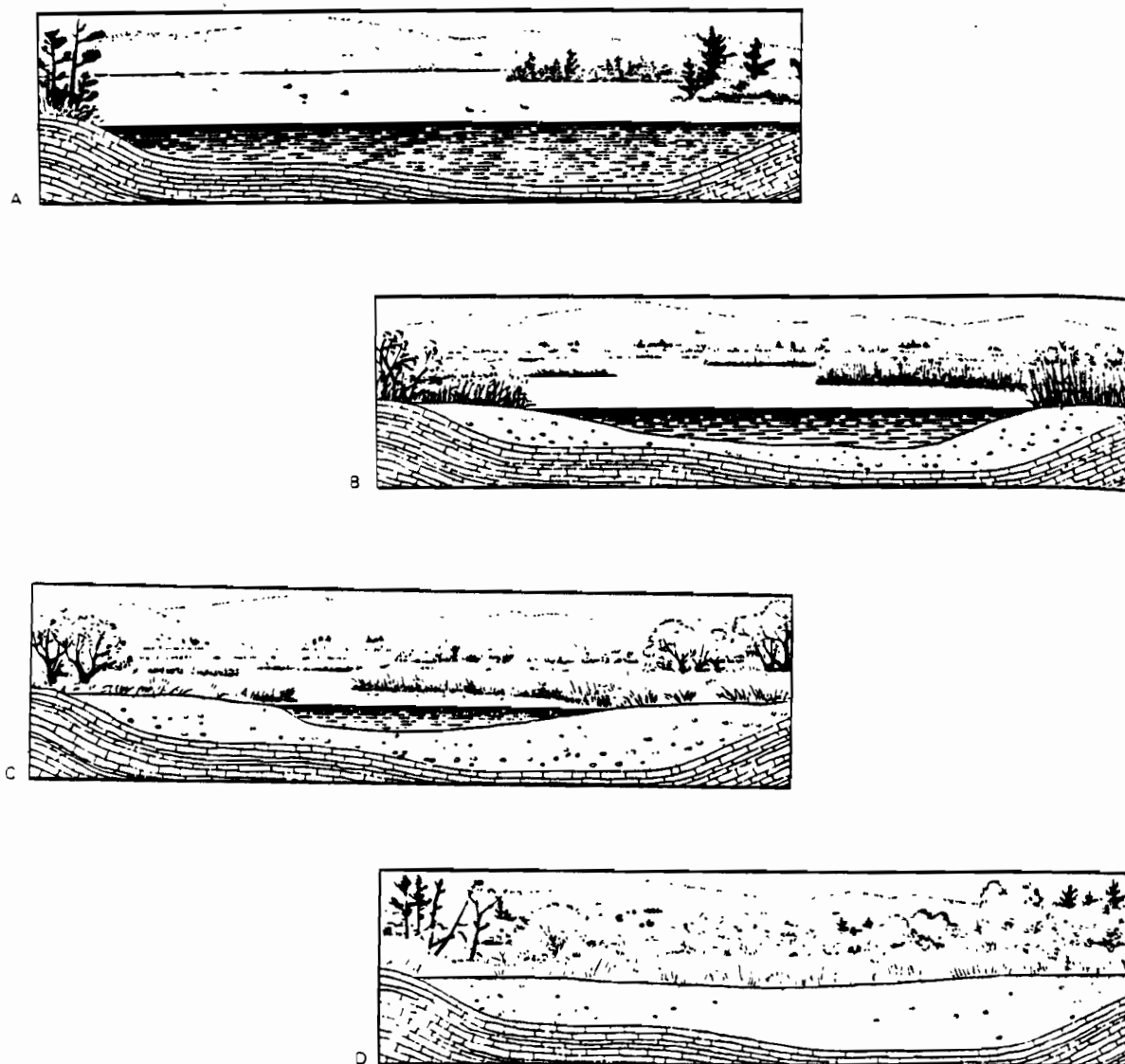
- *les lacs monomictiques* (exemple ; le Grand lac Titicaca (RICHERSON et al., 1977)
ou à plusieurs reprises
- *les lacs polymictiques* (exemple : le Petit Lac Titicaca (LAZZARO, 1981)).

B - L'EUTROPHISATION -

Tout lac est condamné à disparaître par comblement sédimentaire (Fig. 4) à la suite :

- de précipitations et dépôts de matière in situ,
- d'apports par l'érosion du bassin versant.

Ce processus inéluctable, appelé eutrophisation, résulte d'un accroissement de fertilité des eaux du lac par apports d'éléments nutritifs

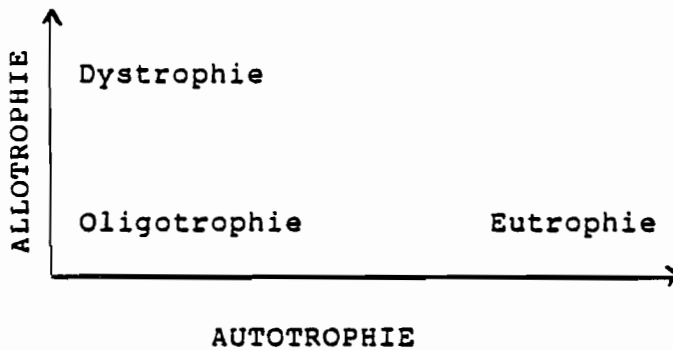


Vieillessement d'un lac. A - lac jeune, oligotrophe, B - Augmentation de la biomasse, peuplement des rives par la végétation, dépôt de sédiments, C - lac âgé, entrophe, D - comblement final. D'après Powers et Robertson, Scientific American, nov. 1966

Fig. 4 - Les étapes du vieillissement d'un lac. D'après Powers et Robertson, 1966 (in Ramade, 1978).

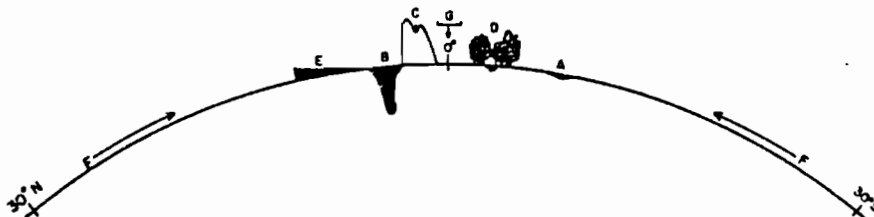
(phosphates et nitrates en particulier). Les lacs sont ainsi classés en trois types trophiques fonction de l'importance des apports en matière organique allochtone ou autochtone :

- lacs oligotrophiques,
- lacs eutrophiques,
- lacs dystrophiques, intermédiaires par rapport aux deux autres.



- Fig. 5 - Types trophiques en fonction de l'importance des contributions organiques allochtone et autochtone - d'après WETZEL, 1983 (in TÖLDERER-FARMER, 1985)

Dans un lac à maturité en état d'équilibre, il apparaît une stratification saisonnière isolant une couche chaude superficielle (*épilimnion*) d'une couche profonde d'eaux denses froides (*hypolimnion*) (Fig. 6). Cet ouvrage est consacré à l'étude d'un lac de la ceinture tropicale : le lac Titicaca (Pérou - Bolivie) situé au coeur des Andes, sur l'Altiplano par 3 808 mètres d'altitude (Fig. 7).



- Fig. 7 - Les différentes divisions des lacs tropicaux (selon NILSSEN, 1984)

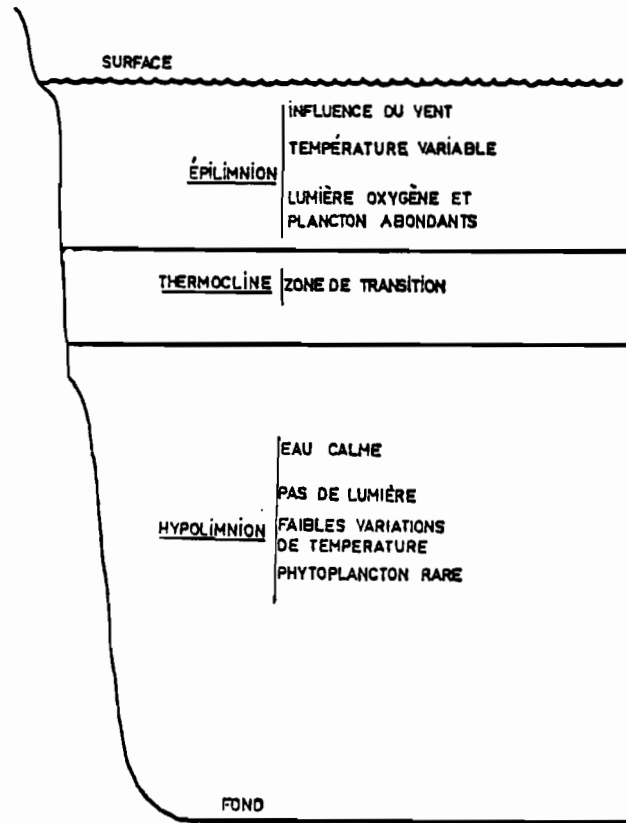


Fig. 6 - STRATIFICATION THERMIQUE dans un lac

D'après Needham, 1922.
(in Dajoz, 1975).

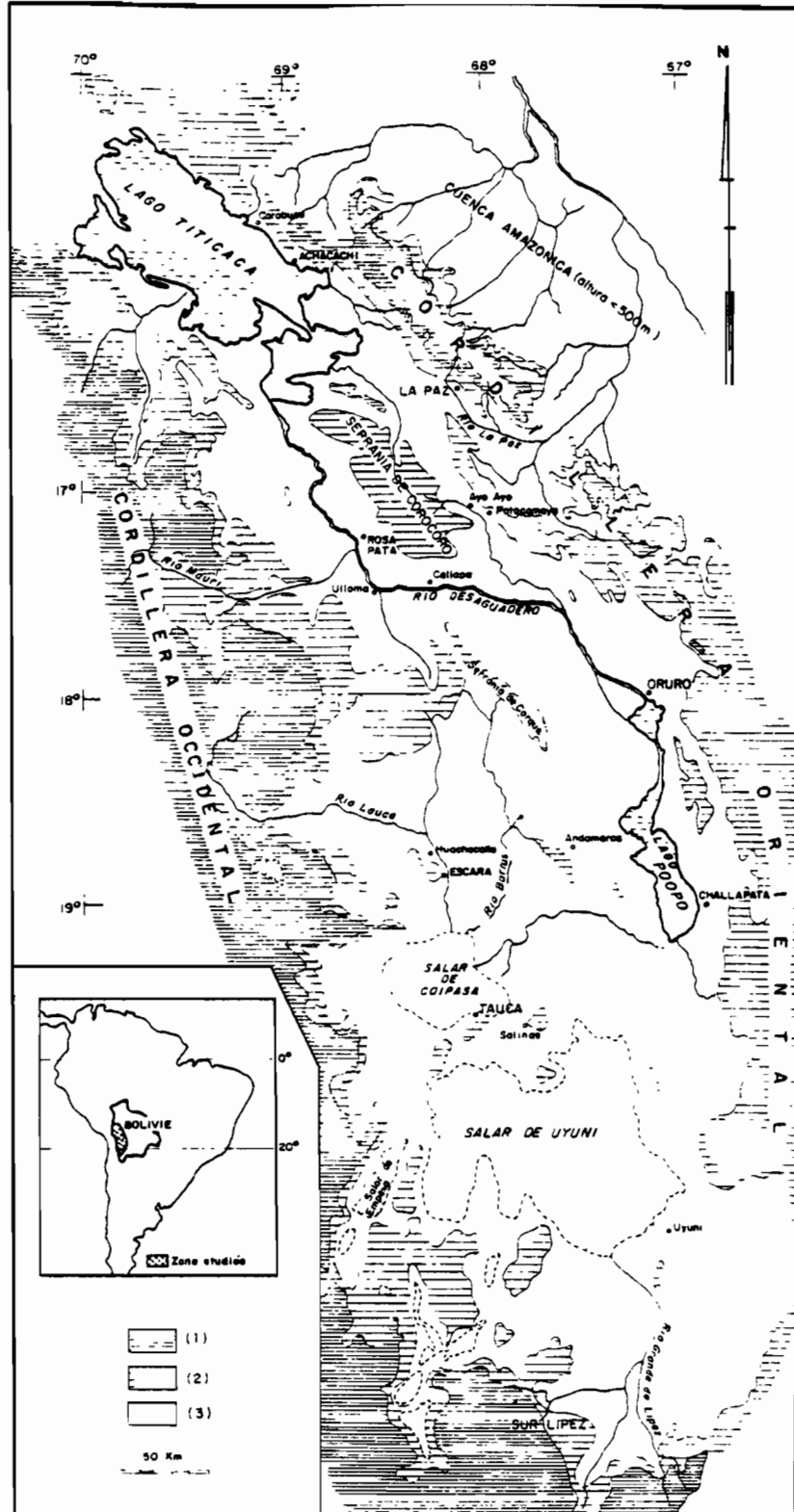
PREMIERE PARTIE
=====

L'Altiplano est un vaste bassin fermé d'âge plio-quadernaire situé à une altitude comprise entre 3 700 et 4 500 mètres. Les cordillères orientale et occidentale de la chaîne des Andes entaillées par d'importantes vallées glaciaires encerclent cette dépression (Fig. 1.1.).

Sa géologie est celle d'un bassin sédimentaire affecté d'un intense volcanisme récent, entrecoupé de nombreuses failles.

Le climat est froid et relativement sec. Les précipitations passent de 800 mm au Nord (lac Titicaca) à 50 mm au Sud (Lipez) (MONHEIM, 1956). En revanche, l'évaporation varie beaucoup moins : elle peut être estimée entre 1,50 m et 2 m/an pour tout le bassin (RISACHER, 1978). Les températures minimales vont de - 10° C au Nord à - 30° C au Sud, les maximales de 20° C à 10° C. Ces données climatiques permettent de scinder l'Altiplano bolivien en trois entités majeures qui sont, du Nord au Sud :

- le lac Titicaca,
- le lac Poopó,
- les salars (Uyuni, Coïpasa,)



1, altitudes superiores a 4.500 m ; 2, altitudes comprises entre 4.000 et 4.500 m ;
3, altitudes comprises entre 3.600 et 4.000 m.

Fig. 1.1. - Croquis de l'Altiplano bolivien.

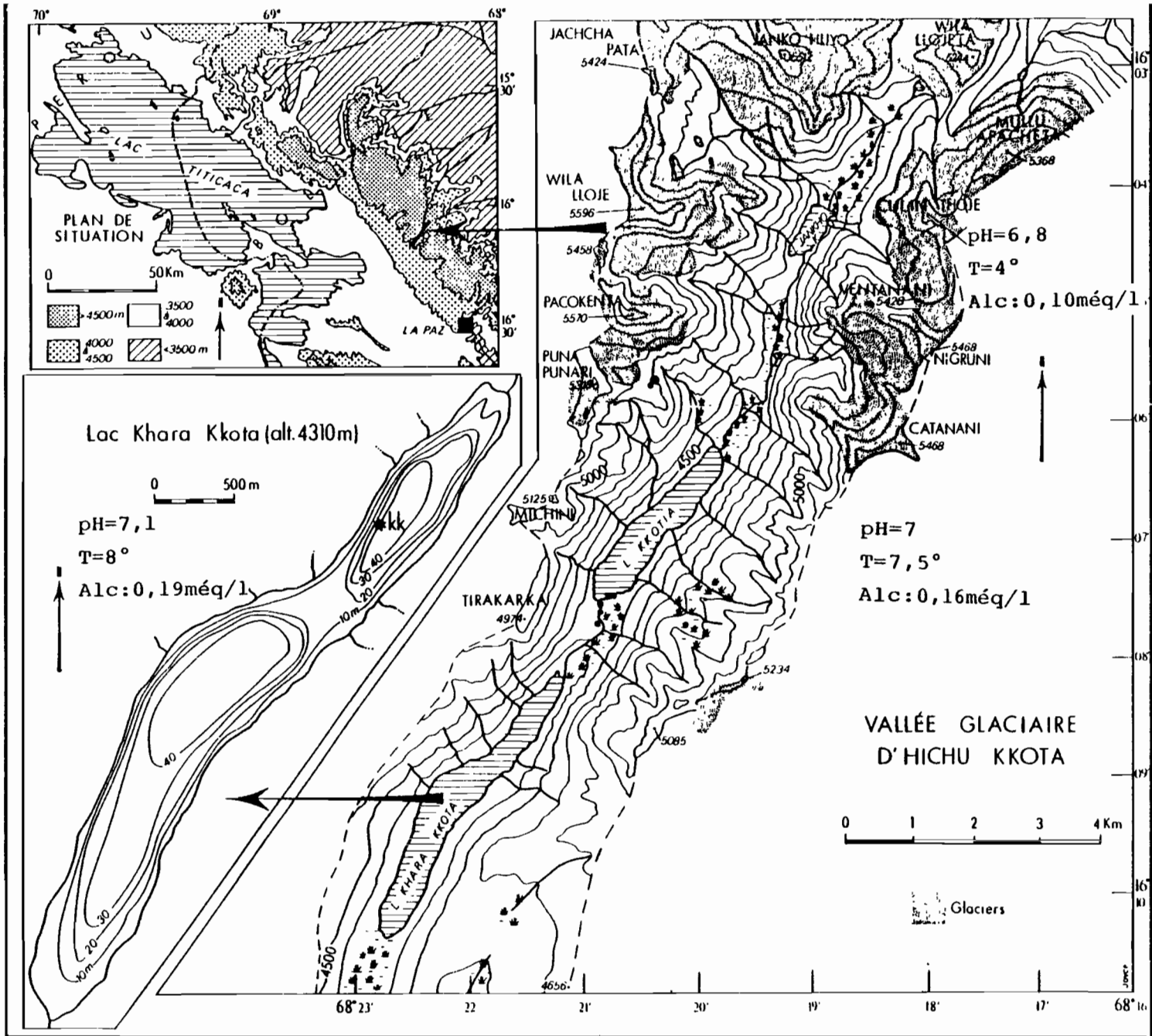


Fig. 1.3. - Lacs de la vallée glaciaire d'Hichu Kkota principaux paramètres physico-chimiques des eaux lacustres. d'après PIERRE et WIRRMANN, 1987

B - LE LAC TITICACA -

Situé à 3 808 mètres d'altitude, le lac Titicaca se compose de deux bassins : le Grand Lac et le Petit Lac (ou Huinamarca) communiquant entre eux par un étroit défilé à Tiquina (Fig. 1.4.).

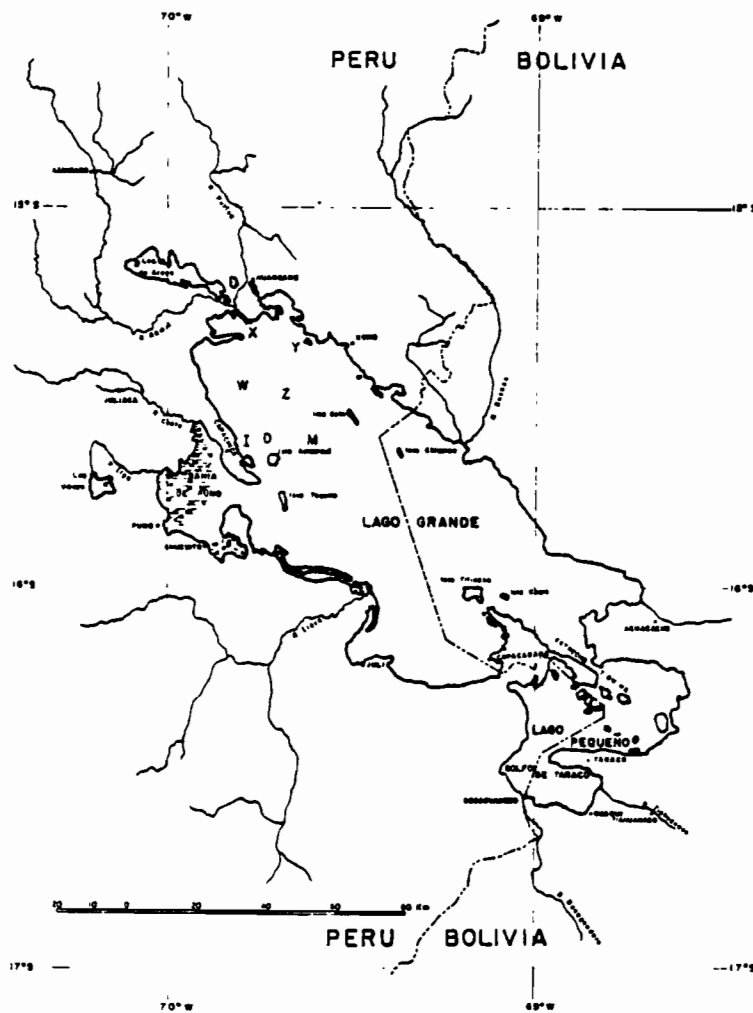


Fig. 1.4 - Lac Titicaca, principaux affluents.

1. LE GRAND LAC.

C'est une vaste dépression conique de 7 081 kilomètres carrés dont la profondeur maximale est de 284 m (CARMOUZE et JAEN, 1981 a). Les principaux affluents au système sont : les rios. Llave, Coata, Ramis, Huancané et Suhez (Fig. 1.4).

1.1. - La température :

Aux alentours immédiats du lac, l'amplitude moyenne se maintient autour de 10-12° C (Fig. 1.5). Si les températures maximales ne sont pas plus élevées, en revanche, les températures minimales sont moins basses que celles enregistrées dans les régions voisines. L'influence de l'action thermorégulatrice du lac est très nette (BOULANGE et JAEN, 1981).

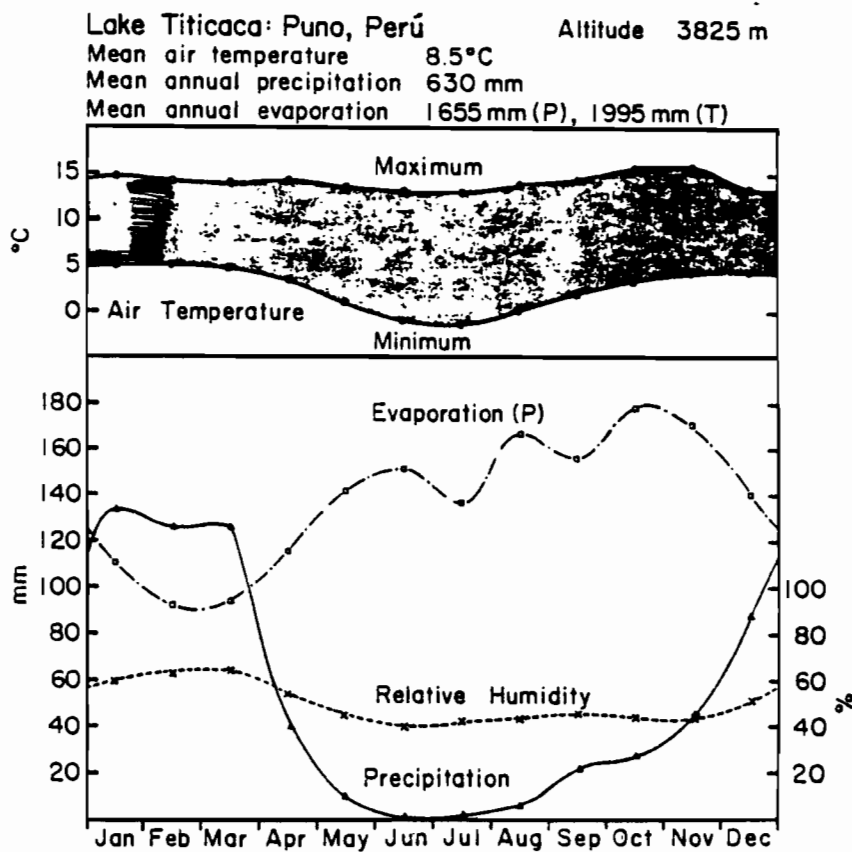


Fig. 1.5 - Climatographe établi à Puno (Pérou)
(in RICHERSON et al., 1977)

Par contre, lorsque l'on s'éloigne de la cuvette lacustre, l'amplitude moyenne augmente sensiblement pour atteindre des valeurs supérieures à 20° C dans les régions les plus élevées.

1.2. - Les précipitations :

Elles se répartissent au cours de l'année suivant quatre périodes (BOULANGE et JAEN, 1981) :

- une période de fortes précipitations de décembre à mars,
- une période de transition en avril,
- une période sèche de mai à août,
- une période de transition de septembre à novembre.

Mais la répartition est irrégulière suivant les endroits du bassin et de la surface du lac (Fig. 1.6). Les précipitations moyennes sur le Grand Lac sont de 945 mm. Ce n'est là qu'une valeur indicative ; de très fortes fluctuations interannuelles sont observées ; elles sont liées au régime climatique tropical très particulier de la région (SERVANT et al., 1971).

Les précipitations les plus fortes se produisent au centre du lac et, vraisemblablement, sur les sommets. Les masses d'air humide et chaud provenant de l'Amazonie se refroidissent lors de leur ascension, ce qui provoque par augmentation de l'humidité relative de fortes précipitations sur les sommets. Au cours de leur descente sur le lac, ces masses d'air se réchauffent entraînant de faibles précipitations au pied de la cordillère. Sur le lac lui-même, il se forme des courants ascendants chauds, spécialement durant la nuit, qui provoquent des précipitations à sa surface (Fig. 1.8).

1.3. - L'ensoleillement :

En raison de la forte nébulosité durant les mois d'été, l'intensité du rayonnement solaire varie peu au cours de l'année. Le taux d'évaporation demeure quasi-constant sur l'ensemble de l'année.

- Fig. 1.6. - Répartition des précipitations sur le bassin du lac Titicaca (in BOULANGE et AQUIZE JAEN, 1981).

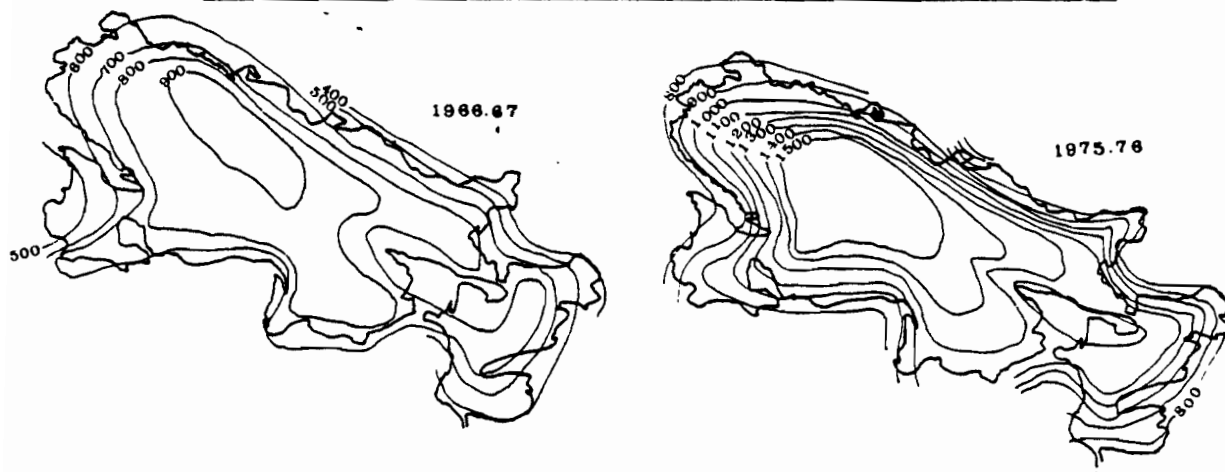
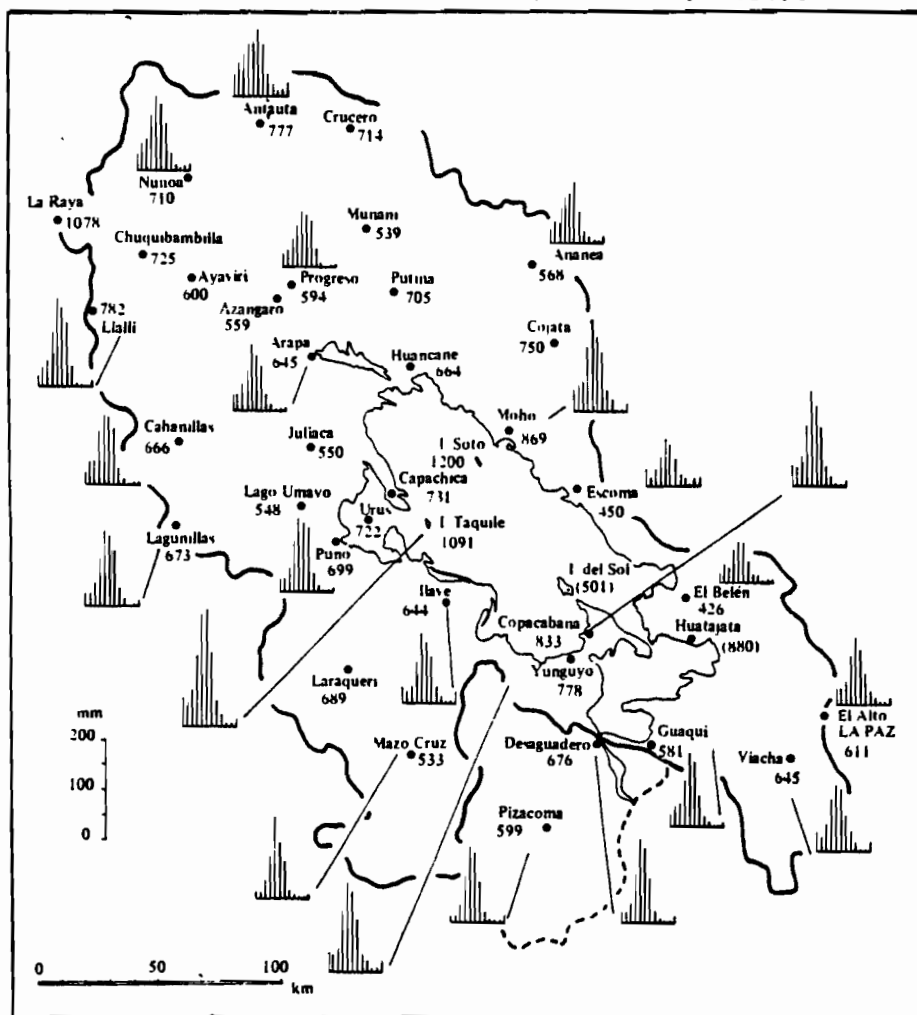


Fig. 1.7. - Tracé des isohyètes sur le lac Titicaca en années sèche et humide.

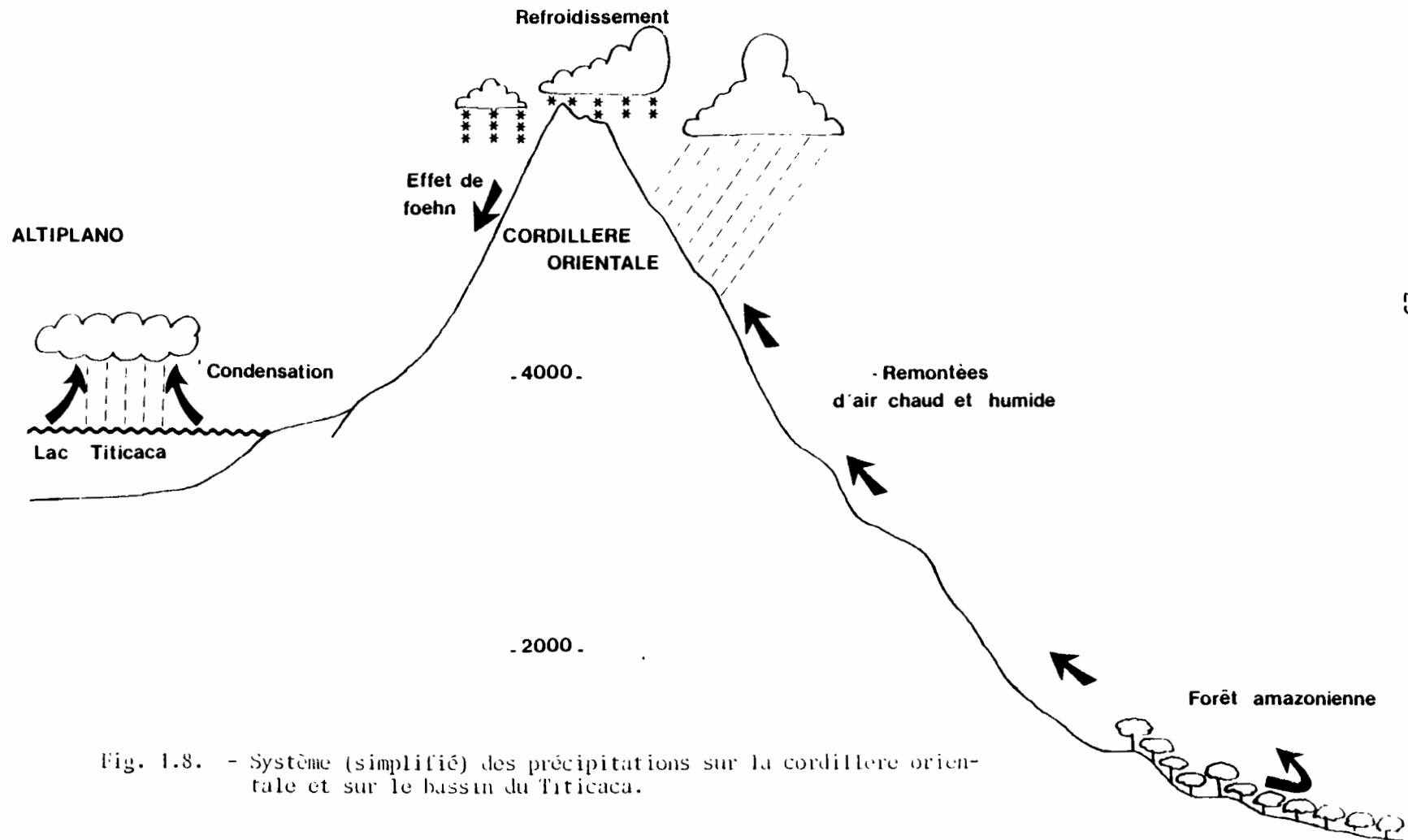


Fig. 1.8. - Système (simplifié) des précipitations sur la cordillere orientale et sur le bassin du Titicaca.

2. LE PETIT LAC.

Sa surface en eau est de 1 375 km² (CARMOUZE et JAEN, 1981 a) (Fig. 1.4). La profondeur maximale (42 m) est située au Nord, à Chua ; la profondeur moyenne n'est que de 9 m environ. Il reçoit principalement les eaux des rios Batallas, Catari et Tiwanaku. Au Sud, il existe un exutoire, le rio Desaguadero qui met en relation bassin nord (Titicaca) et bassin sud (Poopó).

A sa surface, la moyenne des précipitations est de 792 mm (BOULANGE et JAEN, 1981).

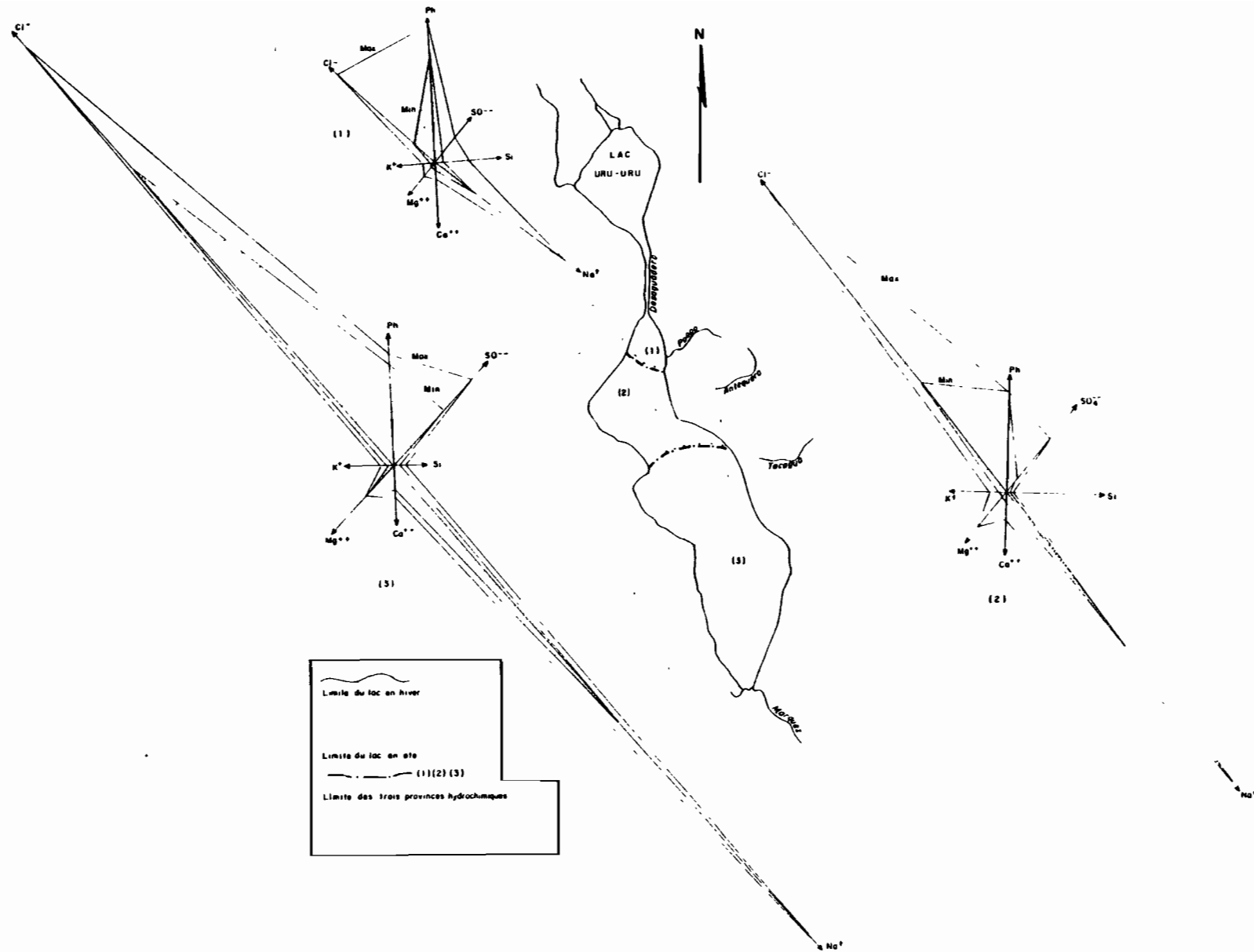
Remontant la vallée du rio Desaguadero, des vents froids de direction S-N entrent en contact avec les masses d'air humide de direction NNW-SSE provenant du Grand Lac, provoquant des précipitations au niveau de l'isthme de Yunguyo et la région des îles Paco et Taquiri.

Globalement, le bassin du lac Titicaca est soumis à un climat qui, selon la classification de THORNWAITE, 1979 est de type froid et semi-aride.

C - LE LAC POOPÓ -

Situé entre 18°26' - 19°12' de latitude Sud et 66°52' - 67°30' de longitude Ouest, le lac Poopó se trouve à une altitude moyenne de 3 686 mètres. Il reçoit principalement au Nord les eaux des rios Desaguadero et Mauri après leur traversée du lac Uru-Uru et au Sud celles du rio Marquez (Fig. 1.9). Lors d'années très pluvieuses comme en 1986, il existe un émissaire de surface : le rio Lakajahuira qui draine ses eaux vers le salar de Coīpasa. Lors de périodes moins humides, l'évacuation des eaux se fait vraisemblablement par infiltration (BOULANGE et al., 1978).

La superficie et la profondeur du lac sont très variables suivant l'année et la saison. En 1982-83, le lac était quasiment à sec alors qu'en 1986, sa profondeur maximale avoisinait 6 mètres. En années moyennes, le maximum de profondeur atteint 2,2 m en mai et s'abaisse à 1,6 m en Novembre.



~~~~~  
 Limite du lac en hiver  
 ————  
 Limite du lac en été  
 - - - - - (1)(2)(3)  
 Limite des trois provinces hydrochimiques

Fig. 1.10. - Hydrochimie du lac Poopó (d'après Servant-Vildary, 1978).

Le climat, sec et froid, est caractérisé par des pluies peu abondantes centrées sur les mois d'été, par un niveau d'ensoleillement important et par des vents forts de direction NE-SW. Les températures varient de 0° C en hiver à 14° C en été (BOULANGE et al., 1978).

Les eaux du lac Poopó sont alcalines ( $8,5 < \text{pH} < 9$ )<sup>et</sup> ont un faciès essentiellement chloruré, sulfaté-sodique. On observe un gradient de concentration des sels en solution du Nord au Sud : de 20 g/l au Nord à 40 g/l au Sud (SERVANT-VILDARY, 1978) (Fig. 1.10).

Les abords du lac sont jalonnés de lagunes temporaires ou permanentes, douces ou salées, de tailles variables. Ce sont ces milieux qui ont été échantillonnés pour des raisons techniques et de facilité d'accès aux rives.

Le lac Uru-Uru, au Nord du lac Poopó, devrait avoir des eaux oligo à mésohalines suivant la saison et le niveau d'eau.

D - LES BASSINS A EVAPORITES DU SUD DE L'ALTIPLANO BOLIVIEN  
(REGIONS DES SALARS) (Fig. 1.11)

Au Sud-Ouest du lac Poopó, s'étendent de grands lacs salés asséchés ou partiellement en eau durant les mois d'été : les salars de Coïpasa et de Uyuni. Dans cette partie des Andes, le climat est particulièrement froid et sec : (moins de 150 mm d'eau par an) (ILTIS et al., 1984).

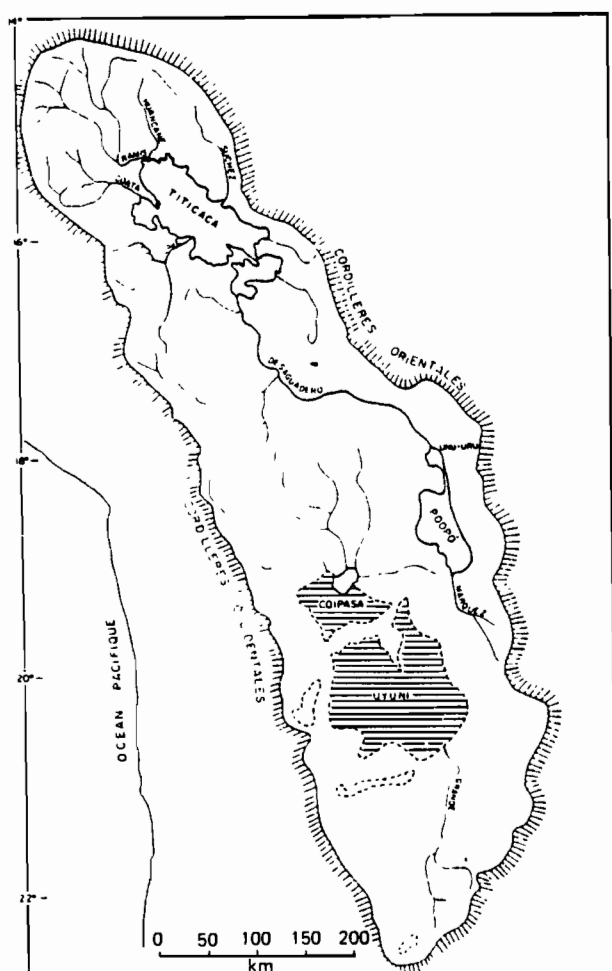


Fig. 1.11

Situation géographique des salars dans le système fluvi-lacustre de l'Altiplano.

(in CARMOUZE et al., 1978)

- CONCLUSION -

L'étude des divers environnements de l'Altiplano met en évidence l'importance des facteurs climatiques et en particulier celle des précipitations. La répartition annuelle des apports météoriques présente un gradient croissant Sud-Nord - Ouest-Est et altitudinal alors que l'évaporation demeure presque constante sur le bassin, plus faible cependant, aux altitudes très élevées (HURLBERT et al., 1976). Il s'en suit une grande variabilité des milieux lacustres : distribution, nature et chimisme.

A l'exclusion des lacs de très haute altitude, le lac Titicaca situé à l'extrémité Nord du bassin où les pluies sont maximales est le seul environnement aquatique réellement permanent. Ce document a trait tout spécialement à la faune d'ostracodes de ce lac ; une définition précise de ses caractéristiques physico-chimiques spatiales et temporelles s'avère indispensable.

## II - LE SYSTEME LACUSTRE TITICACA

La structure physique et le chimisme des eaux du lac Titicaca sont contrôlés en grande partie par la distribution des précipitations au cours d'une année.

### 1. LA REGULATION HYDRIQUE DU LAC.

L'écoulement moyen des eaux à travers le lac est illustré par la figure 1.12.

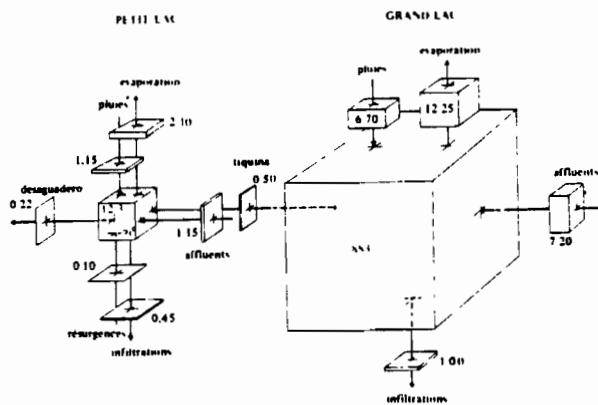


Fig. 1.12 - La régulation du système lacustre (les volumes sont exprimés en  $10^9 \text{ m}^3$ ) - (in CARMOUZE et AQUIZE JAEN, 1981)

On notera :

- la prédominance des pertes par évaporation,
- l'équilibre entre apports par les rivières et précipitations.

Le renouvellement des eaux (22,6 % , contre 1,55 % ) les apports fluvio-lacustres provenant du Grand Lac (33 %), la perte en eaux par le Desaguadero (13 %) font du lac Huinaimarca un milieu beaucoup plus ouvert que le système du Grand Lac.

## 2. LES VARIATIONS DU VOLUME DU LAC.

### 2.1. - Les variations saisonnières :

Les apports en eau (précipitations et rivières) sont concentrés sur les mois d'été (72,8% des apports annuels de décembre à mai) alors que les pertes par évaporation principalement sont réparties presque uniformément au cours de l'année. Les conséquences de cette balance entre apports par à-coups et pertes beaucoup plus uniformes vont être des fluctuations saisonnières du plan d'eau de l'ordre de 60 à 80 cm. (CARMOUZE et AQUIZE JAEN, 1981 ; Fig. 1.13).

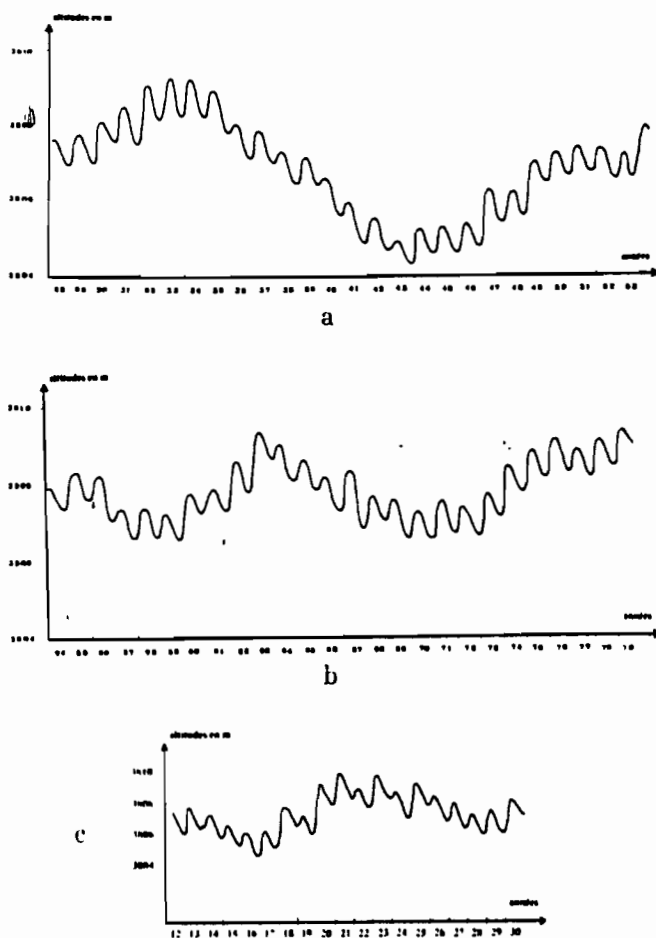


Fig. 1.13 - Niveaux du lac Titicaca à Puno (Pérou) -

(a) Période 1912-1930, (b) période 1928-1953  
(c) période 1954-1979 (in CARMOUZE et AQUIZE  
1981)

### 2.2. - Les variations interannuelles :

L'alternance de périodes humides et sèches, provoquant des déséquilibres entre les apports et les pertes à l'échelle annuelle, entraîne des variations de la hauteur du plan d'eau qui atteignent une amplitude maximale de  $\pm 2,5$  m (CARMOUZE et AQUIZE JAEN, 1981 ; Fig. 1.13). Si le volume du Grand Lac ne fluctue que de  $\pm 2$  %, en revanche, des modifications de volume égales à  $\pm 27,5$  % sont enregistrées au niveau du Petit Lac, soulignant son caractère instable.

### 3. LA REGULATION HYDROCHIMIQUE DU LAC TITICACA ET DE SES TRIBUTAIRES.

Une synthèse de la question a été réalisée (CARMOUZE et al., 1981). Je donnerai seulement les grandes lignes soulignant toutefois les parties qui intéressent notre étude plus particulièrement.

Les salures des eaux des tributaires sont généralement comprises entre 5 et 10 m/l, valeurs relativement élevées qui traduisent une forte érosion chimique. Les compositions chimiques des eaux des rios Suchez, Zapatilla, Pallina, Caçari et Challa Yahuira sont données en figure 1.14, ainsi que la situation géographique des rios (Fig. 1.15). On remarque que leurs salures varient fortement en fonction de la saison (eaux de crues ou d'étiage). Les anions  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{--}$  et  $\text{Cl}^-$  sont représentés en proportions sensiblement égales mais en période d'étiage et en début de crue, les eaux prennent un faciès chloruré-sodique.

Par rapport aux eaux entrantes, la concentration des eaux dans le lac se fait selon un facteur 4,7 pour  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  (cf. Tableau II).





- Tableau II -

Composition chimique des eaux du Lac [i]<sup>L</sup>, du GL [i]<sup>GL</sup>, du PL [i]<sup>PL</sup> et du Desaguadero [i]<sup>D</sup> en mM/l. Variation des réserves salines moyennes annuelles de 1964 à 1978 dans le Lac  $\Delta(i)^L$ , le GL  $\Delta(i)^{GL}$  et le PL  $\Delta(i)^{PL}$  en  $M \times 10^9$ . Transit de sels dissous à Tiquina, (i)<sup>T</sup>, en  $M/10^9$ /an

|                                         | [i] <sup>L</sup> | [i] <sup>GL</sup> | [i] <sup>PL</sup> | [i] <sup>D</sup> | (i) <sup>T</sup> | $\Delta(i)^L$ | $\Delta(i)^{GL}$ | $\Delta(i)^{PL}$ |
|-----------------------------------------|------------------|-------------------|-------------------|------------------|------------------|---------------|------------------|------------------|
| HCO <sub>3</sub> /CO <sub>3</sub> ..... | 2,19             | 2,21              | 1,97              | 1,90             | 0,412            | 0,394         | 0,33             | 0,06             |
| So <sub>4</sub> .....                   | 2,64             | 2,64              | 2,80              | 2,65             | 0,575            | 0,468         | 0,40             | 0,084            |
| Cl.....                                 | 7,11             | 7,10              | 7,60              | 7,95             | 1,725            | 1,28          | 1,06             | 0,22             |
| Na.....                                 | 7,78             | 7,76              | 8,40              | 8,55             | 1,855            | 1,40          | 1,16             | 0,25             |
| K.....                                  | 0,395            | 0,39              | 0,43              | 0,445            | 0,096            | 0,07          | 0,06             | 0,013            |
| Ca.....                                 | 1,63             | 1,61              | 1,51              | 1,53             | 0,332            | 0,29          | 0,25             | 0,046            |
| Mg.....                                 | 1,14             | 1,14              | 1,53              | 1,50             | 0,325            | 0,26          | 0,22             | 0,046            |
| SiO <sub>4</sub> H <sub>4</sub> .....   | 0,03             | 0,03              | 0,03              | 0,0125           | 0,003            | 0,005         | 0,004            | 0,009            |

Pour les autres éléments, ce facteur est plus faible en raison des sédimentations chimiques et biochimiques :

- réduction des sulfates en zones profondes et dans les milieux confinés,
- utilisation par les macrophytes du potassium et du magnésium,
- précipitation de CaCO<sub>3</sub> et utilisation par les Charophytes, Mollusques et Ostracodes,
- utilisation de la silice dissoute par les Diatomées et les éponges.

Les taux de renouvellement moyens annuels des sels dissous sont faibles dans le Grand Lac (à l'exception de H<sub>4</sub>SiO<sub>4</sub>), 10 à 12 fois plus importants dans le Petit Lac. On constate que la composition chimique des eaux varie très peu lors des crues et décrues du Grand Lac (2 % autour d'une valeur moyenne légèrement inférieure à 1 g/l) alors qu'elles atteignent 10 à 15 % dans le Petit Lac (1,2 g/l en moyenne) (CARMOUZE et al., 1981).

Des analyses physiques et chimiques du lac Titicaca et de sa région, il ressort que Grand Lac et Petit Lac forment deux entités bien différenciées :

- un milieu stable : le Grand Lac,
- un milieu beaucoup plus sensible aux variations saisonnières et climatiques à plus grande échelle : le Petit Lac.

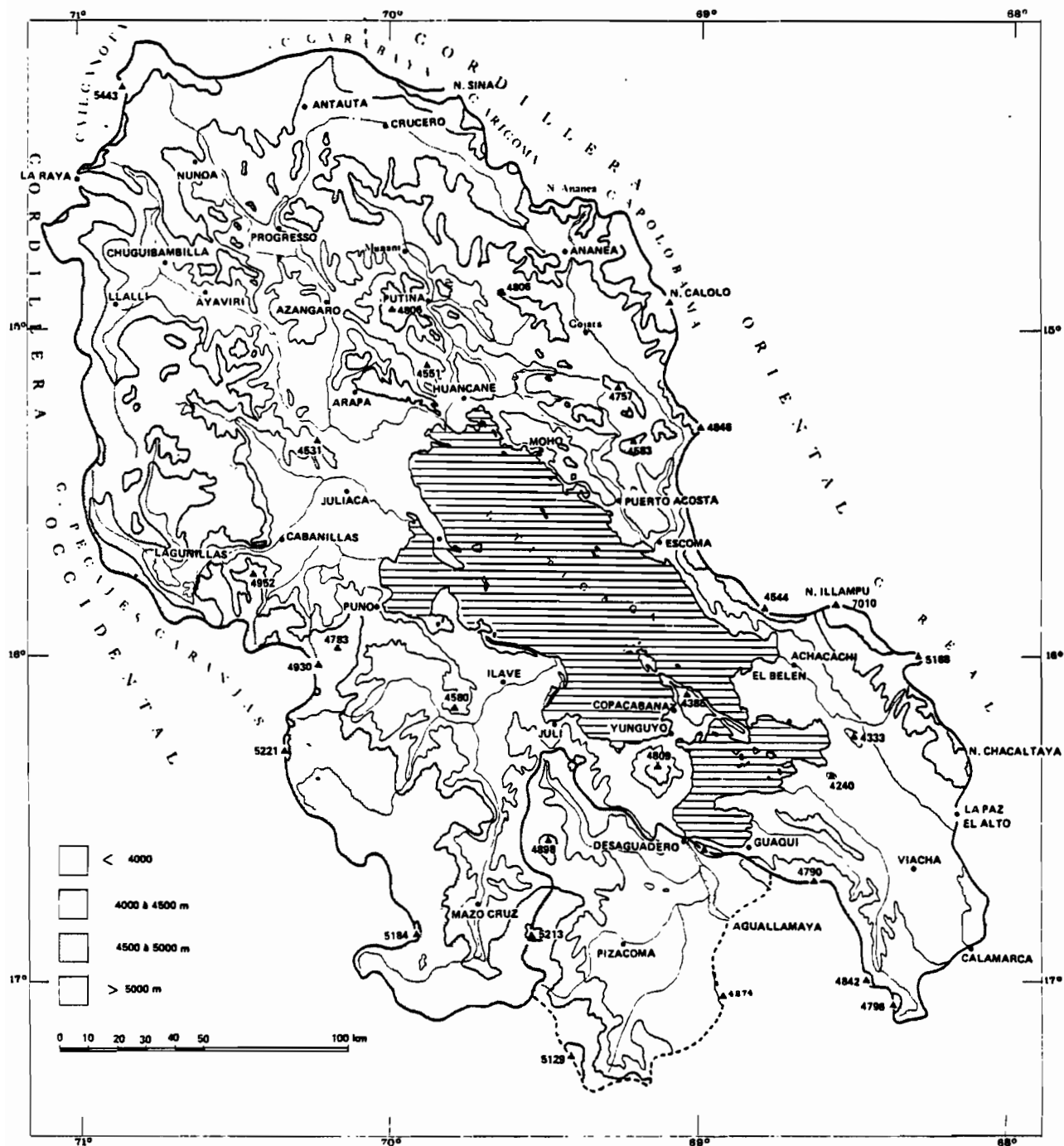


Fig. 1.16. - Carte géographique du lac Titicaca.  
(in Boulangé et Aquize Jaen, 1981).

## A - LE GRAND LAC -

### 1. INSULARITE (Fig. 1.16)

Les îles ne représentent que 0,7 % de la superficie totale. Dans la partie bolivienne, cadre de notre étude, ce sont principalement les îles du Soleil et de la Lune.

### 2. LES COTES.

#### a) *Les côtes à falaises :*

Elles caractérisent les bords du Grand Lac, y compris les îles. Le long de ces falaises, les baies sont rares, de petites dimensions, peu profondes et peuplées de *titora* et d'algues (COLLOT, 1980).

#### b) *Les côtes basses inondables :*

Elles correspondent aux rivages bordant les plaines d'inondation des rivières affluentes (rio Keka, au fond de la baie d'Achacachi).

#### c) *Les plages à galets :*

La seule zone se situe entre Juli et Copacabana.

#### d) *Les plages à sables :*

La côte située au débouché du Rio Suchez se compose d'un cordon littoral isolant la plaine d'inondation du Rio des eaux du lac.

### 3. BATHYMETRIE (Fig. 1.17)

3 unités bathymétriques apparaissent :

- une zone de grande profondeur (> 200 m) dans la partie centrale,
- une zone de profondeur moyenne (100 m) : la baie de Copacabana,
- une zone de faible profondeur (< 40 m) : la baie d'Achacachi.

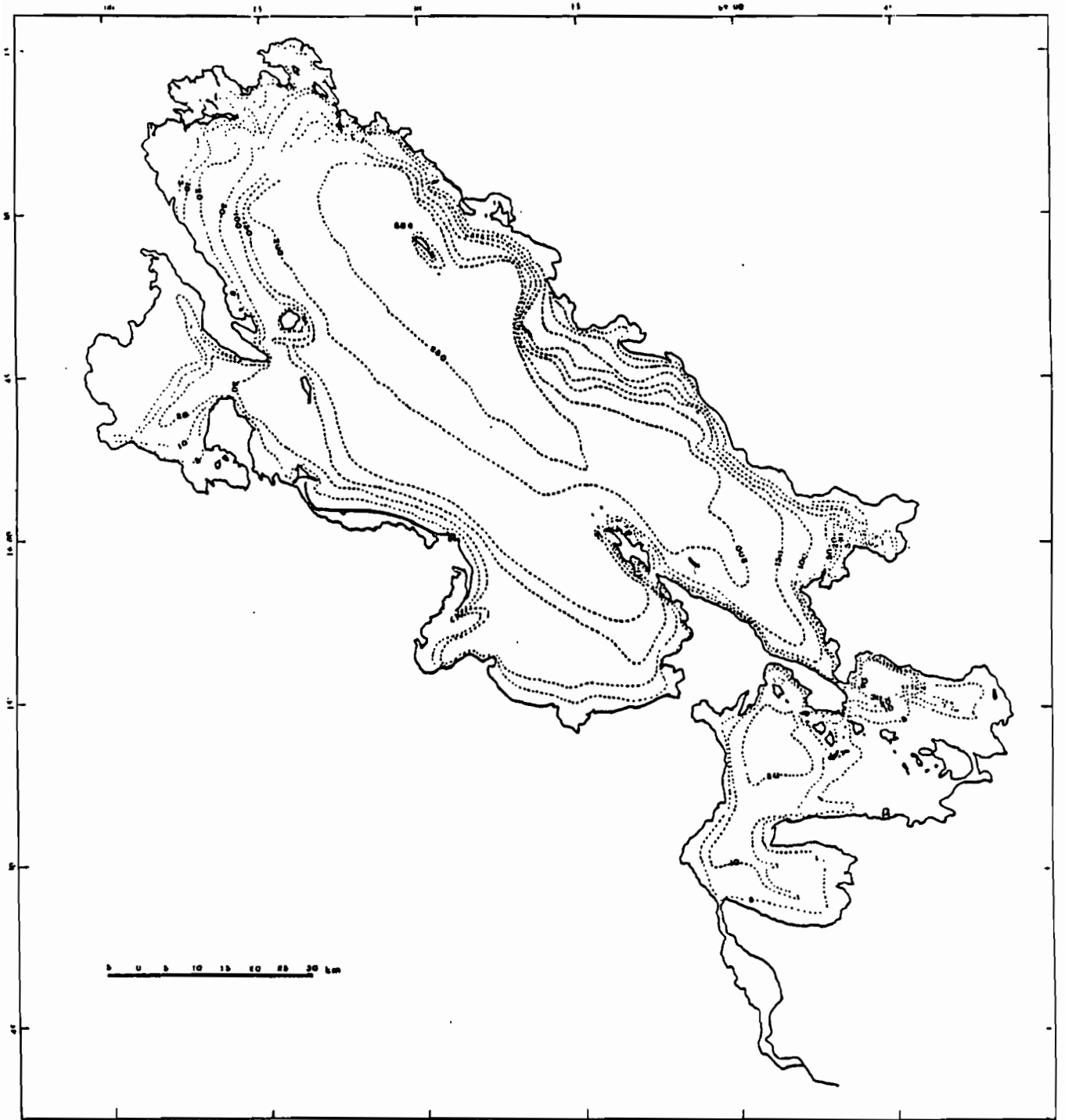


Fig. 1.17. - Carte bathymétrique du lac Titicaca. (in Boulangé et Aquize Jaen, 1981).

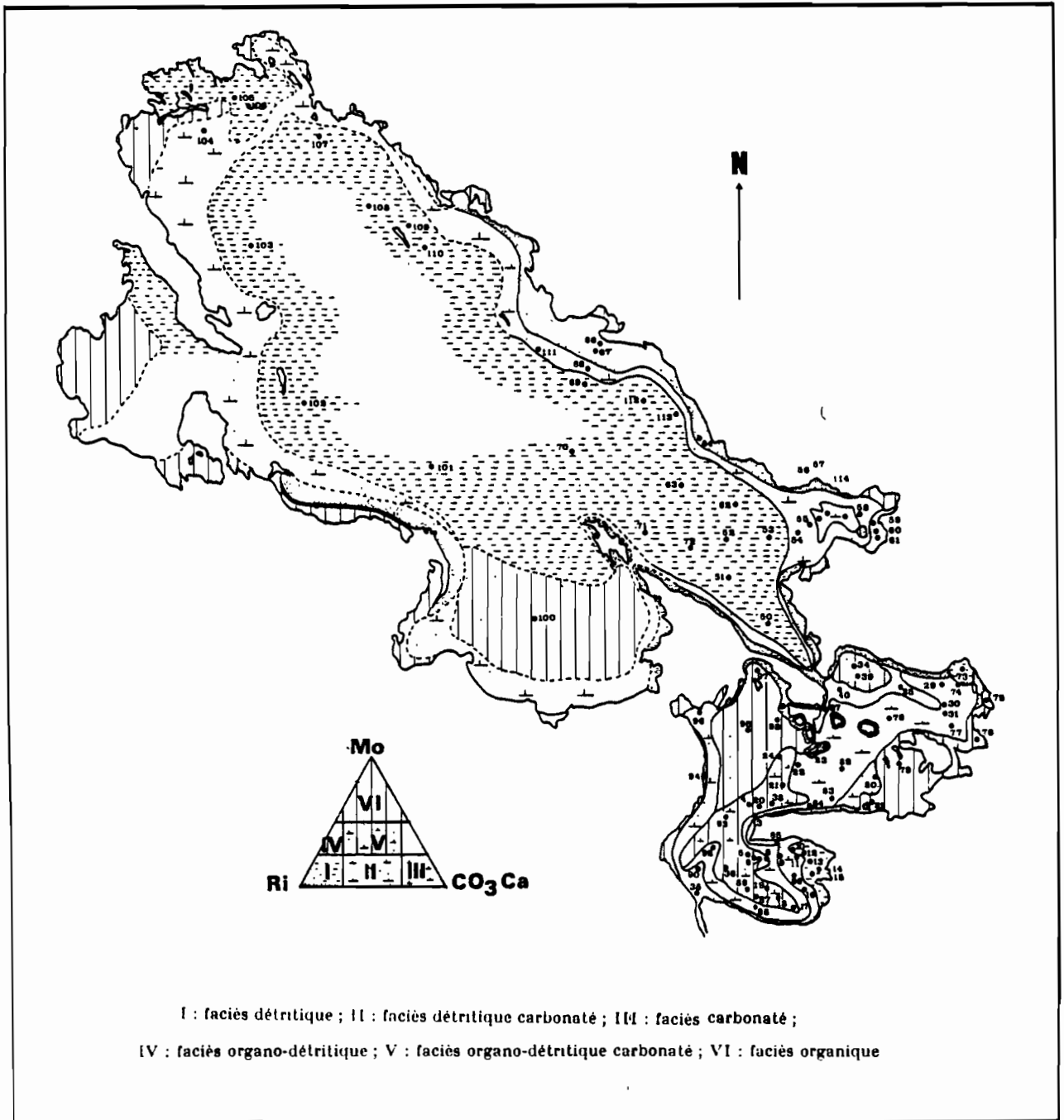


Fig. 1.18. - Carte de répartition des faciès des sédiments de surface.  
(in Boulangé et al., 1981).

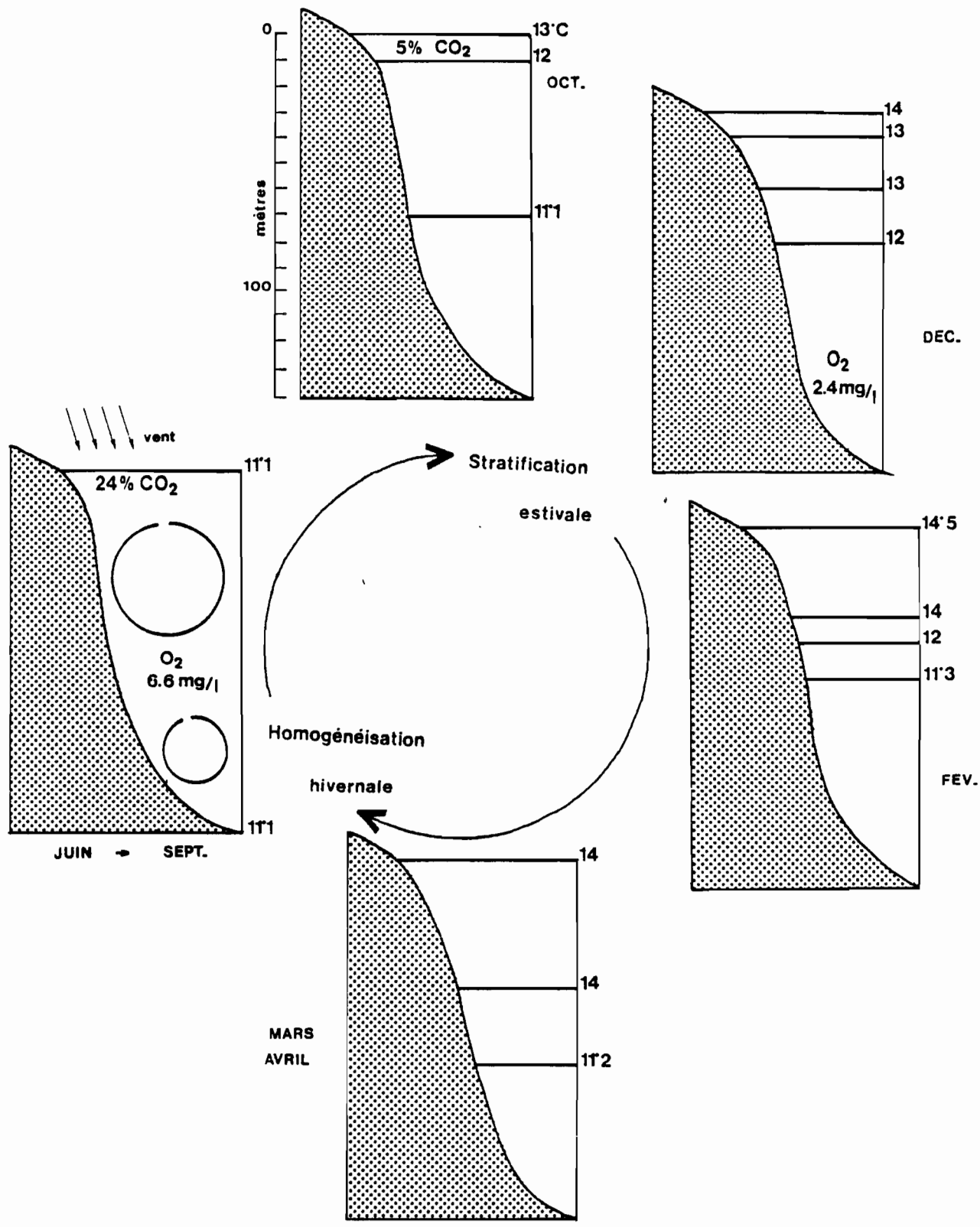


Fig. 1.19. - Métabolisme du Grand Lac au cours d'une année.

#### 4. LA SEDIMENTATION.

Une carte de répartition des faciès des sédiments de surface a été établie par BOULANGE et al. (1981) (Fig. 1.18).

Cette sédimentation contrôlée en partie par la morphologie du bassin lacustre est essentiellement composée par la fraction argileuse (montmorillonite et illite) en zone profonde. En baie d'Achacachi, les processus biochimiques prédominent (fixation du carbonate de calcium par les algues, production de matière organique par décomposition du plancton).

Cette sédimentation détermine une répartition régulière de la périphérie au centre du bassin (Fig. 1.18).

Les apports détritiques grossiers sont quant à eux confinés aux abords directs des embouchures des rivières en raison de leur piégeage par la végétation de bordure (*totoras*).

#### 5. METABOLISME DU GRAND LAC.

Les couches superficielles siège de la photosynthèse voient le développement d'une stratification diurne (POWELL et al., 1984). La production l'emporte sur la minéralisation.

Les couches inférieures sont à l'inverse appauvries en oxygène et enrichies en gaz carbonique dissous.

Les échanges verticaux entre les 2 couches sont rendus difficiles. Une thermocline apparaît dans les zones de profondeurs supérieures à 20 m et se maintient une grande partie de l'année (Fig. 1.19).

De fin juin à septembre, l'homothermie est rétablie permettant les échanges verticaux. C'est ainsi que l'on observe dans l'épilimnion un accroissement en CO<sub>2</sub> dissous et en silice à partir du fond.

Echanges verticaux et stratification vont influencer la répartition du plancton au cours de l'année (RICHERSON et al., 1977).

Le Grand Lac se range d'après HUTCHINSON et LÖFFLER (1956) dans la catégorie des lacs monomictiques chauds. Avec une production primaire supérieure à 500 g C.m<sup>-2</sup>. an<sup>-1</sup>, le Grand Lac peut être classé parmi les lacs eutrophes.

## B - LE PETIT LAC (HUINAIMARCA) -

Il communique avec le Grand Lac par le détroit de Tiquina (800 m de large) qui est en réalité un seuil de 20 m de profondeur.

### 1. INSULARITE (Fig. 1.20)

Les îles sont relativement nombreuses (4,2 % de la superficie). Une rangée d'îles (Taquiri, Paco, Calahuta) scinde le lac en 2 unités topographiques :

- un bassin NE qui comprend la fosse de Chua,
- un bassin W qui se compose de la baie de Taraco et de la cuvette Ouest.

### 2. LES COTES.

Comme dans le Grand Lac, on distingue 4 types principaux de côtes : les côtes à falaises et les côtes basses inondables (Batallas et Tiwanaku), les plages à galets et à sables .

### 3. BATHYMETRIE. (Fig. 1.20)

La carte bathymétrique montre que le lac Huinamarca peut se diviser en 3 entités :

- la cuvette de Chua profonde de 42 m au Nord,
- la cuvette Ouest profonde d'une trentaine de mètres,
- la partie centrale de très faible profondeur (< 10 m).

Les zones de très faibles profondeurs représentent en fait 60 % de la surface du petit lac. C'est un milieu de prédilection quant à la prolifération des macrophytes. Cette particularité va, du reste, influencer sur les processus sédimentaires.

### 4. SEDIMENTATION. (Fig. 1.18)

On remarque la prépondérance des faciès carbonatés et détritiques carbonatés qui contiennent des restes de plantes et coquilles de Mollusques et d'Ostracodes. Le faciès organo-détritique occupe les zones profondes.

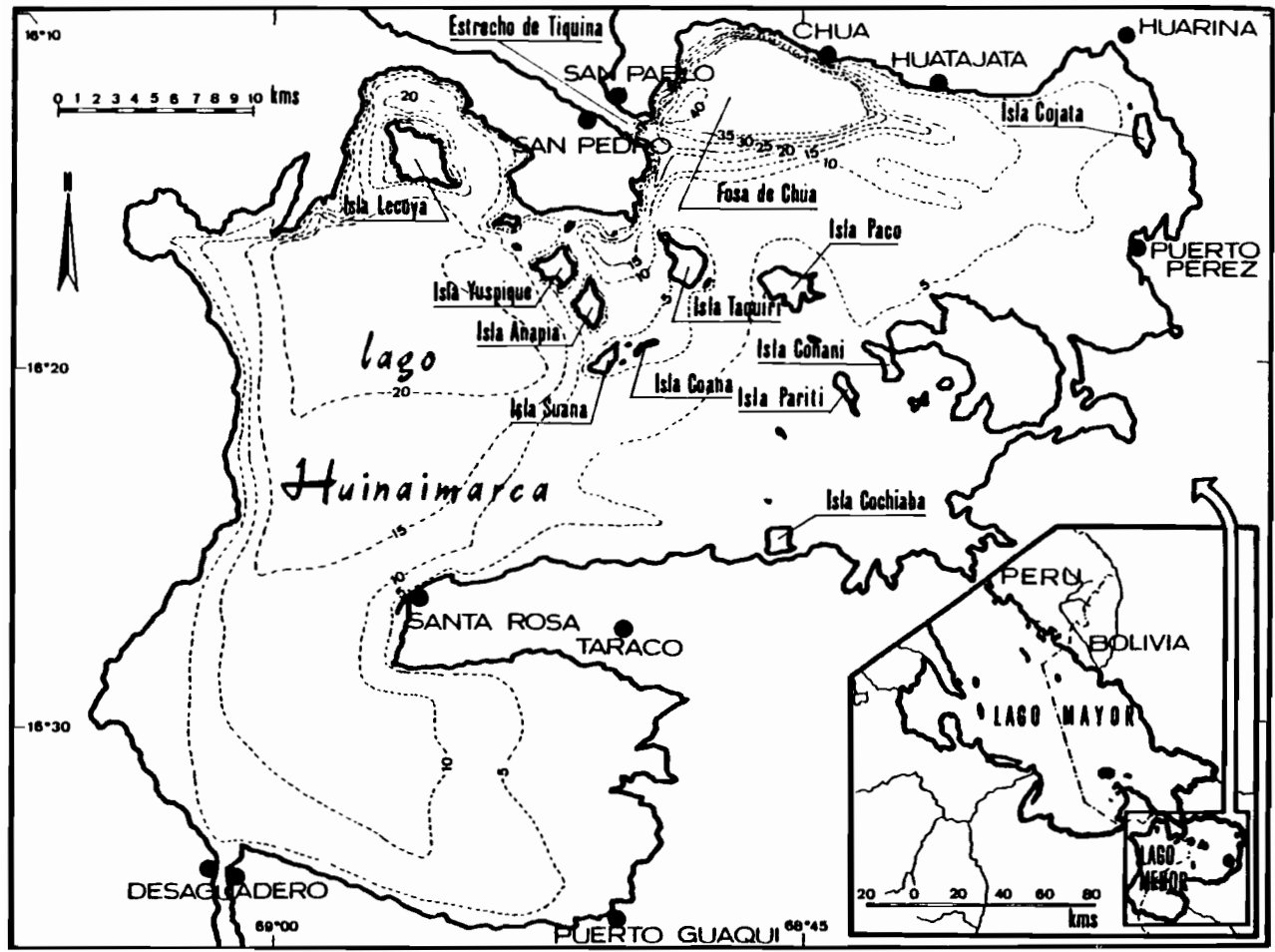


Fig. 1.20. - Carte bathymétrique du Petit Lac Titicaca ou Huinaimarca.

## 5. METABOLISME DU PETIT LAC.

La température des eaux superficielles subit le contraste saisonnier :

- une période froide de mai à octobre ( $< 8^{\circ}\text{C}$  en juillet)
- une période chaude de décembre à février ( $> 14^{\circ}\text{C}$ )

La stabilité thermique est faible sur la majeure partie du lac. Seule la fosse de Chua permet le développement et le maintien d'une thermocline aux alentours de l'isobathe - 20 m en novembre. Elle s'enfonce progressivement pour disparaître en avril-mai sous l'action conjuguée du refroidissement des eaux de surface et du brassage par le vent (Fig. 1.21). La fosse de Chua est à rapprocher du type monomictique chaud, comme le Grand Lac.

Le reste du lac Huinamarca est caractérisé par une stratification diurne apparaissant le jour sous l'action du réchauffement occasionné par l'action solaire, stratification qui disparaît lors du refroidissement nocturne accéléré par le régime de brises solaires.

Cette stratification thermique se développe dans les premiers mètres de la tranche d'eau ; elle atteint une amplitude maximale de  $2^{\circ}\text{C}$ .

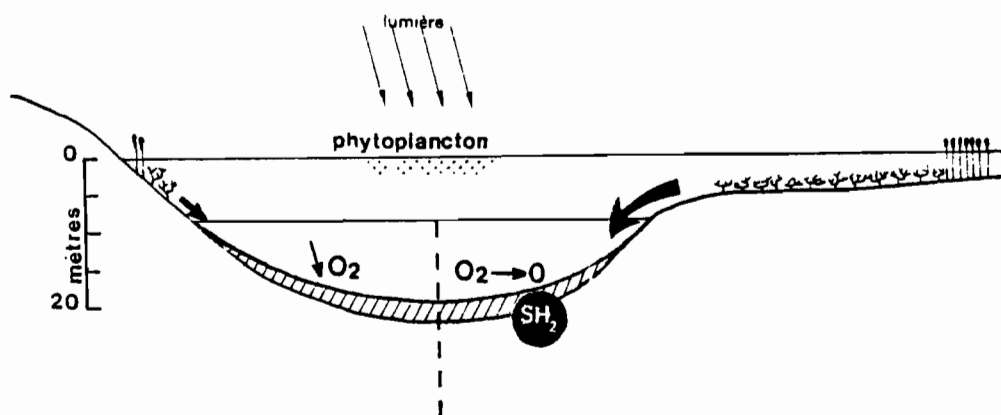
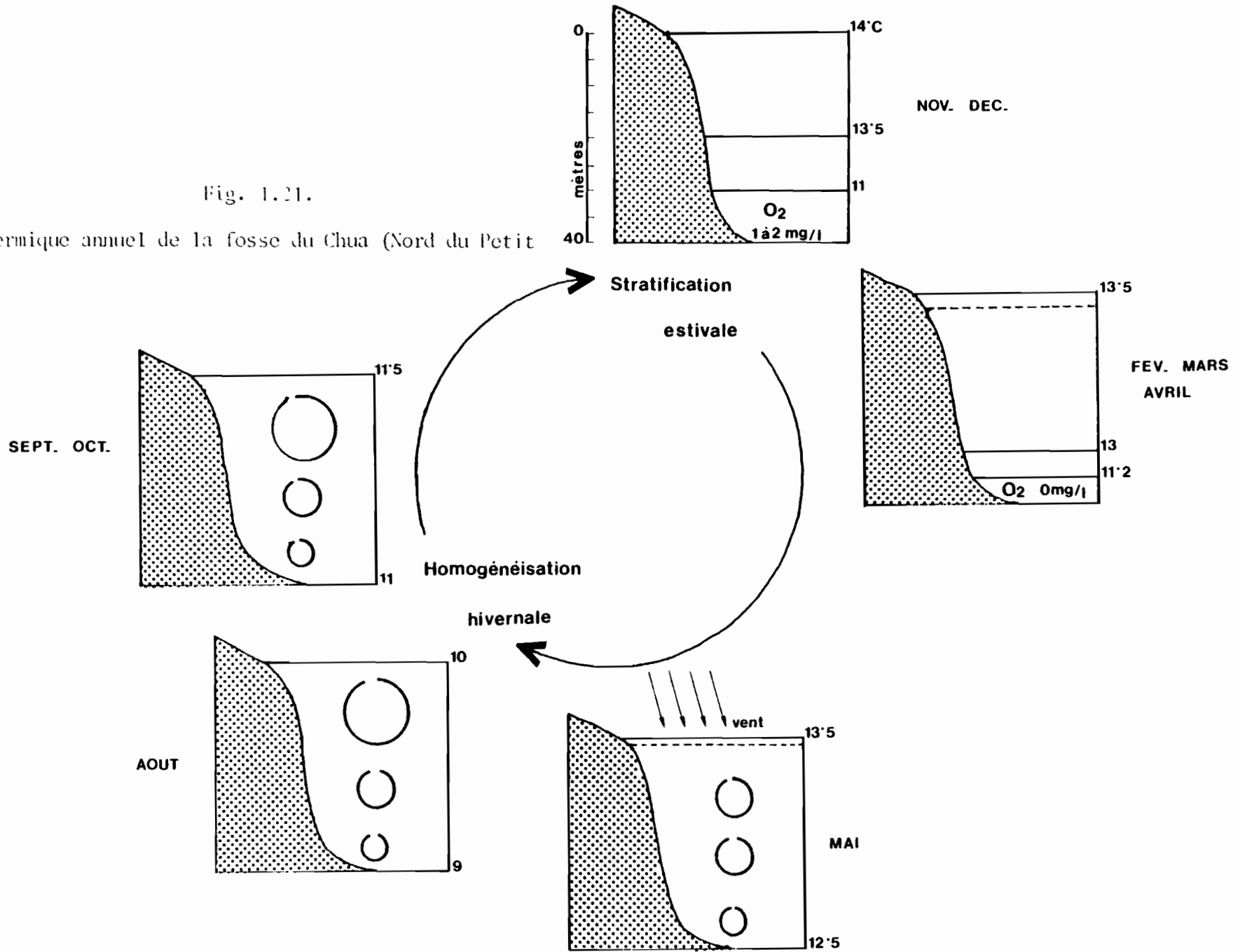


Fig. 1.22 - Structure physico-chimique de la cuvette Ouest -

Cette caractéristique confère au Petit Lac un caractère polymictique chaud.

Cycle thermique annuel de la fosse du Chua (Nord du Petit Lac).

Fig. 1.21.



La biomasse et la production primaire ont été étudiées par LAZZARO 1981-1982. Il semble qu'il y ait un léger maximum de phytoplancton en été - automne.

Avec des productions primaires annuelles respectivement de  $200 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  et de  $50 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  la fosse de Chua et le reste du Petit Lac, sont classés parmi les lacs méso-eutrophes et oligotrophes.

#### - CONCLUSION -

Les analyses de la morphologie du bassin lacustre, de la composition chimique des eaux et de la structure hydrologique (métabolisme) étroitement liée au caractère saisonnier du climat régional soulignent l'hétérogénéité des milieux. Il est possible de diviser le lac Titicaca s.l. en trois entités :

- le GRAND LAC : eutrophe, milieu stable
- le PETIT LAC {
  - la fosse de Chua : méso-eutrophe, stable
  - la cuvette Ouest : oligotrophe, instable

La figure 1.23 illustre la complexité de la chaîne alimentaire, les échanges de matière d'un niveau trophique à un autre, en soulignant la place occupée par les invertébrés benthiques.

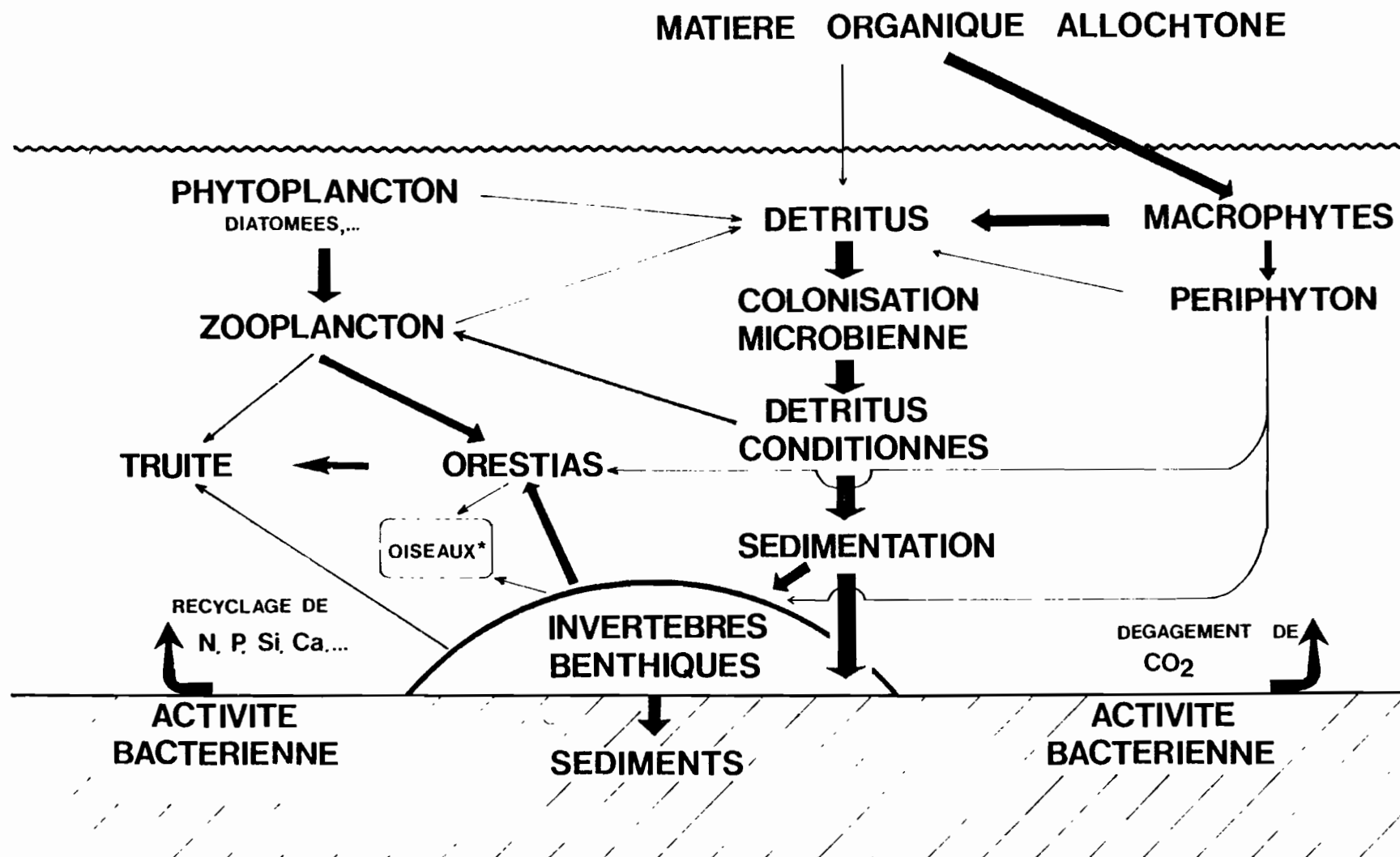


Fig. 1.23 - Les transferts d'énergie au sein de la biocénose du lac Titicaca.





DEUXIEME PARTIE

>>><<<

## I - METHODOLOGIE -

### 1. L'ECHANTILLONNAGE : LOCALISATION DES ECHANTILLONS DE SURFACE.

Au total, 150 échantillons de sédiments lacustres actuels ont été analysés dans ce travail ; ceux-ci se répartissent en divers points de l'Altiplano bolivien :

- le lac Titicaca,
- les lacs Poopó - Uru-Uru et leurs environs,
- les lacs et tourbières des vallées glaciaires d'Hicchu Kkota et d'Ovhejuho.

Les prélèvements ont été réalisés depuis 1980 par diverses équipes de l'ORSTOM et en différentes périodes de l'année :

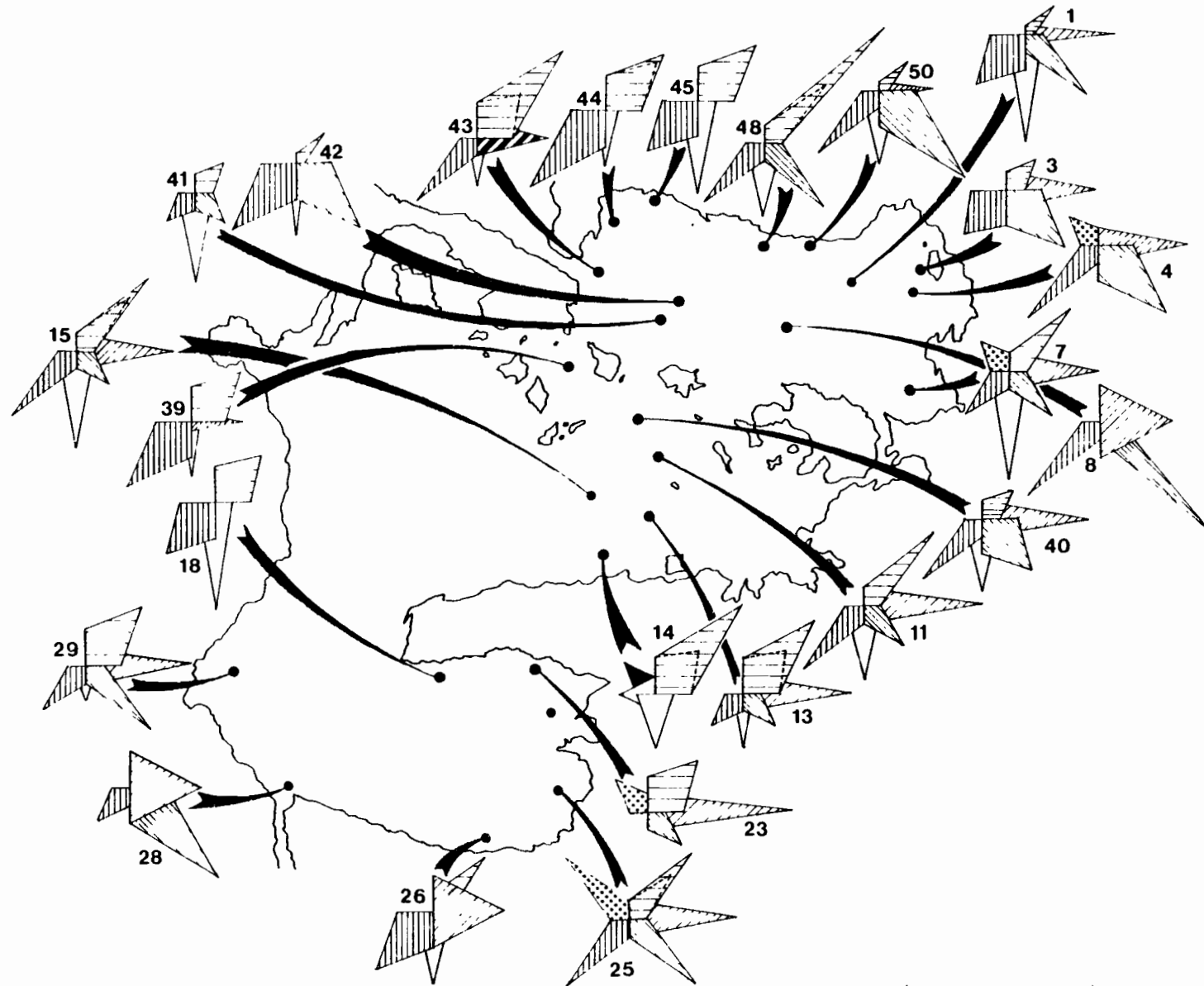
- Prélèvements de MAGAT et YBERT (1980)
- " de WIRRMANN (1983, 1985)
- " de WIRRMANN, CARBONEL et MOURGUIART (1986)
- " de ILTIS (1985)

### 2. PRESENTATION DES RESULTATS.

La méthode cartographique nous a paru être la meilleure pour comparer les résultats obtenus dans les nombreuses stations (Fig. 2.1, 2.2, et 2.3). Elle présente, en effet les avantages suivants :

- image dans l'espace de la distribution des Ostracodes dans leur cadre de vie ;
- évaluation (par superposition des données) de l'influence que peuvent avoir les facteurs physiques internes du bassin, à savoir : nature des sédiments, rôle des herbiers, profondeur d'eau, proximité d'une rivière....

Fig. 2.1. - Répartition des associations d'Ostracodes dans le lac Huinamarca (mission 1980).



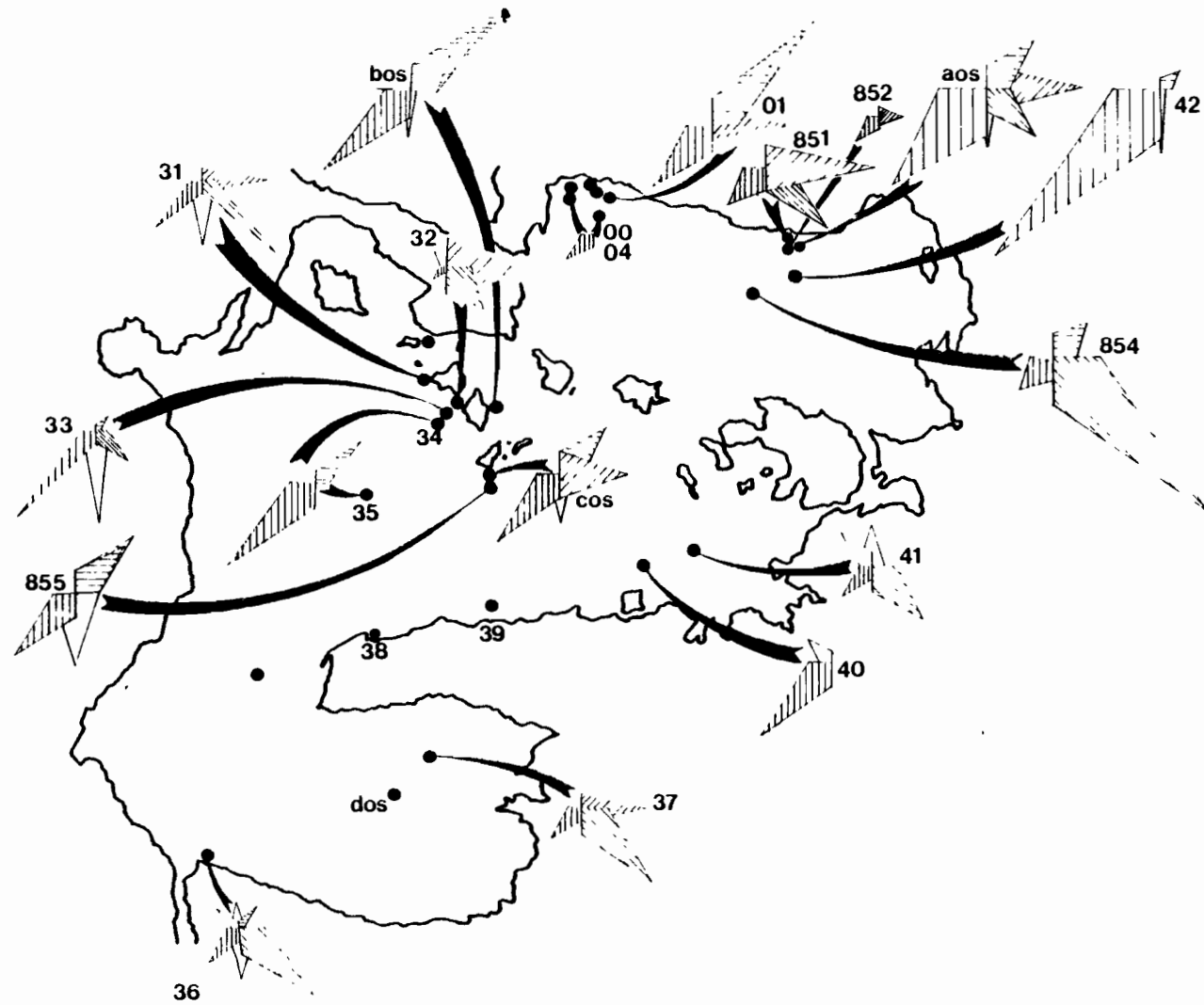


Fig. 2.2. - Répartition des associations d'Ostracodes dans le lac Humaitarica (missions 1985, 1985 et 1986).

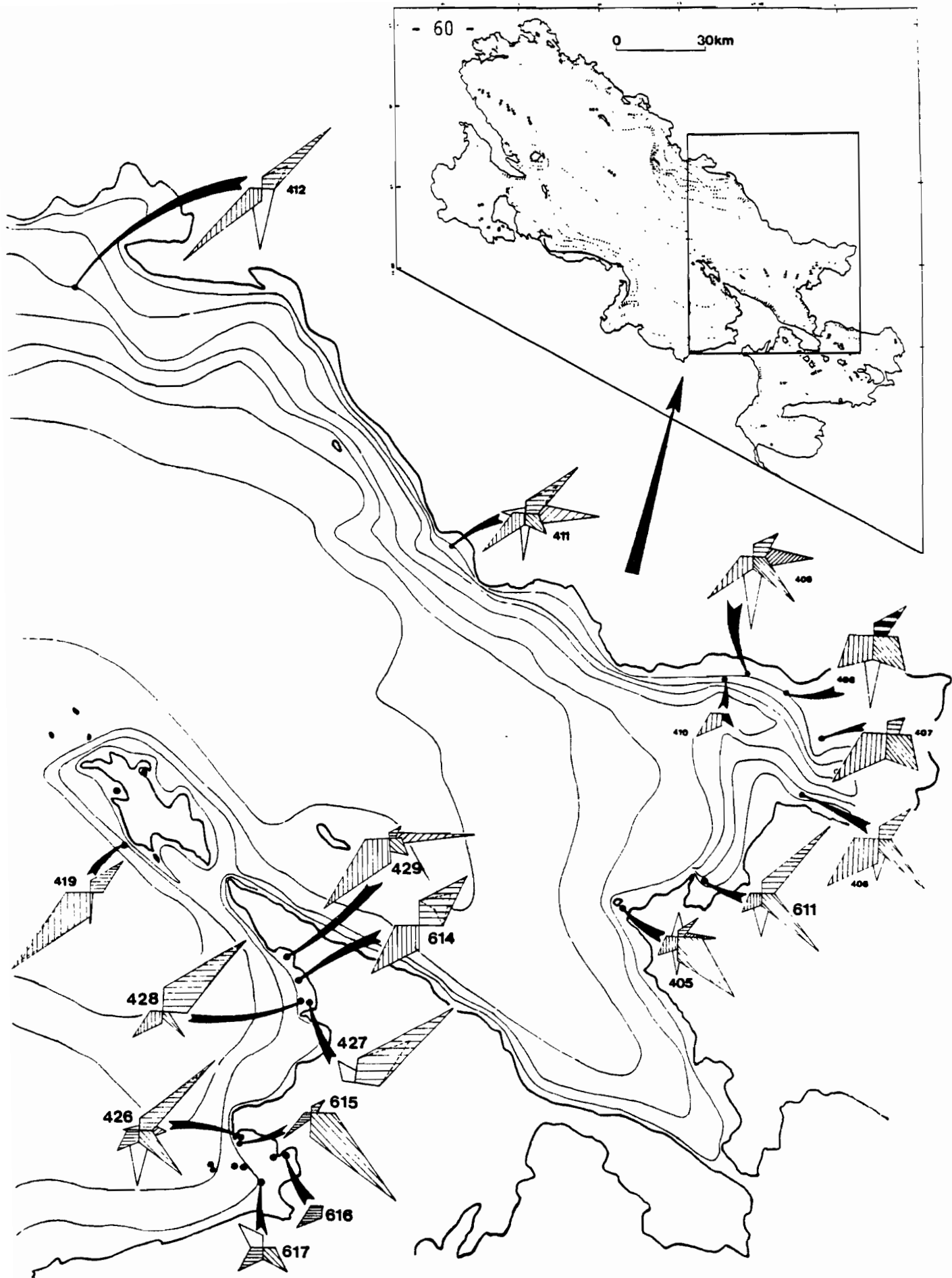


Fig. 2.3. - Répartition des associations d'Ostracodes dans le Grand Lac Titicaca (missions 1985 et 1986).

Baie de CHALLA

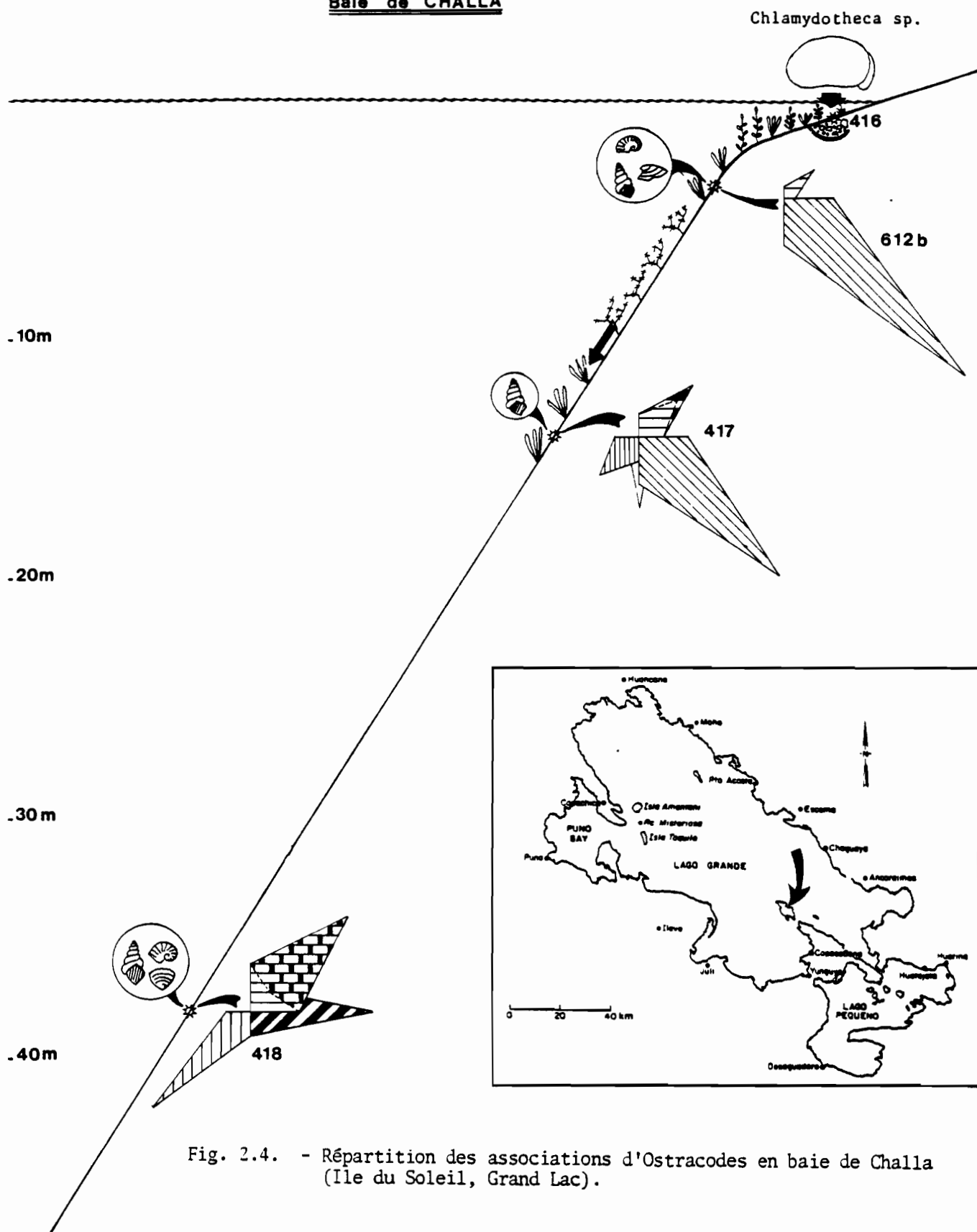


Fig. 2.4. - Répartition des associations d'Ostracodes en baie de Challa (Ile du Soleil, Grand Lac).

En divers points du Grand Lac, lorsque l'échantillonnage a été réalisé de manière serrée, cette méthode n'est plus applicable. La répartition des associations d'Ostracodes est donnée sous forme de profils bathymétriques (Fig. 2.4, 2.5 et 2.6).

En parallèle à l'étude menée sur les Ostracodes, j'ai observé en détail la fraction supérieure à 63  $\mu$  (détritiques, restes de végétaux, d'animaux : poissons ou batraciens, éponges et spicules, Mollusques ....) Ceci m'a permis de caractériser les milieux où ne vivent pas (ou ne se conservent pas post-mortem) les Ostracodes. Une telle étude s'avère indispensable pour une bonne définition des environnements. Une illustration est jointe (Fig. 2.7).

Baie au Nord de l'ILE DU SOLEIL

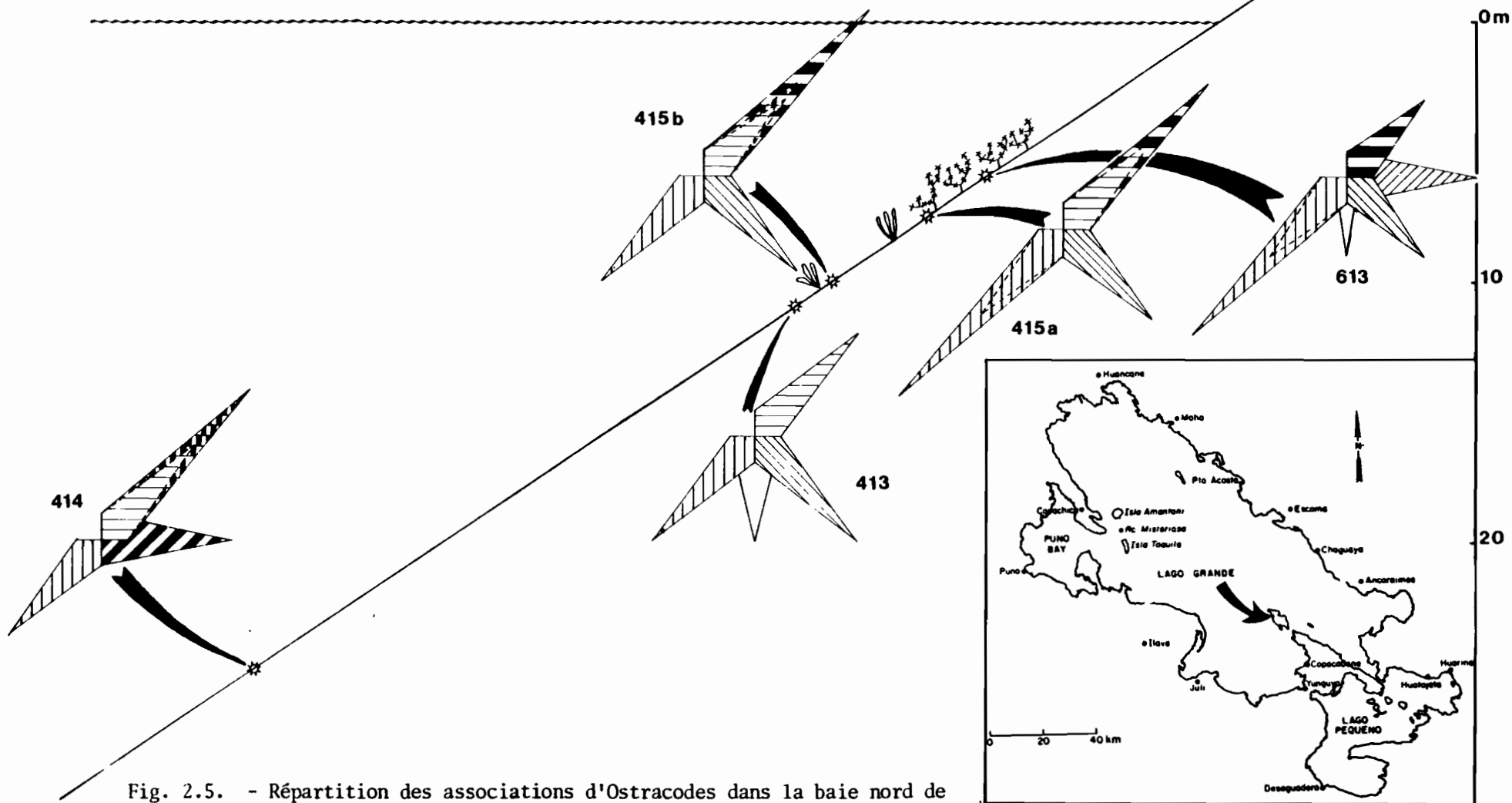


Fig. 2.5. - Répartition des associations d'Ostracodes dans la baie nord de l'Ile du Soleil (Grand Lac).

Baie de YUNGUYO

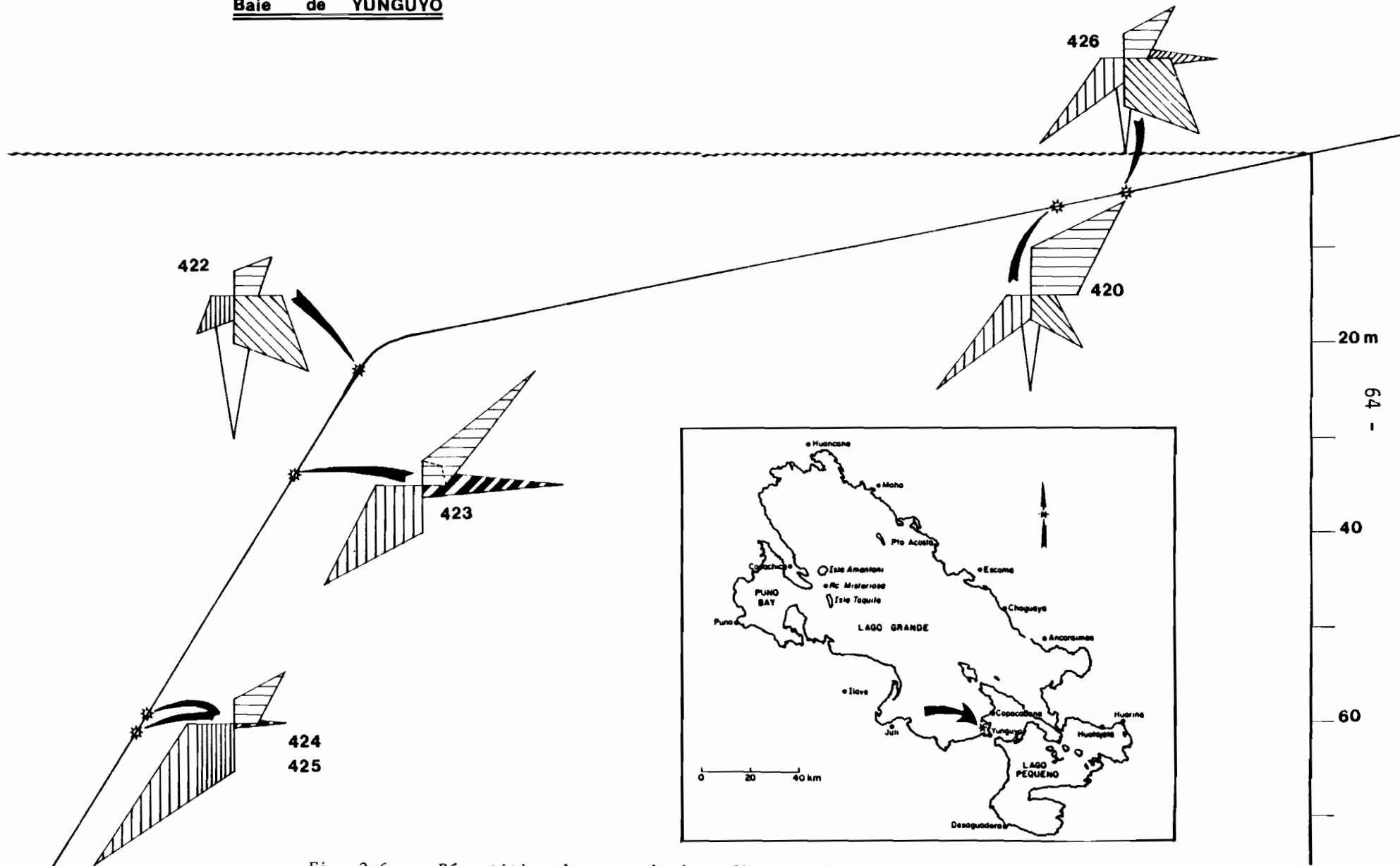


Fig. 2.6. - Répartition des associations d'Ostracodes en baie de Yunguyo (Grand Lac).

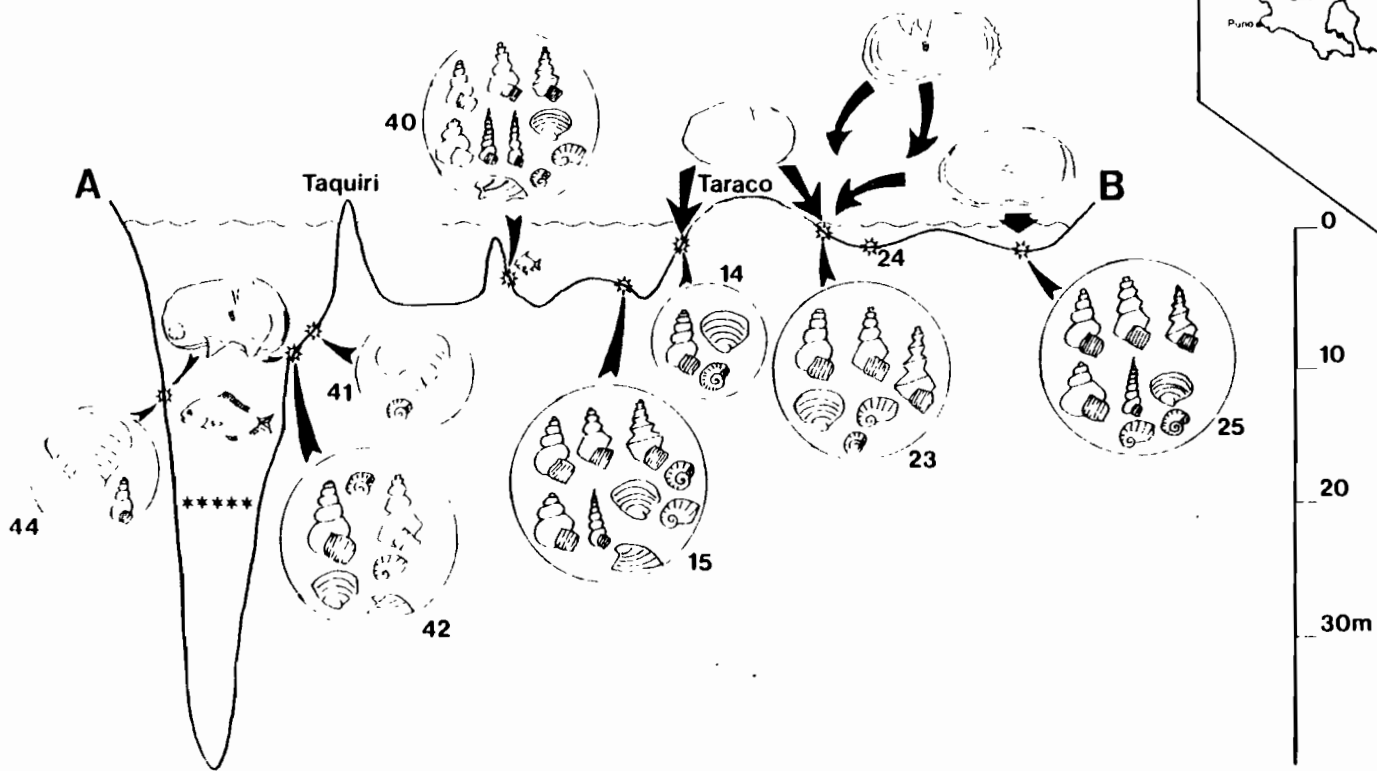


Fig. 2.7. - Profil NW-SE de répartition des associations de Mollusques dans le Petit Lac.

## II - ETUDE DE LA REPARTITION DES OSTRACODES

### A - DEFINITION DES PRINCIPAUX MILIEUX -

Les spectres faunistiques obtenus à partir des échantillons actuels du lac Titicaca et sa région reflètent la complexité des phénomènes qui régissent une telle distribution.

L'établissement de cartes de distribution montre que celle-ci est contrôlée par tout un ensemble de facteurs de l'environnement. Dans le lac Titicaca, le plus important d'entre-eux semble être la zonation de la végétation, elle-même inféodée à la nature du substrat et à la profondeur d'eau. Dans le lac Poopó et les milieux associés, les contraintes physiques telles que variations rapides de la salinité, dessiccation sont prépondérantes. Dans les lacs des vallées glaciaires, la température (écarts jour-nuit) et le pH des eaux vont conditionner les cycles apparition-disparition de la faune.

#### 1. LE LAC TITICACA : *le rôle des herbiers.*

##### 1.1. - *Le cadre général.*

Le rôle des ceintures végétales, et, en particulier, celui des macrophytes émergentes ou submergées, dans le métabolisme d'un lac, a déjà été signalé par de nombreux auteurs (WETZEL, 1983 ; POLUNIN, 1984)..

Dans le lac Titicaca, la répartition des végétaux fixés a été étudiée par COLLOT (1980) (Fig. 2.8 et Fig. 2.9). Deux zones de végétations (les herbiers à totoras et à *Chara*) jouent un rôle de première importance en ce sens qu'elles constituent :

- une réserve en éléments nutritifs qui conditionne la richesse et la diversité du benthos (Ostracodes, Mollusques, vers, larves d'insectes, ....),
- un biotope agissant sur le chimisme des eaux en modifiant la teneur de certains éléments tels le calcium, le potassium, le silicium, les nitrates, ....

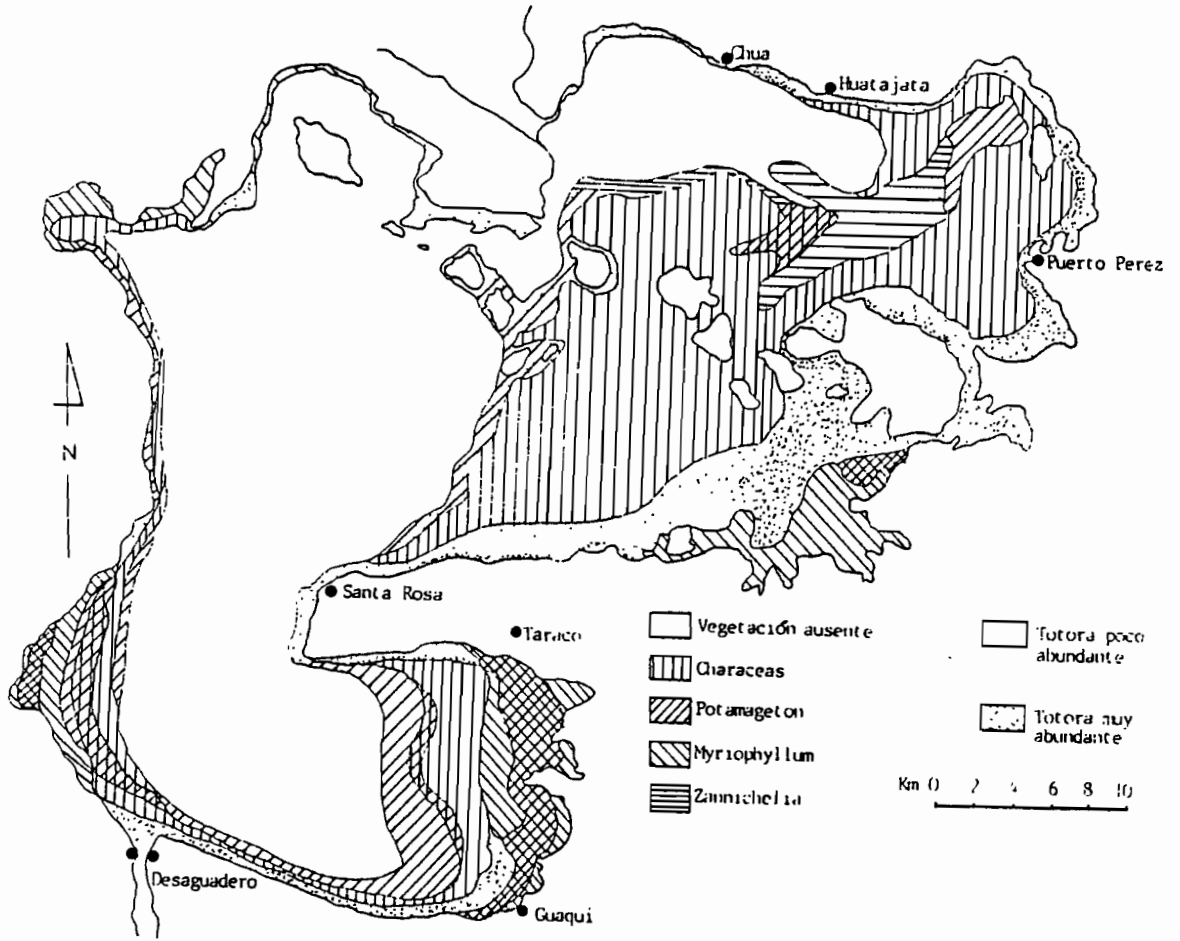


Fig. 2.8. - Répartition des associations végétales dans le lac Huinamarca (d'après Collot, 1980).

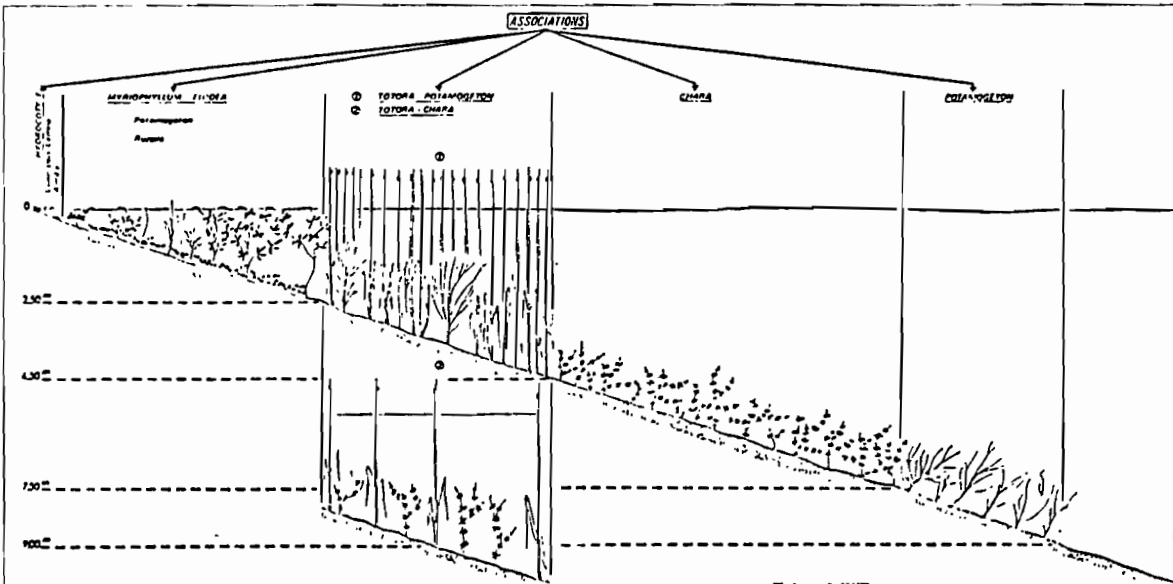


Fig. 2.9. - Profil bathymétrique de répartition des macrophytes dans le Petit Lac (d'après Collot, 1981).

- un agent statique influençant la dynamique des courants et des sédiments.

La compréhension du fonctionnement de ces herbiers va faciliter grandement l'approche spatiale de la répartition des organismes benthiques.

a) - La bordure du lac (0 à 2,5 m de profondeur) :

Il s'y développe une flore riche : Elodées, Myriophylles, Ruppiacées, .... (Fig. 2.10). C'est un milieu instable subissant les variations annuelles et pluri-annuelles du plan d'eau. Les eaux de ruissellement et des rivières rendent les eaux turbides. Les Ostracodes que l'on y rencontre sont des animaux nageurs, épiphytes pour la plupart, adaptés à la vie en eaux boueuses. Ce sont des :

- *Chlamydotheca*
- *Ilyocypris*
- *Cypridopsis*
- *Cyprinotus*
- *Herpetocypris*

b) - La totoraie (2,5 à 4,5 m de profondeur) :

Cette zone où prolifèrent les macrophytes émergentes a une action déterminante dans l'écosystème lacustre par :

- sa très forte productivité,
  - son action de brise-houle,
  - son rôle dans le piégeage des détritiques,
  - la carence en oxygène dissous que ces plantes induisent au niveau du fond et dans le sédiment (POLUNIN, 1984),
  - la très forte activité bactérienne qui augmente le taux de CO<sub>2</sub> et acidifie le pH à l'interface eau-sédiment,
- son rôle de filtre des composés organiques et inorganiques amenés par les eaux de ruissellement ou des rivières.

Lorsque ces herbiers sont denses, ils entraînent des conditions de vie drastiques pour les organismes benthiques (Fig. 2.10). Cette déplétion en oxygène dissous permet de comprendre l'absence totale du zoo-benthos. Les

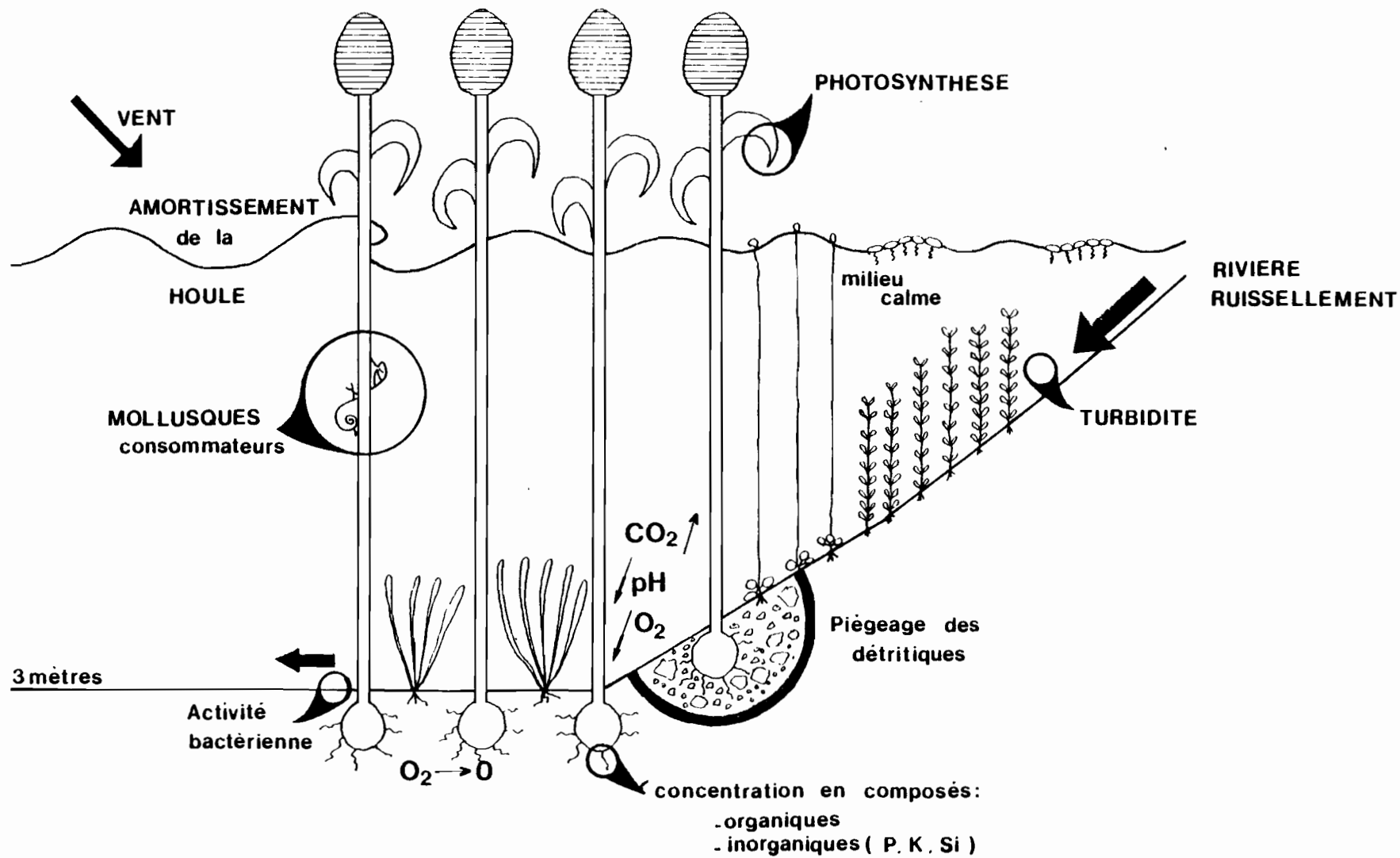


Fig. 2.10. - Environnement de la bordure du lac et de la totoraie.

Mollusques rencontrés sont des épiphytes récoltés sur les tiges de roseaux. En revanche, du fait que ces communautés végétales sont parmi les plus productives connues, leurs abords immédiats sont des zones privilégiées pour le développement des macro et microinvertébrés benthiques. Ceux-ci ingèrent de grandes quantités de détritus issus de ces plantes. Le cheminement des détritus à partir des herbiers à la faveur de courants va influencer les associations de nombreux animaux benthiques (EGGLISHAW, 1964).

Lorsque, aux abords immédiats d'une rivière par exemple, les tiges des totoras sont clairsemées, des plantes comme les *Chara*, les myriophylles, les élodées peuvent prospérer. Cette diversité de la végétation crée des conditions éminemment propices à la colonisation par les Ostracodes et autres Invertébrés. Les eaux qui baignent ces plantes sont bien oxygénées, les apports en substances nutritives y sont multiples : détritus issus des végétaux, apports par le ruissellement et/ou les rivières, décomposition du plancton. La faune d'Ostracodes est largement dominée par les *Limnocythere*.

Associées celles-ci, on trouve des formes telles que *Candonopsis*, *Darwinula* et *Amphicypris* caractéristiques des domaines plus profonds ainsi que des espèces typiques de la bordure : *Chlamydotheca riograndensis*, *Cypridopsis* ou encore *Cyprinotus*.

Un dernier type d'environnement a été mis en évidence lorsque, par son action à des fins agricoles, l'homme désherbe les totoras. Les *Chara* s'implantent alors, la repousse des joncs devient très faible, COLLOT (1980).

Seuls, quelques Ostracodes sont susceptibles de s'adapter à ces conditions particulières. Ce sont des *Candonopsis* (le plus souvent immatures), des *Limnocythere titicaca*, des *Cypridopsis*, toujours en quantités très faibles (< 20 valves/cm<sup>3</sup>). Il s'agit peut-être là de colonisations temporaires ou fortuites.

c) - Le biome à Characées (4,5 - 7,5 m de profondeur) :

Au-delà de la limite des totoras, se développe un herbier très dense constitué de plantes à structure calcaire: les *Chara*. Comme le suggère l'exemple précédent, cet herbier constitue un milieu particulier (Fig. 2.11). Ces plantes libèrent des substances antagonistes ou des toxines qui inhibent la croissance des autres végétaux (COLLOT, 1980) et le développement de larves d'insectes (PAL et al., 1962) dans les lacs indiens.

Le benthos calcaire n'est présent dans cet environnement qu'en faibles quantités (100 valves/cm<sup>3</sup> environ). Chez les Ostracodes ce sont en majorité des :

- *Limnocythere charaensis* n.sp. (morphe B7)
- *Limnocythere titicaca*
- *Candonopsis* sp. A

Ces trois espèces, tour à tour dominantes sans que l'on puisse définir une règle (bathymétrique ou autre) représentent au minimum 90 % de l'association globale. Les espèces associées sont des *Darwinula* sp, des *Cypridopsis aff. huaronensis*, des *Limnocythere* sp. Y.

Tous ces Ostracodes ont en commun :

- un test très faiblement calcifié,
- une taille naine.

d) - Limite de développement des végétaux (7,5 à 12,5 m de profondeur) :

Jusqu'à 9 m de profondeur, poussent des *Potamogeton* (COLLOT, 1980) dans le Petit Lac et jusqu'à 11 m dans le Grand Lac (TUTIN, 1940).

Le sédiment organo-détritique-carbonaté révèle la présence de nombreux restes de *Chara* (tubes) en place (bas niveaux lacustres) ou déplacés lors des tempêtes.

C'est véritablement dans cette partie que prolifèrent les Ostracodes. On y rencontre :

- des *Limnocythere* gr. A polymorphes
- des *Limnocythere* gr. B polymorphes

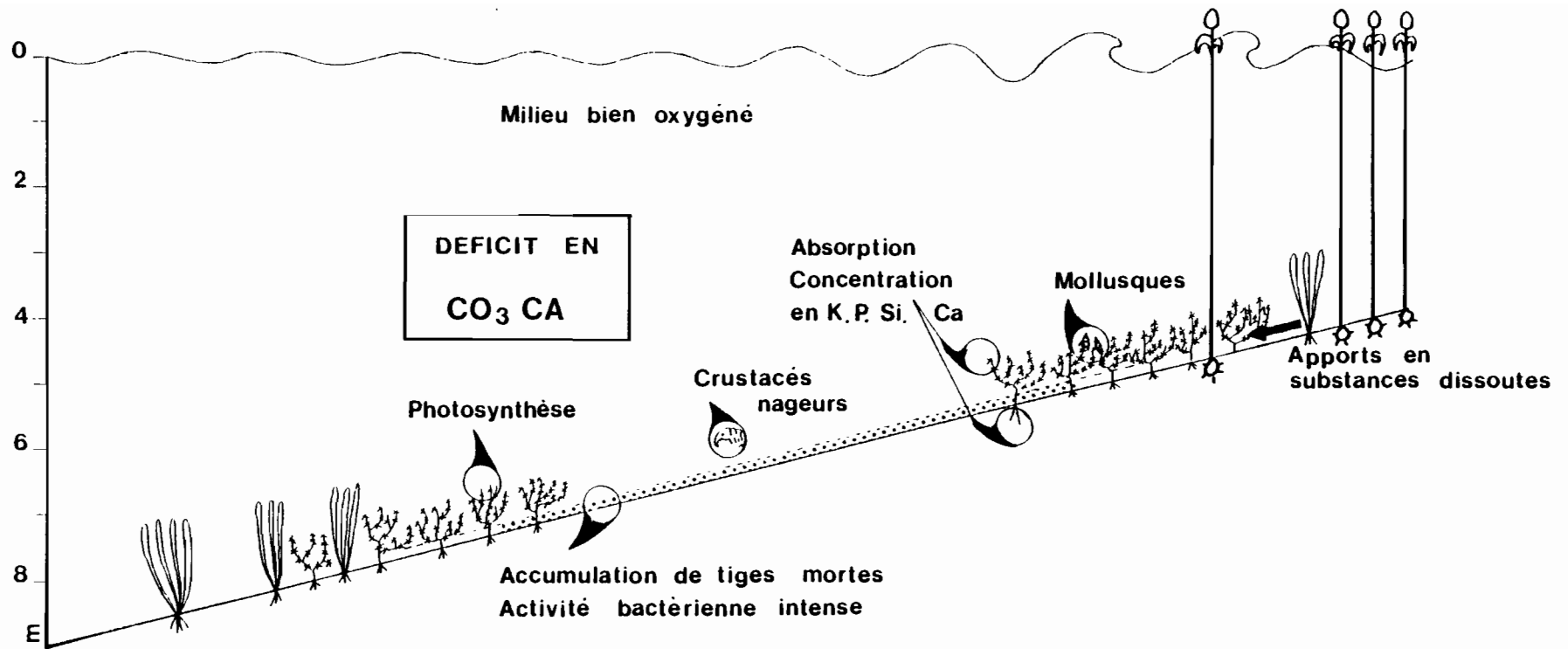


Fig. 2.11. - Environnement de l'herbier à *Chara*.

- des *Limnocythere titicaca*
- des *Candonopsis* sp. A
- des *Candonopsis* sp. B
- des *Darwinula*
- des *Amphicypris*

Les densités sont très fortes de l'ordre de 5 000 à 25000 mg/m<sup>2</sup>. Tout cet ensemble (excepté les *Candonopsis* sp. B et *Amphicypris*) peut être divisé en 2 stocks.

- le premier comprenant des spécimens de taille normale,
- le second des individus de taille naine, moins important que le premier.

Cette très forte productivité de la biomasse benthique (Mollusques et Entomotraccés) est à relier :

- d'une part, au courant de matières nutritives en provenance des ceintures à macrophytes (EGGLISHAW, 1964),
- d'autre part, aux remontées d'eaux profondes enrichies en Si, N, P lors de l'homogénéisation hivernale (CARMOUZE et al., 1984).

L'importance de la biomasse benthique de ces zones a déjà été signalée pour le lac Turkana (COHEN, 1984) et est tout à fait comparable à celle des biomasses des zones littorales de certains lacs africains :

- 5 400 mg/m<sup>2</sup> pour le lac Turkana, COHEN (1984)
- 3 200 mg/m<sup>2</sup> pour le lac Tchad, LEVEQUE et al. (1979)
- 50 000 mg/m<sup>2</sup> pour le lac Naivasha, MILLBRINK (1977)
- 60 000 mg/m<sup>2</sup> pour le lac Naburu, MILLBRINK (1977)

e) - Le domaine aphytal (12,5 à 20 m de profondeur) :

Cette zone n'enregistre plus l'arrivée de matière organique allochtone s.s. ou due à la décomposition des macrophytes. L'Ostracofaune reflète parfaitement cette diminution quantitative et qualitative de matières nutritives par une chute de la densité et du nombre d'espèces présentes.

On trouve surtout des *Candonopsis* sp. A et des *Limnocythere* peu polymorphes (gr. A et gr. B). Les *Darwinula* peuvent être localement abondantes.

f) - Le domaine "bathyal" (au-delà de 20 m) :

Ce domaine a longtemps été considéré comme totalement dépourvu d'Ostracodes (MOURGUIART et al., 1986). En effet, le sédiment ne contient pas de valves.

Au cours de la mission 1986, en prélevant à l'aide du carottier Mondsee l'interface eau-sédiment, j'ai découvert qu'une petite population de *Candonopsis* sp. A (> 90 %), de *Limnocythere* sp. A 1 et de *Darwinula* y vivait.

La présence d'organismes vivants et l'absence de valves vides dans le sédiment ne peut se comprendre que par une dissolution des tests post-mortem.

Le prélèvement le plus profond dont je dispose se situe par 110 m à l'Ouest de l'île du Soleil. Il contient 45 valves de *Candonopsis* sp. A, 4 de *Limnocythere* sp. 1, 1 de *Darwinula*. Les sédiments des parties les plus profondes du lac (< 200 m) contiennent également des carapaces d'Ostracodes (DEJOUX, communication personnelle).

#### - CONCLUSION :

La prise en compte de ces six biozones permet d'établir un modèle de répartition bathymétrique des associations d'Ostracodes, greffé sur celui de la végétation fixée (Fig. 2.12).

Ce modèle est évidemment schématique. Des exceptions existent. Un exemple en a été donné lors de l'analyse de l'herbier à totoras.

La répartition donnée Fig. 2.12 est applicable seulement à une partie du Petit Lac. L'extension des biozones 4, 5 et 6 est en relation avec des facteurs " locaux " de l'environnement tels que topographie ou circulation.

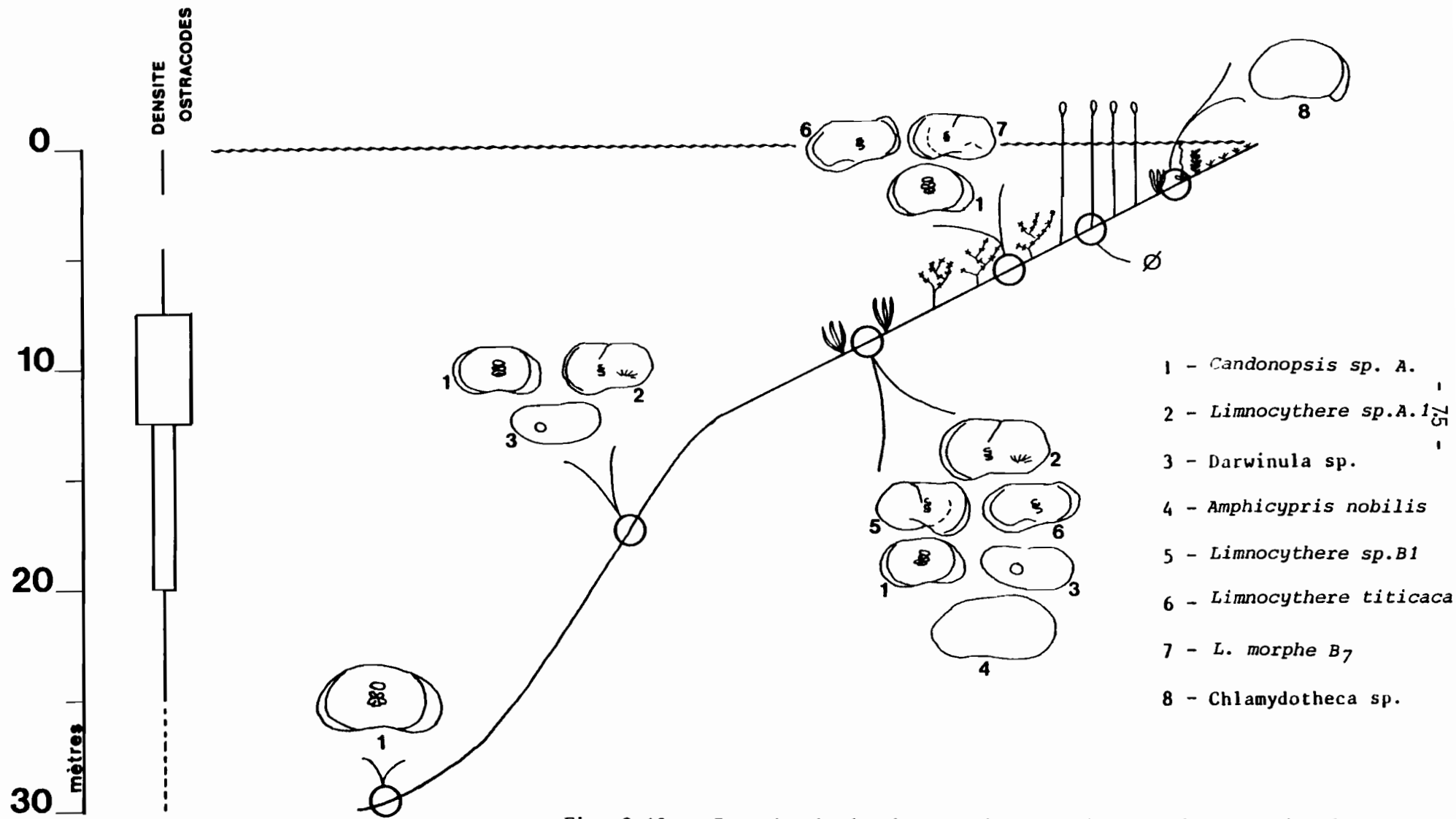


Fig. 2.12. - Zonation bathymétrique des associations d'Ostracodes dans le Petit Lac.

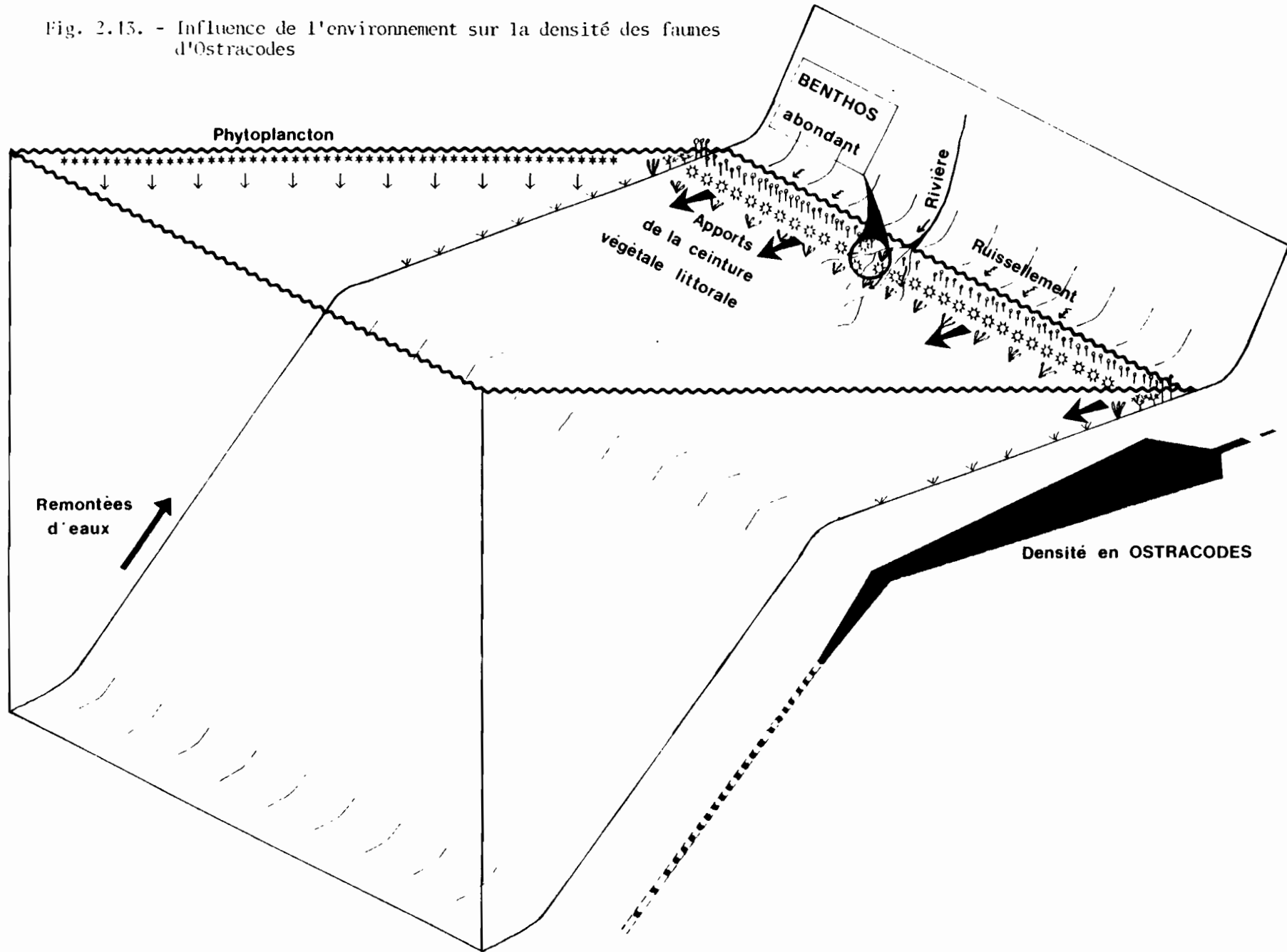
En ce qui concerne la cuvette Ouest du Petit Lac, les biozones 4 et 5 sont quasiment absentes. La limite supérieure de la biozone 6 se situe vers 10-12 m de profondeur. En revanche, dans le Grand Lac, grâce aux pentes plus fortes et à l'action des tempêtes, la circulation du matériel organique est facilitée. L'étalement des biozones 4 et 5 est ainsi aisément compris :

- la biozone 4 s'étale de 8 m à 25-30 m environ,
- la biozone 5 de 30 à 60 mètres.

|           | FOSSE DE CHUA                    | CUVETTE OUEST | GRAND LAC |
|-----------|----------------------------------|---------------|-----------|
|           | LIMITE INFÉRIEURE DE L'HERBIER A |               |           |
| BIOZONE 4 | 12,5 m                           | 9 m           | 25-30 m   |
| BIOZONE 5 | 20 m                             | 10-12 m       | 60 m      |
| BIOZONE 6 |                                  |               |           |

D'une association à l'autre au sein de ces biozones, la densité et le nombre d'espèces varient fortement (Fig. 2.13 et 2.14).

Fig. 2.13. - Influence de l'environnement sur la densité des faunes d'Ostracodes



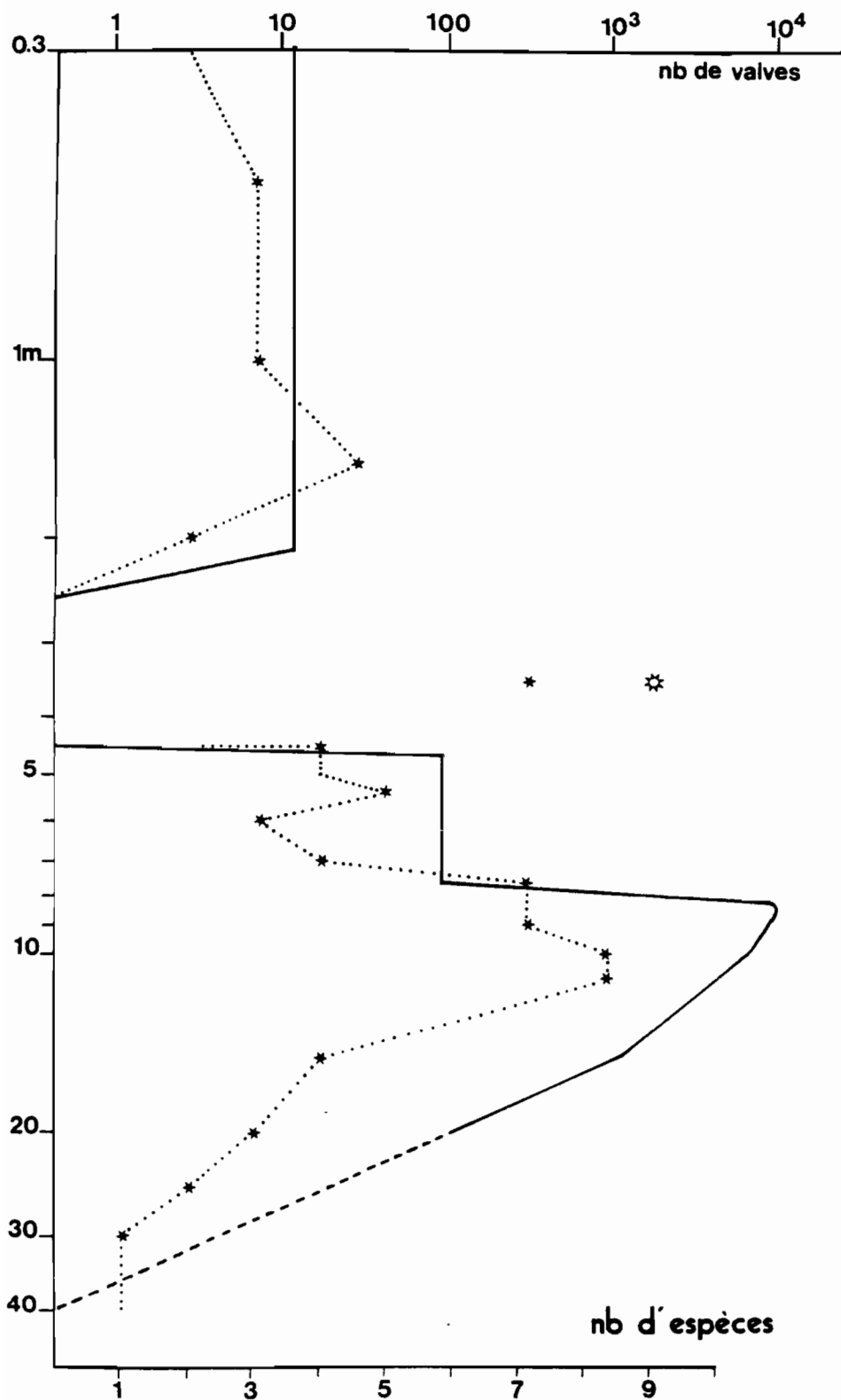


Fig. 2.14. - Evolution de la densité et de la diversité des Ostracofaunes en fonction de la profondeur.

1.2. - Influence des facteurs locaux de l'environnement :

Dans le groupe des facteurs locaux de l'environnement sont classés des éléments physiques et chimiques du milieu tels que :

- topographie de la cuvette lacustre,
- débouché d'une rivière.

Nous avons vu quel rôle joue la topographie sur l'étagement des associations d'Ostracodes ainsi que celui des rivières sur la répartition des macrophytes (totoras) et par conséquent des faunes. Toutefois, il est important de développer un point particulier ayant une incidence sur la faune locale : celui de la qualité des eaux amenées au lac par les rivières ; et ce au travers d'un exemple pris dans le Sud-Est du Petit Lac, au débouché des rios Catari et Pallina (Fig. 2.15).

Ces rios amènent au lac des eaux relativement minéralisées (23,9 et 9,55 mM/l). Minéralisation et faciès chimiques varient au cours de l'année, le faciès chloruré-sodique est toujours bien représenté (CARMOUZE et al., 1981).

Les échantillons n° 13 et 14 (Mission 1980) ont révélé la présence d'une espèce d'Ostracodes jamais rencontrée jusqu'ici dans aucun autre des prélèvements effectués dans les Grand Lac et Petit Lac. Il s'agit d'une forme appartenant au genre *Cyprideis*. Les *Cyprideis* sont des animaux typiquement euryhalins associés à des eaux permanentes (HILLER, 1972 ; HERMAN et HEIP, 1982).

La présence de ces organismes à proximité du débouché des rios Catari et Pallina est la résultante de 2 éléments :

- l'arrivée d'eaux enrichies en sels dissous ( $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ ) (VARGAS, 1982 ; CARBONEL et al., 1987)
- la concentration progressive des eaux du lac dans ces zones de stagnation (la totoraie clairsemée) en période de non apports.

Aux côtés des *Cyprideis*, se développe une autre espèce : *Cyprinotus* sp.. Cette forme est présente un peu partout dans les zones peu profondes du lac. On remarque l'augmentation progressive des *Cyprinotus* depuis les zones littorales

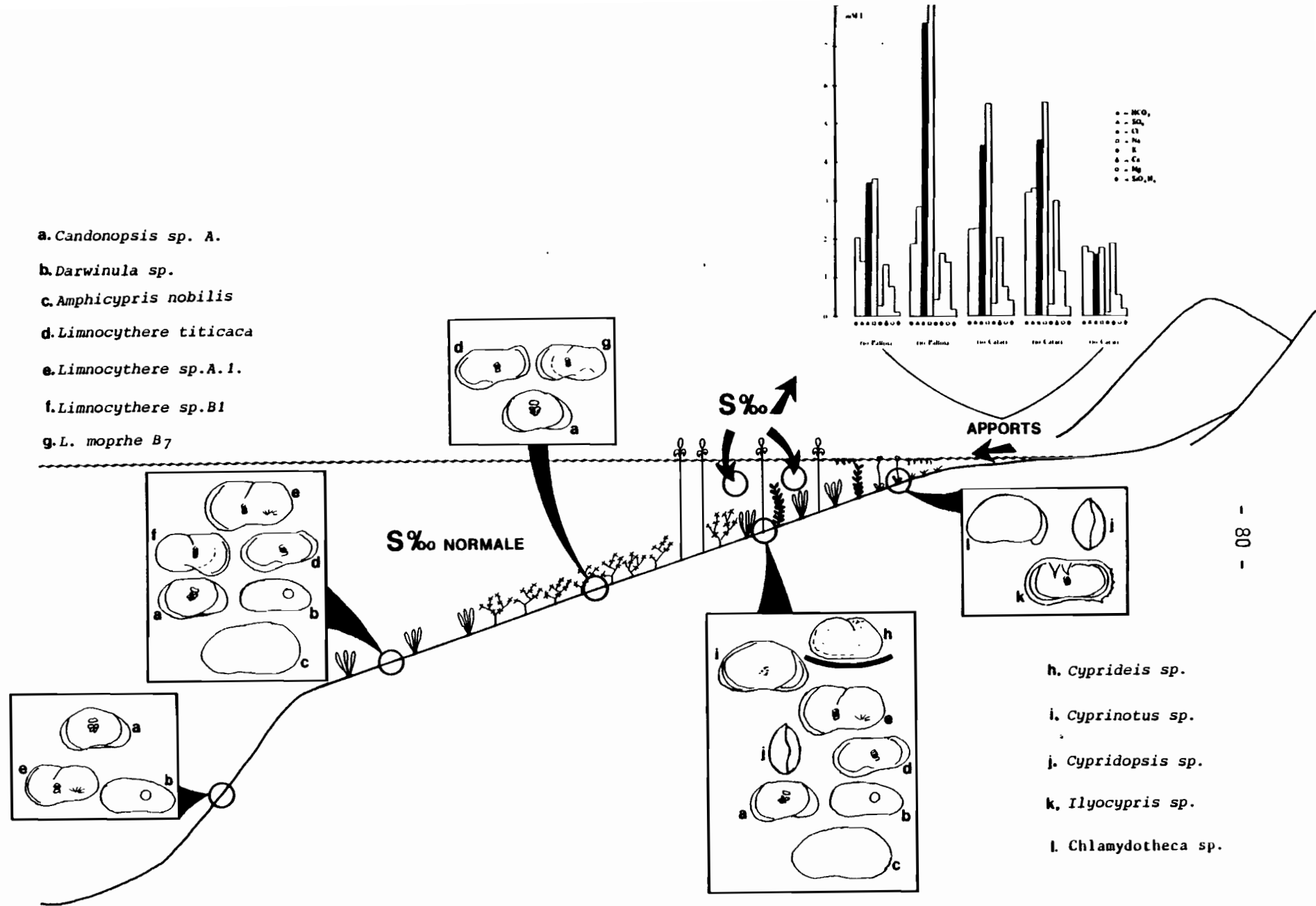


Fig. 2.15. - Environnement au débouché des rios Catari et Palina.

du Grand Lac (< 1 %) jusqu'à celles de la baie de Guaqui (environ 15 % de l'association globale). Cet accroissement des *Cyprinotus sp.* du Nord au Sud est vraisemblablement à mettre en relation avec d'une part, le léger gradient de salinité existant entre le Grand Lac et les eaux de l'extrémité Sud du lac Huiñaymarca près de son émissaire, le rio Desaguadero et d'autre part, l'augmentation de la concentration en sels dissous des eaux du Petit Lac en période de bas niveau lacustre, surtout dans les endroits où l'eau stagne.

L'étude de ces environnements particuliers revêt toute son importance dans l'analyse des faunes anciennes et les interprétations paléocologiques qu'elles sont susceptibles de fournir et ce, afin de dissocier les effets locaux de l'environnement du contexte global.

## 2. LE LAC POOPÓ ET LES MILIEUX ASSOCIES.

### 2.1. Le lac Poopó :

Par manque de moyens matériels (bateau), seule la rive du lac Poopó a pu être échantillonnée et ce en deux endroits : au Sud près de l'émissaire le rio Lakajahuira et à l'Ouest à proximité de la ville d'Andamarca (Fig. 2.16).

Pour le premier prélèvement, la population benthique se limitait à une espèce de Gastéropodes (*Littoridina poopensis*, HAAS, 1940).

Le deuxième, outre ces Mollusques contenait une faune d'ostracodes peu abondante, monospécifique : ce sont des *Limnocythere bradburyi*, FORESTER, 1985. Les carapaces de ces microcrustacés sont quasiment lisses. Aucun individu n'avait de parties molles ce qui suggère la possibilité d'un déplacement, hypothèse renforcée par la situation de très fortes crues en cette année 1986.

Il nous a paru intéressant d'étudier les petites lagunes et mares temporaires proches du lac Poopó.

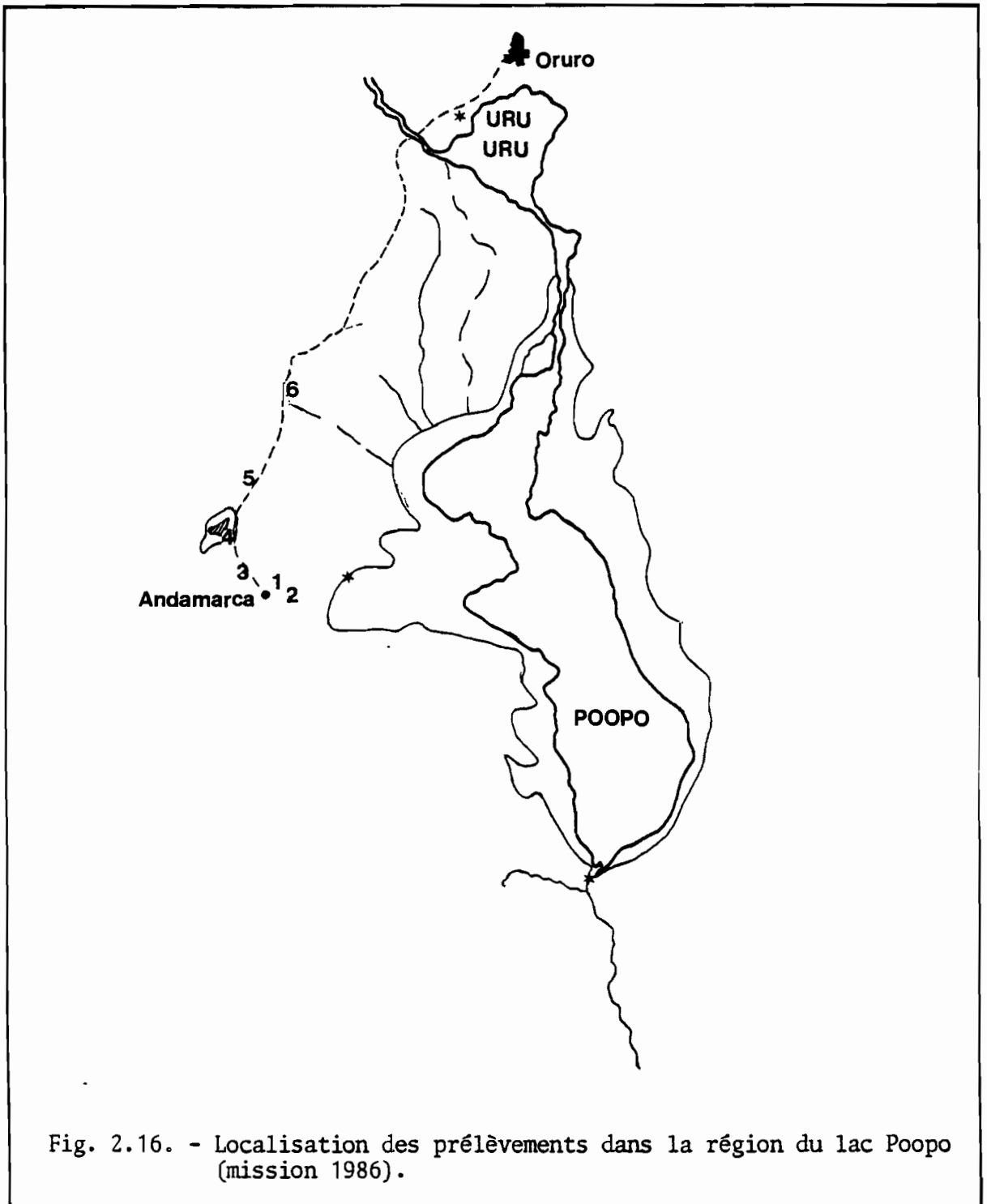


Fig. 2.16. - Localisation des prélèvements dans la région du lac Poopo (mission 1986).

2.2. - Les milieux associés :

Ces réservoirs d'eaux présentent en général une faune riche adaptée aux contraintes du milieu.

Ces environnements se caractérisent en effet par leur grande instabilité :

- instabilité du niveau du plan d'eau à l'échelle annuelle pouvant aller jusqu'à l'assèchement,
- instabilité de la composition chimique des eaux,
- instabilité de la température (jour/nuit),
- instabilité de la masse liquide due à l'action du vent rendant les eaux boueuses.

Les organismes devront donc être capables de réagir rapidement aux facteurs de l'environnement (TETART, 1974).

Sur le terrain, deux types d'environnements ont été reconnus :

- les mares d'eaux douces (Lagunas Kkotaña et Guanari)
- les mares d'eaux salées (Lagunas Tacata, Jayu Kkota, ...)

Les populations d'Ostracodes qui vivent dans ces milieux semblent être limitées à la bordure immédiate du rivage jusqu'à la limite de la végétation. La lumière, de par la forte turbidité, ne pénètre que sous quelques décimètres d'eau (< 50 cm). De plus, les sédiments du centre de ces cuvettes sont souvent constitués d'un sable grossier, probablement d'origine éolienne, substrat peu favorable à la vie des Ostracodes.

a) - Les lagunes d'eaux douces : (Lagunas Kkotaña et Guanari)

- LA LAGUNA KKOTAÑA -

C'est un petit réservoir d'environ 100 m de diamètre, de profondeur maximale de l'ordre de 50 cm. Herbiers et Ostracodes sont limités aux dix premiers centimètres. Les eaux y sont très boueuses, le sédiment est organo-détritique au centre (sables et silts comportant de nombreux restes végétaux terrestres et aquatiques), organo-argilo-détritique en bordure.

Trois espèces d'Ostracodes ont été récoltées sur les bords de la lagune :

- des *Limnocythere* sp. X se rapprochant des *L. titicaca* (70 %)
- des *Limnocythere* sp. B8 proches de *L. charaensis* (20 %)
- des *Amphicypris* sp. de taille sensiblement supérieure à celle des spécimens récoltés dans le lac Titicaca (10 %).

Au centre de la lagune, la faune est absente.

#### - LA LAGUNA GUANARI -

Seuls les bords ont été échantillonnés, la glace recouvrant entièrement la surface de l'eau.

Le rôle de la végétation apparaît encore ici être un facteur déterminant dans la répartition des Ostracodes. Le premier prélèvement effectué dans un herbier riche en plantes diverses contenait une faune abondante, diversifiée :

- *Limnocythere* sp. X 40 %
- *Potamocypris* sp. 40 %
- *Eucypris* *virens* 15 %
- *Amphicypris* sp. 5 %
- *Ilyocypris* sp. 2,5 %
- *Cypridopsis* sp. 2,5 %

Le second prélèvement a été réalisé dans une zone où proliférait une sorte de mousse. Seuls des Ostracodes de couleur olive foncé, non déterminés (Pl. X, photos 8 et 9) y vivaient, à côté de quelques Mollusques (*Taphius* sp.).

Le sédiment, identique dans les deux cas, est voisin de celui décrit précédemment (L. Kkotaña).

#### b) - Les lagunes d'eaux salées :

Tous les autres milieux inventoriés étaient baignés par des eaux plus ou moins riches en sels dissous. Nous n'avons malheureusement pas pu mesurer la salinité.

Leurs eaux sont en général très turbides ; à l'action du vent, s'ajoute celle des flamants roses nombreux dans la région.

- LA LAGUNA TACATA -

Dans une végétation en touffes, poussant sur un sédiment argileux, vivaient :

- des *Limnocythere bradburyi* (66 %)
- des *Cypridopsis* sp. (33 %)
- de très rares *Ilyocypris* sp.

Au-delà de la limite des plantes fixées, seuls des *L. bradburyi* peu nombreux ont été retrouvés. Dans un trou d'eau isolé, très proche de la lagune, nous avons récolté une importante population d'Ostracodes contenant :

- 95 % de *L. bradburyi*
- 5 % d' *Eucypris* sp.

- LA LAGUNA JAYU KKOTA -

Beaucoup plus grande que la précédente, cette lagune, ainsi que celles qui suivent sont vraisemblablement des pièces d'eaux qui ne s'assèchent qu'exceptionnellement comme le montre la présence des Gastéropodes tels que *Littoridina* aff. *poopöensis*.

Un trou d'eau où poussaient des charas à 100 m de la rive et 2 stations dans la lagune proprement dite (de la rive et à 10 m de celle-ci sous 40 cm d'eau) ont été échantillonnés.

Dans le premier, on trouve :

- des *Ilyocypris*
- des *L. bradburyi*
- des *Cypridopsis* sp.
- des *Eucypris* sp.

En bordure ce sont :

- des *L. bradburyi*
- des *L. sp. X*
- des *Potamocypris*

A 10 m de la rive :

- des *L. bradburyi*

- LA LAGUNE 5 -

8 prélèvements ont été effectués : 2 dans la lagune proprement dite (n° 7-8), 6 dans des petites cuvettes inondées, et ce, en fonction de la végétation (n° 1-6) (Fig. 2-17).

- LA LAGUNE 6 -

Deux prélèvements ont été effectués sur les rives :

|      |                                        |        |
|------|----------------------------------------|--------|
| n° 1 | <i>L. bradburyi</i>                    | (70 %) |
|      | <i>Eucypris sp.</i>                    | (20 %) |
|      | <i>Cypridopsis sp.</i>                 | (10 %) |
| n° 2 | <i>L. bradburyi</i>                    | (90 %) |
|      | <i>Eucypris sp. et Cypridopsis sp.</i> | (10 %) |

De l'analyse de ces échantillons, il ressort une grande hétérogénéité de la biomasse et de la richesse en nombre d'espèces. S'il apparaît clairement que la répartition des faunes est assujettie à celle de la flore et à la texture du substrat (fine), en revanche, la présence et l'abondance des espèces ne peuvent être reliées à un facteur du milieu précis.

Dans ces milieux plus ou moins temporaires, le développement de la population animale s'effectue de la fin de la saison des pluies (été) au début de la saison sèche (automne), leur permettant d'exploiter le milieu au maximum.

Toutefois, certains facteurs du milieu semblent agir sur la composition taxinomique des communautés :

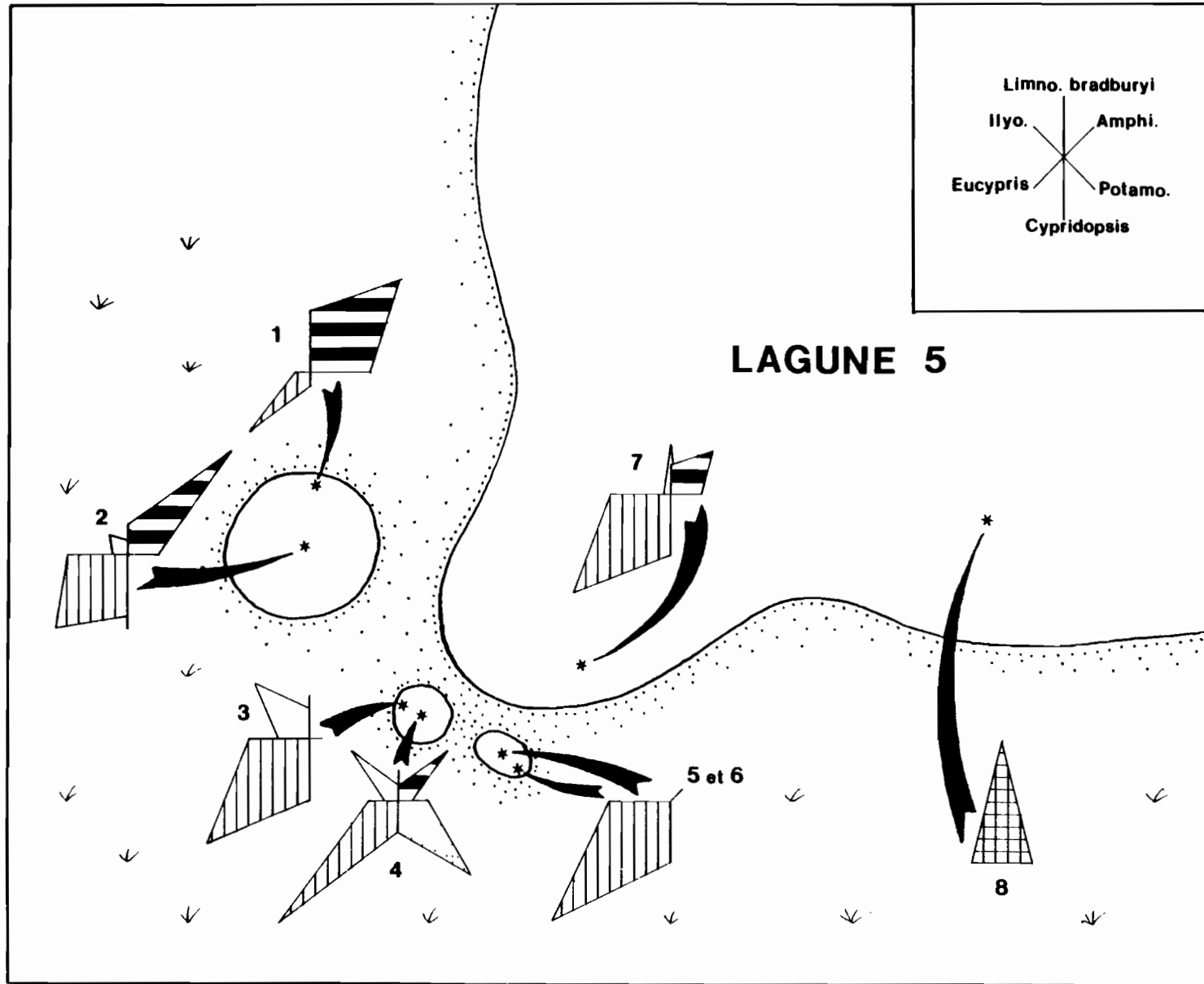


Fig. 2.17. - Répartitions des associations d'Ostracodes dans la lagune 5.

1. Le mode de la mise en eau : les *Limnocythere* sp. X et sp. B  $\delta$  caractérisent les eaux douces à oligohalines ; les autres espèces apparaissent comme étant des euryhalines ou à cycle de vie court.

2. Le couvert végétal : la végétation favorise l'épanouissement des communautés benthiques en densité et diversité. En l'absence de plantes fixées, seules les *Limnocythere bradburyi* survivent en faibles densités et ce, seulement sur substrat fin (Fig. 2.18).

c) - Le lac URU-URU :

Un seul prélèvement a été effectué sur sa rive Ouest.

Le lac URU-URU apparaît être une zone de transition entre un milieu oligohalin, le lac Titicaca, et un milieu méso à hyperhalin, le lac Poopó. L'hydrologie et l'hydrochimie de ce lac sont fortement conditionnées par les rythmes saisonniers (saison sèche - saison humide) et les cycles climatiques de plus grande amplitude.

L'analyse de la faune met en évidence la dualité d'origine de la faune d'Ostracodes :

- *L. sp. X* typique d'eaux oligohalines
- *L. bradburyi*, *Ilyocypris* et *Eucypris* euryhalines.

## CONCLUSION

L'analyse ponctuelle de la faune de l'Altiplano souligne l'intérêt de leur connaissance en écologie. Leur étude devrait permettre de relier la structure des populations à certains facteurs du milieu tels que mode et durée de mise en eau, pH des eaux, nature du substrat ou couvert végétal.

La composition des zoocénoses de ces milieux temporaires est étroitement soumise à l'influence des facteurs abiotiques, mais présence-absence d'une espèce particulière semble, dans certains cas, relever de l'influence de facteurs biotiques (compétition interspécifique), d'un certain opportunisme des espèces (stratégie r) ou encore du hasard (transport par le vent, ruissellement, ou les flamants roses).

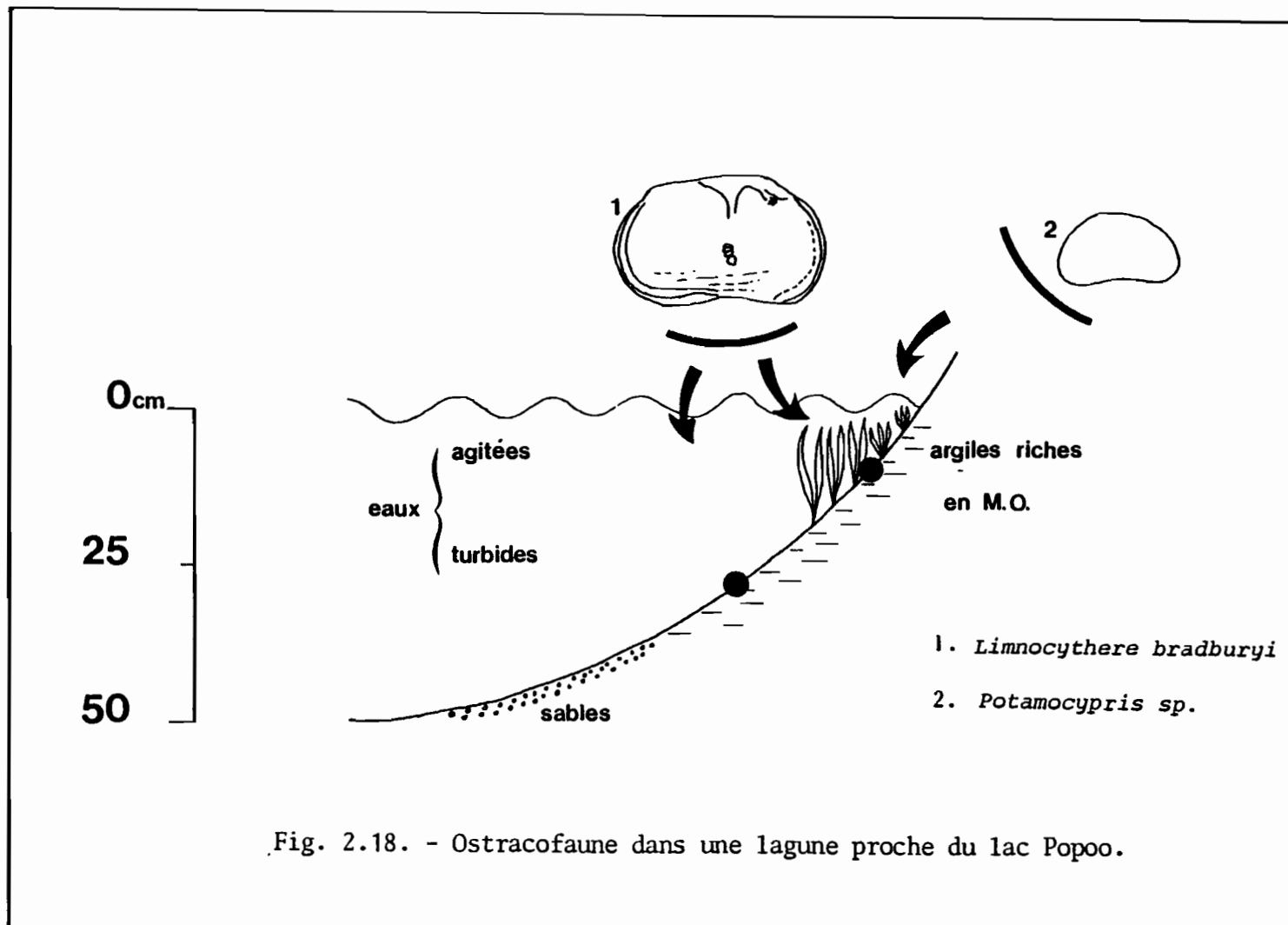


Fig. 2.18. - Ostracofaune dans une lagune proche du lac Popoo.

### 3. LES LACS DES VALLEES GLACIAIRES.

Dans la vallée d'Hicchu Kkota, 14 prélèvements ont été effectués en Mai 1986. Aucun d'eux n'a révélé la présence d'Ostracodes. Deux d'entre eux contenaient quelques mollusques (*Anisancylus* et *Taphinus*) : dans le premier lac et les prairies noyées du second.

Dans la vallée d'Ovehuyo, des prélèvements dans une flaqué située à quelque distance du 3ème lac en amont ont été faits par Iltis en Novembre-Décembre 1985. Au milieu d'un zooplancton abondant ont été reconnus des *Amphicypris* sp. proches de ceux rencontrés près du lac Poopó et 2 autres espèces d'Ostracodes non identifiés. Dans ces zones de haute altitude, il semble que les forts écarts thermiques jour-nuit jouent un rôle de facteur limitant au développement de la faune. Seuls les mois d'été s'avèrent propices au développement de la faune. En effet, la présence d'Ostracodes a déjà été signalée dans les lacs de la vallée d'Hicchu Kkota (LAUZANNE, 1984) organismes retrouvés dans l'estomac de truites.

Dans ces lacs il aurait fallu effectuer des prélèvements sous quelques décimètres de hauteur d'eau en zone où les variations journalières de température sont atténuées. Les eaux de ces lacs et prairies humides ont des pH très légèrement acides (6,8 à 7,2). Mais en périodes estivales du fait de la grande activité photosynthétique des plantes, ceux-ci deviennent basiques ; cas des prélèvements de Iltis (pH: 8,5 à 9, communication personnelle). Toujours est-il que les tests de ces Ostracodes sont très décalcifiés (Pl. X, photos 1 à 7). Ces milieux nous ont permis de mettre en évidence le rôle de la température comme facteur prépondérant dans la variabilité et la composition de la biomasse animale. Ce fait a déjà été signalé (AUBIN et LEBLANC, 1986).

### B - VARIATIONS CLIMATIQUES : LEUR ACTION SUR LA COMPOSITION DE LA FAUNE.

L'analyse des échantillons prélevés entre le rivage et 110 m de profondeur montre<sup>que</sup> la population benthique (variations interspécifiques) du lac Titicaca est régie par une multiplicité de facteurs physico-chimiques et biotiques de l'environnement, le principal étant la couverture végétale et par conséquent la profondeur et la nature du substrat.

Une analyse plus fine va nous permettre de relier le rôle du métabolisme du lac fonction de la saison sur la structure de la population (*variations intraspécifiques*).

L'instabilité de la masse d'eau apparentée au régime tropical avec des périodes de hautes eaux en Février-Mars et des périodes d'étiage de Juillet à Octobre (voir Première Partie) va influencer le rythme et la croissance de toute la population benthique de la zone littorale tant les végétaux que les animaux (HART, 1985). Ces variations annuelles du plan d'eau atteignent une amplitude d'environ 70 cm.

Des rythmes climatiques de plus grande échelle ont été mis en évidence (KÜNZEL et KESSLER, 1986).

La différence entre hauts et bas niveaux extrêmes peut atteindre des valeurs de 5 mètres. Les décrues (1942-1943, 1964-1971, 1980-1983) correspondent à des périodes néfastes à la végétation fixée (dessication, trop forte irradiation). Par exemple, en 1943, environ 75 % des macrophytes étaient à l'air libre (COLLOT, 1980). On peut aisément imaginer le contre-coup de ces événements sur le benthos.

Dans cette partie, l'incidence des cycles saisonniers d'une part et celle des cycles climatiques interannuels d'autre part sur le benthos seront envisagées séparément.

#### 1. REPERCUTIONS DES VARIATIONS SAISONNIERES DE L'ENVIRONNEMENT SUR LA FAUNE : LE POLYMORPHISME SAISONNIER

Les faunes d'Ostracodes sont-elles sensibles aux changements saisonniers de l'environnement ? Si oui, quelle est la réponse des organismes face à ces variations ?

Au niveau annuel le métabolisme du lac Titicaca peut se résumer en deux phases :

- une homothermie hivernale,
- une stratification estivale et automnale.

Le contraste entre ces deux situations est évidemment le plus marqué dans l'épilimnion :

- variations de la température,
- variations de la quantité et de la qualité des apports externes au lac s.s.,
- variations de la production primaire,
- variations de  $pCO_2$  et donc  $pO_2$

Dans l'hypolimnion, le cycle annuel se caractérise par :

- une période de stagnation des eaux : le  $CO_2$  se substitue à l' $O_2$  du fait de la dégradation du matériel organique provenant des couches supérieures par les bactéries, ce qui modifie le pH (acidification),
- une période de renouvellement des eaux ramenant le taux d' $O_2$  à une valeur proche de la saturation et entraînant le recyclage des éléments chimiques issus de la dégradation de la matière organique.

On peut donc s'attendre à ce que l'incidence des variations saisonnières se traduise de la manière la plus forte au niveau des faunes dans les couches les plus superficielles du lac. En réalité (cf. II.A.1), les biozones 1,2 et 3 n'enregistrent pas de façon accessible au paléolimnologiste ces changements :

- En biozone 1 milieu très instable, ces variations semblent limitées aux seules présence-absence de faune.

A l'exception des *Ilyocypris* (f. simple, f. nodée) seule espèce polymorphe, la faune n'enregistre pas le contraste saisonnier. De plus, les espèces typiques de ce milieu sont pour la plupart des organismes nageurs à test très fin, se conservant mal dans les sédiments.

- La biozone 2 ne contient généralement pas d'Ostracodes.

- La biozone 3 (biome à *Chara*) paraît être un système très stable à l'échelle annuelle. Même si les 3 espèces caractéristiques de cet environnement ont un développement discontinu fonction de la saison, le système d'échantillonnage n'a pu le mettre en évidence. Les paléofaunes contiennent toujours ces 3 composantes de base.

En revanche, la biozone 4, outre une biomasse de microorganismes et une diversité spécifique forte se signale par des populations de *Limnocythere* gr. A et gr. B polymorphes (réticule, microcônes, nodes et épines, taille) et des populations de *Limnocythere titicaca*, *Candonopsis*, *Darwinula* à 2 composantes : une de grande taille, l'autre de taille naine.

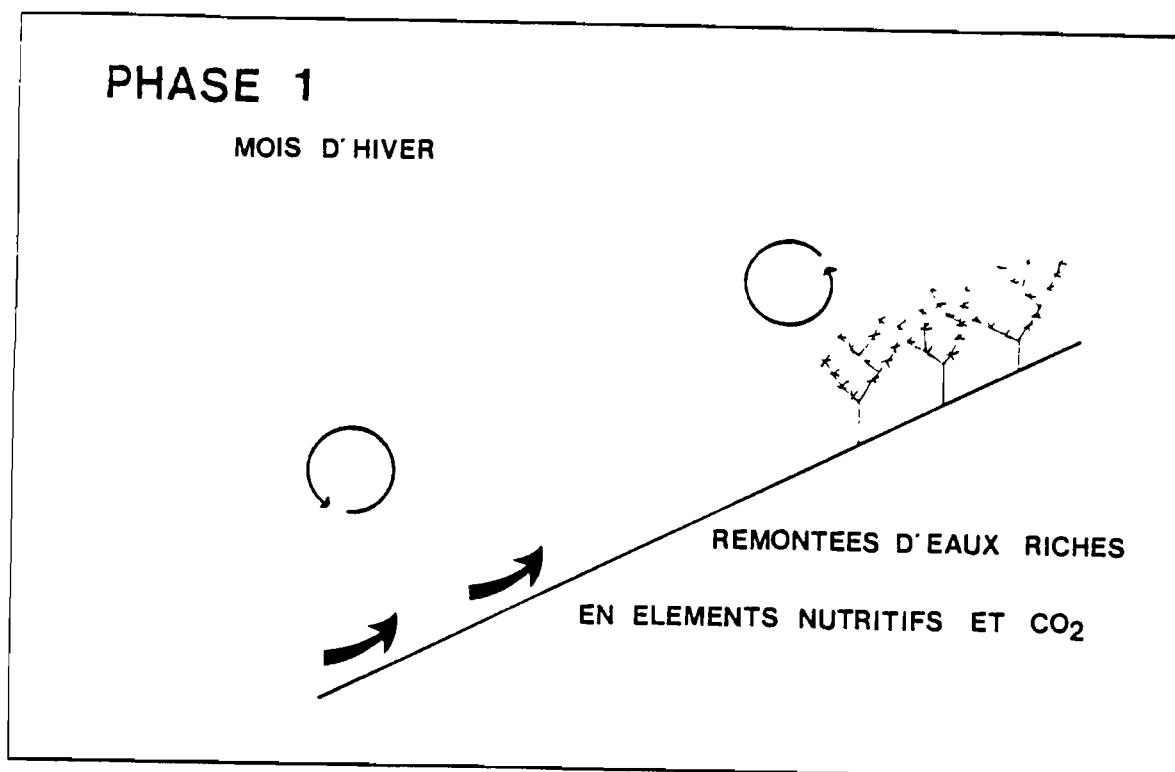
Au niveau de la biozone 5 où les variations saisonnières de l'environnement sont atténuées par l'épaisseur de la tranche d'eau, le polymorphisme des *Limnocythere* se résume à une forme "standard" et une forme nodée.

La biozone 4 apparaît donc comme étant le secteur clef où le contraste saisonnier agit le plus fortement sur la faune. C'est ce domaine qui va être détaillé au fil d'une année. En fonction du polymorphisme du groupe des *Limnocythere* 5 ou 6 phases peuvent être dissociées.

- PHASE 1 -

A partir de Juillet, le lac entre dans un processus d'homogénéisation. Des remontées d'eaux riches en éléments nutritifs, en  $CO_2$  et en carbonates dissous, se produisent, issus de la dissolution du matériel biogène dans l'hypolimnion (RICHERSON et al., 1977).

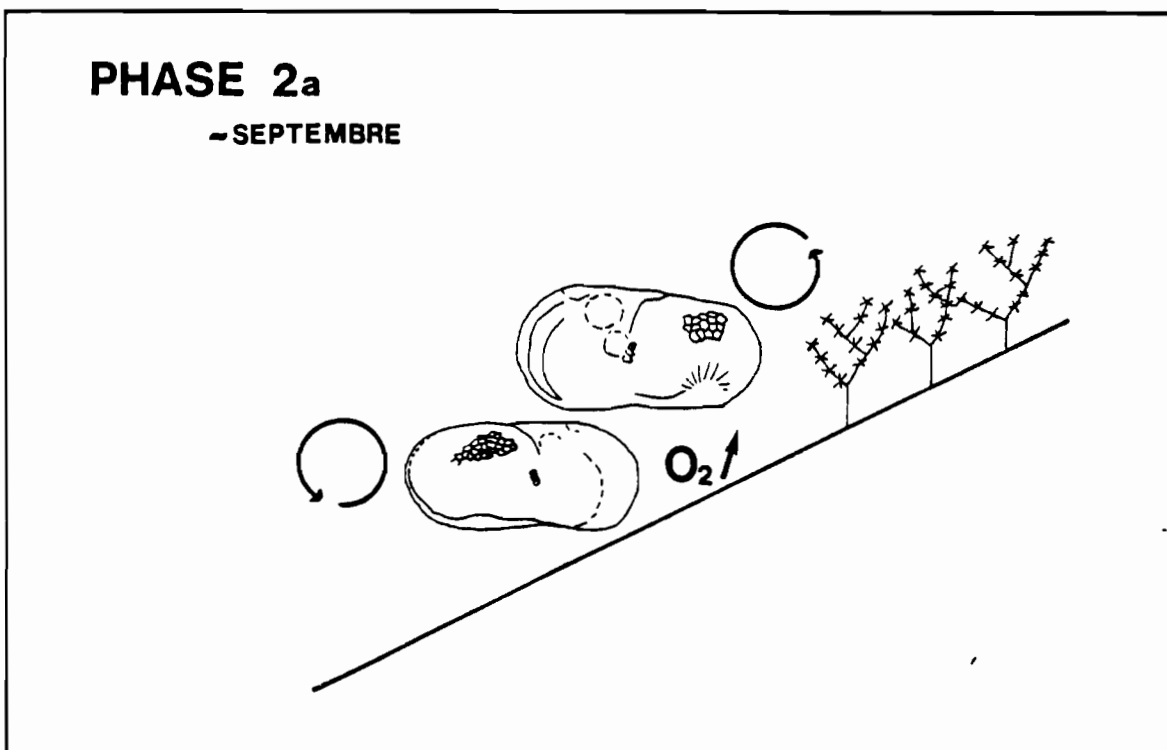
Dans l'épilimnion, les eaux, enrichies en  $CO_2$ , auront un pH relativement bas et seront sous-saturées en carbonates dissous (KELTS et HSÜ, 1978). Dans de telles conditions, une population d'Ostracodes ne peut se développer (Fig. 2.19).



La circulation des eaux est, de plus, facilitée par les tempêtes qui arrachent les plantes ; elle entraîne rapidement des conditions favorables au développement du phytoplancton, en particulier les organismes siliceux (Diatomées) (CARMOUZE et al., 1984).

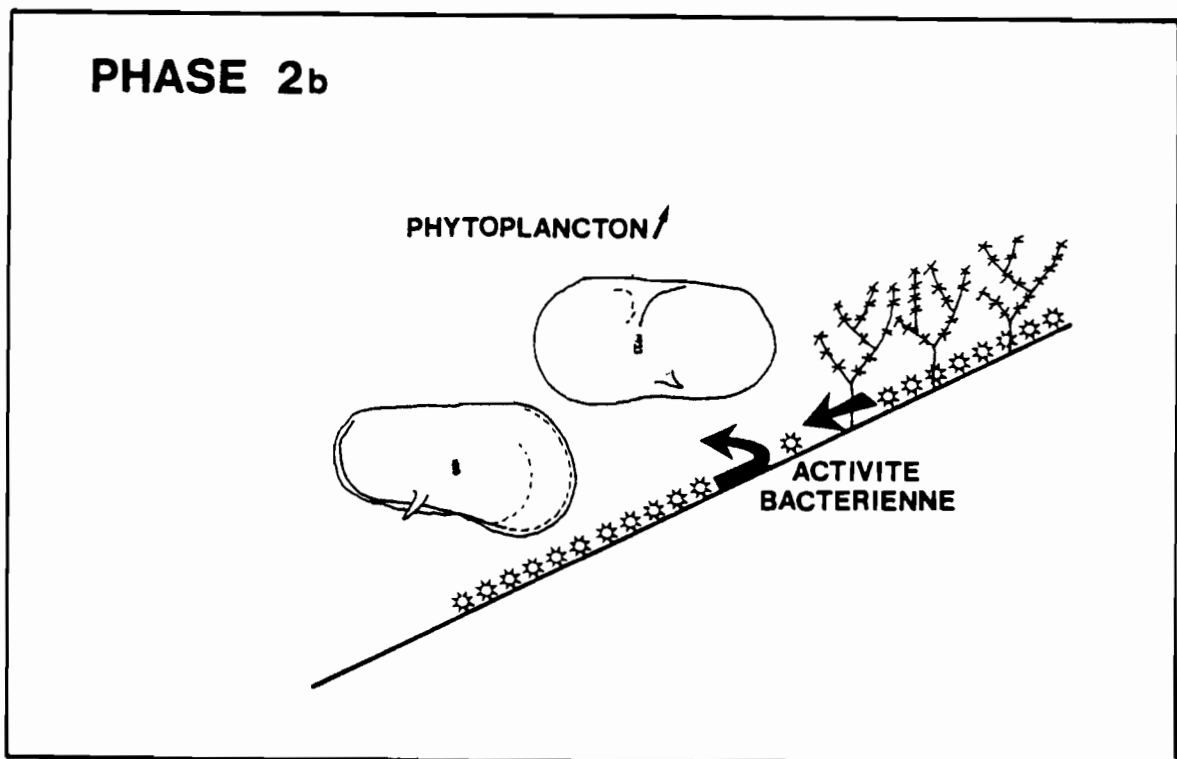
- PHASE 2 -

Les végétaux (phytoplancton et macrophytes) par la photosynthèse consomment le  $\text{CO}_2$  libre (DUSSART, 1966 ; KELTS et HSÜ, 1978). Les eaux deviennent alors sursaturées en carbonates. Le processus de calcification des carapaces d'Ostracodes est favorisé. Les premiers individus qui arrivent à maturité vont produire des tests épais et bien réticulés (Phase 2a, fig. 2.20).



Compte-tenu que pour arriver à maturité la croissance d'un Ostracode requiert 1 à 2 mois, je situe la phase 2a aux alentours du mois de Septembre.

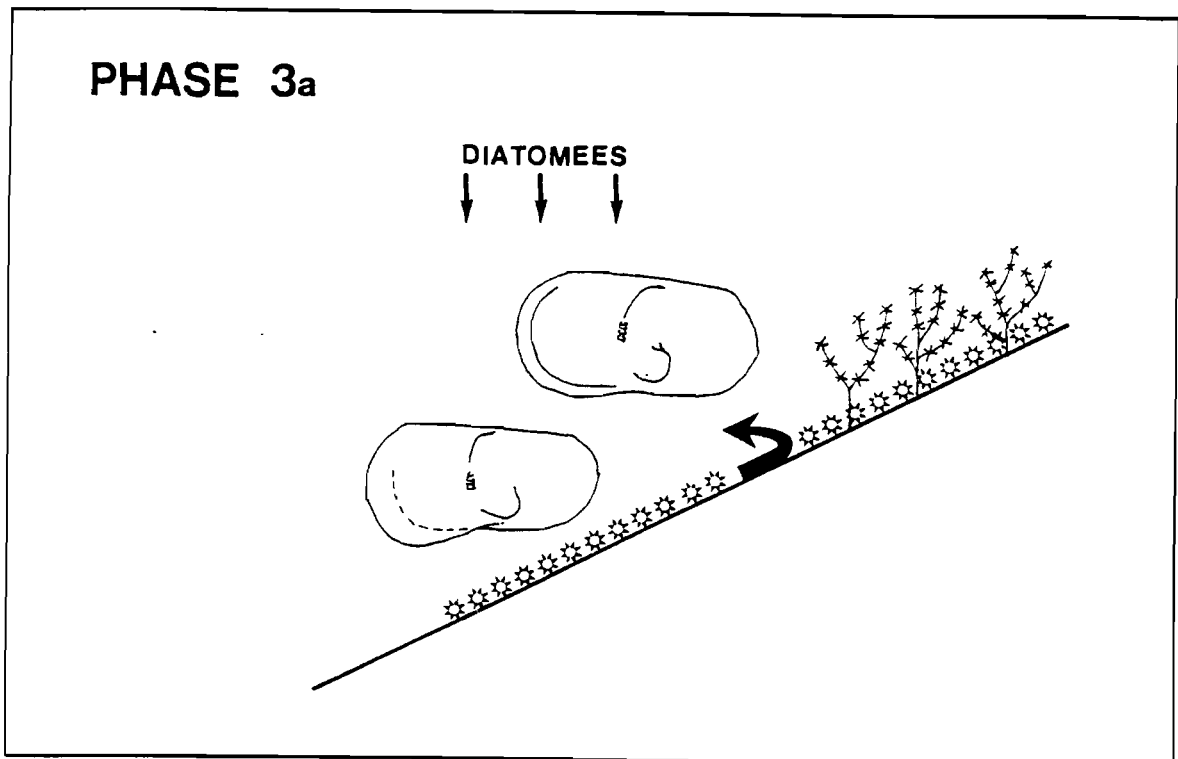
L'arrivée de détritus issus des plantes arrachées crée un surplus alimentaire au benthos. L'activité bactérienne se développe. De nombreux éléments concentrés par les macrophytes vont, par ce biais être remis en solution. La consommation d'oxygène croît ; les morphes de *Limnocythere* résultantes, toujours bien agradées, ont un node épineux en position postéro-ventrale (Phase 2b, fig. 2.21).



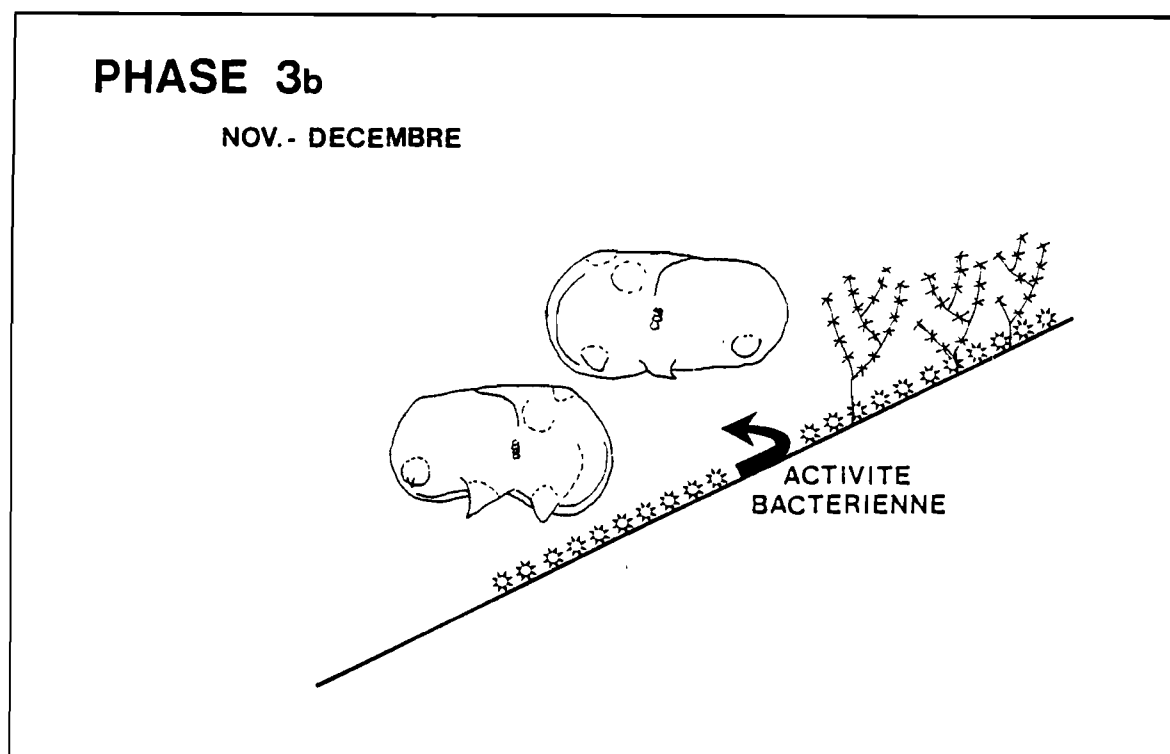
- LA PHASE 3 -

Le processus amorcé s'amplifie : la température des eaux augmente, une stratification apparaît.

- Le "bloom" des Diatomées provoque une carence en silice dissoute, ces végétaux meurent en masse (CARMOUZE et al., 1984). Cette pluie de frustules peut être comprise comme une arrivée de détritiques (KIRK, 1985) Pour protéger leurs parties vitales (soies), les *Limnocythere* développeraient en surface de petites structures dites microcônes (ABE et CHOE, 1985 - fig. 2.22).



Aux côtés de ces individus, des formes à 3 protubérances (nodes épineux en forme d'épines de rosier) apparaissent. Ce développement architectural particulier est rapporté à l'action de libération de substances dissoutes par la dégradation bactérienne et ingérées par les animaux benthiques.

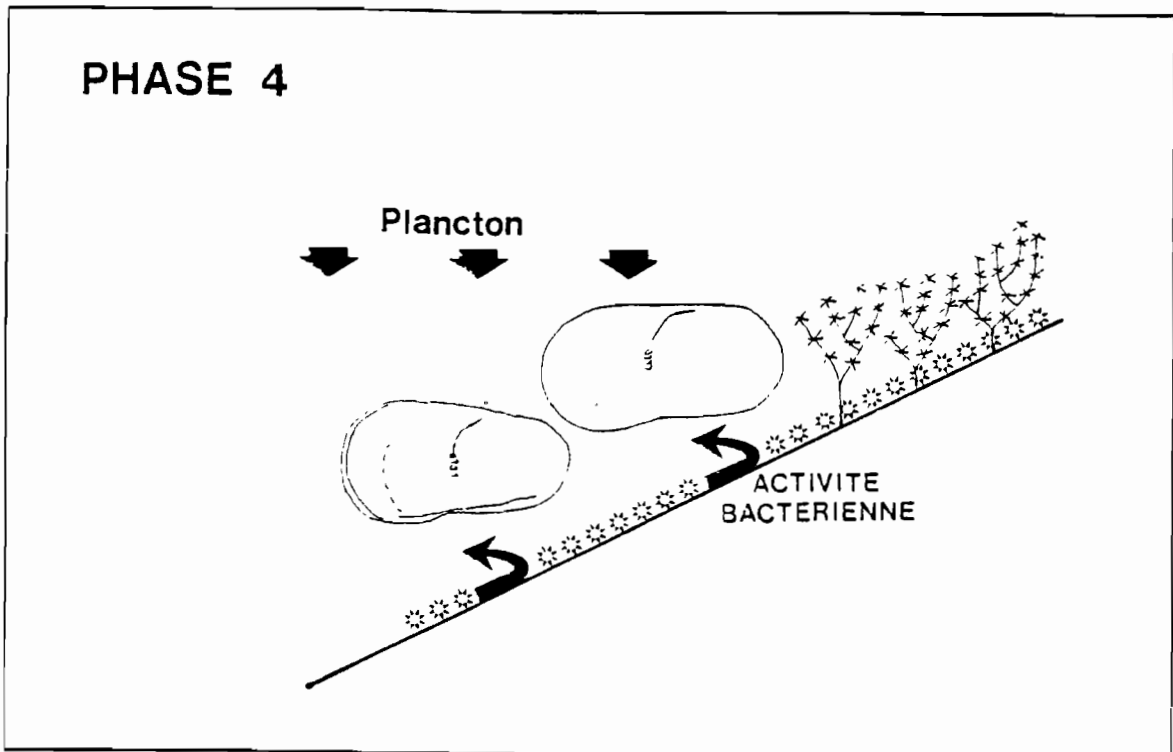


Il est intéressant de signaler que c'est également dans la biozone 4 que le genre *Littoridina* (Mollusques) produit des structures coniques diverses en particulier les déroulées (Pl. 29, photos 4 et 5). Ces constructions architecturales particulières chez les Mollusques sont peut être dues à une qualité de nourriture (RHOADS et LUTZ, 1980).

Chez les Ostracodes, la nodation a été rapportée à une arrivée de composés organiques par le ruissellement ou les rivières (TÖLDERER-FARMER, 1985). Nous la rapprochons plutôt de leur remise en solution après stockage dans les macrophytes. Les valves des Ostracodes de la phase 3 sont déjà moins calcifiées que celles des phases précédentes.

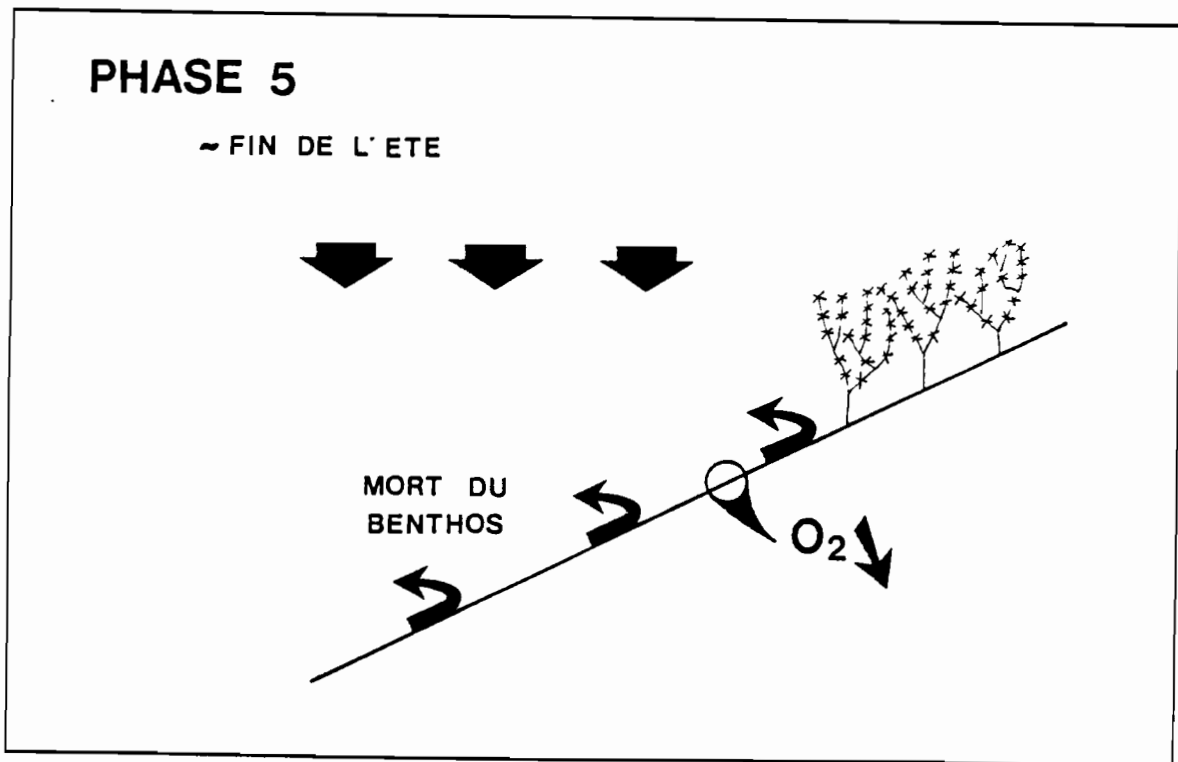
- PHASE 4 -

Les productions primaire et secondaire s'amplifient. La surface du sédiment est composée d'une part importante de matériel organique. Le fond s'enrichit de plus en plus en  $\text{CO}_2$ , le pH baisse. Les Ostracodes arrivant alors à maturité rencontrent des difficultés pour construire leurs tests. Ils ne peuvent que produire une carapace fine, très peu réticulée (L. gr. A "standard") ou lisse (gr. B "standard")(fig. 2.24).



- PHASE 5 -

Par surcroît de matière organique, le milieu peut devenir carrément défavorable (chute de la  $\text{pO}_2$ , augmentation de la  $\text{pCO}_2$ ) ; le benthos meurt en masse (aux alentours du mois de mai). Le matériel biogène se sédimente. L'interface devient quasiment anoxygène (fig. 2.25) ; la précipitation de la calcite par les organismes n'est plus possible (KELTS et HSÛ, 1978).



Cette hypothèse est accréditée par un fait d'observation :  
J'ai remarqué que dans cette zone, il y a souvent 2 stocks distincts :

- un stock de carapaces "normalement" conservées :  
Ostracodes et Lamellibranches,
- un stock de carapaces colorées (bleues ou noires) : Gastéropodes et Amphicypris qui sont des épiphytes.

Cette coloration des coquilles est l'indice d'un milieu réducteur (OERTLI, 1970 ; OERTLI et al., 1982).

A leur mort, les épiphytes tombent sur un fond réducteur alors que les benthiques morts auparavant déjà sédimentés n'ont pas leurs valves affectées. Cette différence est certainement due au taux de sédimentation très important dans cette zone (environ 5 mm/an ; WIRRMANN, 1982).

Ce scénario de l'évolution d'une population de *Limnocythere* au cours d'une année est basé sur 2 prélèvements :

- un premier effectué en décembre 1985 (WIRRMANN) où les formes à 3 épines étaient vivantes,

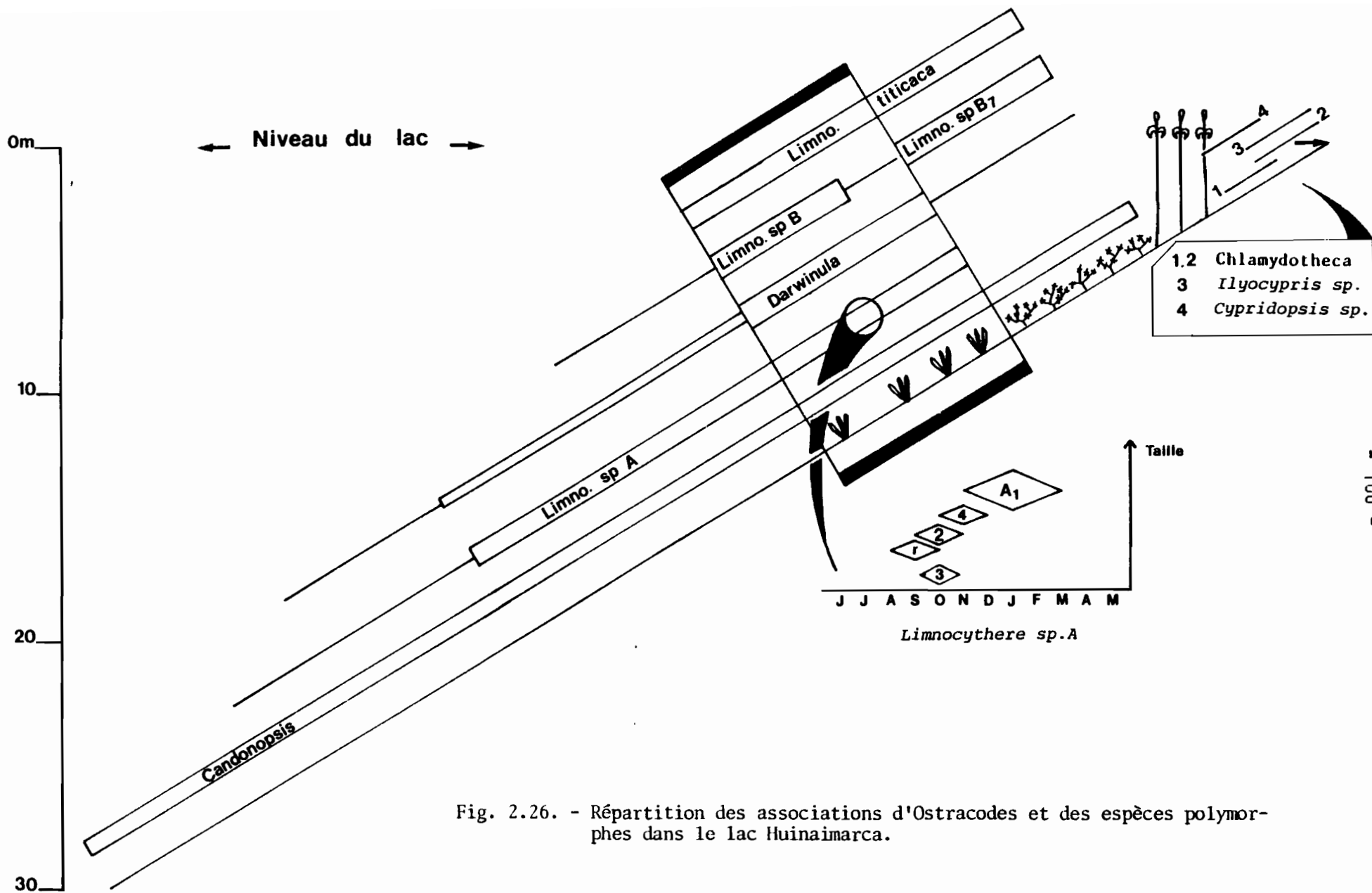


Fig. 2.26. - Répartition des associations d'Ostracodes et des espèces polymorphes dans le lac Huinamarca.

- le second en mai, où la faune était morte.

Le schéma est présenté de manière très stricte. En réalité, les morphes se remplacent progressivement ; plusieurs d'entre elles peuvent co-exister (fig. 2.26).

De même, suivant la position bathymétrique du prélèvement, leurs pourcentages varient fortement en fonction de l'éloignement de l'herbier à macrophytes (*Chara*) et de la topographie (Fig. 2.27).

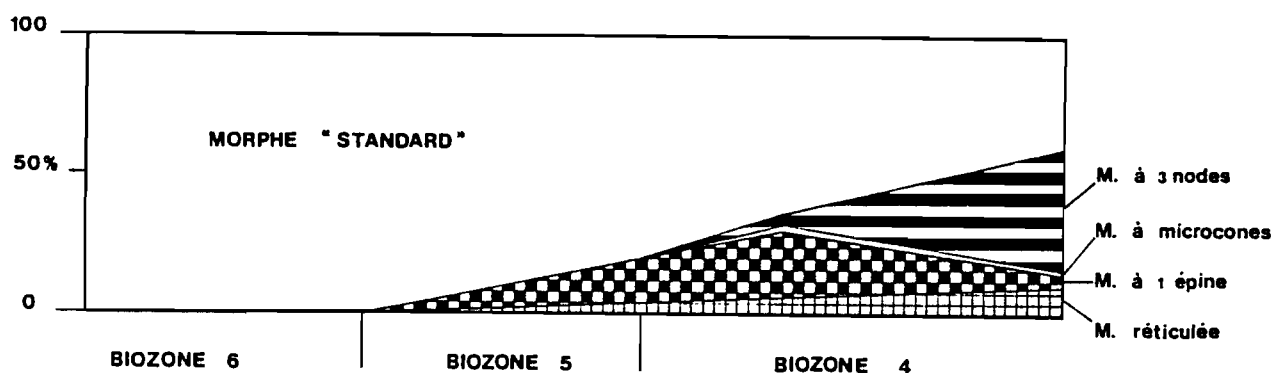


Fig. 2.27 - Distribution des morphes de *Limnocythere* (groupes A et B) en fonction de l'habitat (biozones).

## 2. INCIDENCE DES CYCLES CLIMATIQUES SUR LA COMPOSITION DE LA FAUNE.

Depuis 1912, le lac Titicaca a subi :

- 5 décrues : 1916-17, 1943-44, 1957-58, 1969-71  
1982-83

- 6 crues : 1921-23, 1933-35, 1955, 1964, 1978-79,  
1985-86

Ces fluctuations du niveau moyen du plan d'eau traduisent les déséquilibres entre les apports et les pertes à l'échelle annuelle (CARMOUZE

et AQUIZE JAEN, 1981). Deux types de périodicités dans les crues et décrues annuelles du lac ont été mis en évidence (KÜNZEL et KESSLER, 1985) :

- une période de 10,6 ans due aux variations de l'irradiation solaire,
- une période de 2,4 ans due à la circulation stratosphérique quasi-biennale sous les tropiques.

Quel est l'impact de ces cycles crues-décrues sur la faune ?

Peu d'auteurs se sont intéressés à cette question en milieu lacustre. COHEN (1984) suggère une relation positive entre la diversité spécifique du benthos et les cycles transgressifs. Les cycles régressifs correspondent à une diminution des effectifs des animaux benthiques.

Dans le règne végétal, des auteurs comme MITCHELL et ROGERS (1985) se sont intéressés également à ces cycles humides-secs. Les plantes aquatiques auront à faire face à des problèmes divers : dessiccation, salinités variables, variations dans l'irradiation, turbidité, anoxie, ... et subiront fortement les contrecoups de ces changements somme toute rapides du milieu. Dans le lac Titicaca, COLLOT (1980) suggère que 75 % de la végétation de macrophytes peut se retrouver à l'air libre au cours d'un cycle sec. La relation entre Ostracodes et peuplement phytal ayant été mis en évidence, les populations benthiques auront donc à faire face aux mêmes problèmes. C'est ce que nous allons essayer d'analyser à travers un cycle complet période sèche-période humide.

- La période sèche (bas niveau lacustre) (Fig. 2.28).

A la période de décrue correspond un stress intense pour les macrophytes et pour tout le milieu biologique.

- . dessiccation dans la zone comprise entre la ceinture de totoras et le rivage,
- . mort par insolation trop intense d'une partie de l'herbier à chara.
- . augmentation de la concentration en sels dissous,
- . diminution de la quantité des apports externes (matières organiques entre autres).

Il s'ensuit une diminution de la productivité primaire et par voie de conséquence, toute la chaîne alimentaire est affectée. Au niveau du

# A) SYSTEME EN EQUILIBRE PAR EAUX BASSES

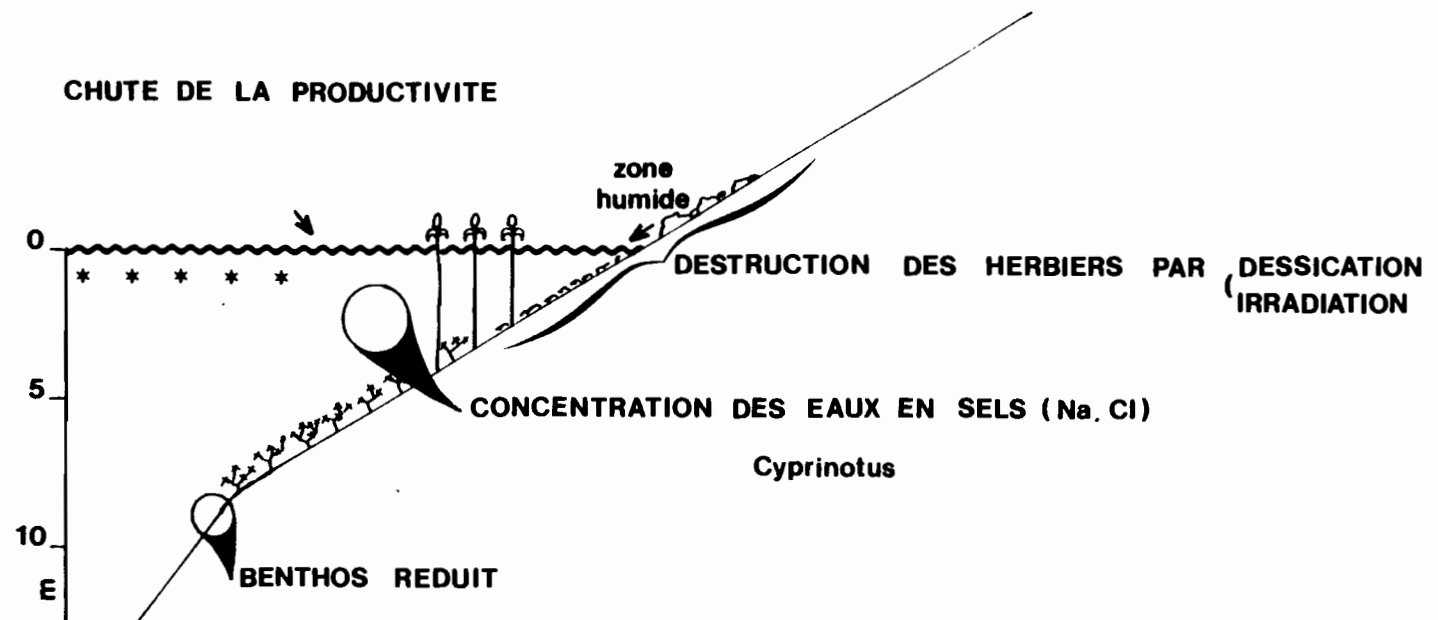


Fig. 2.28. - Système lacustre en équilibre par eaux basses.

## B) SYSTEME EN EVOLUTION: CRUE

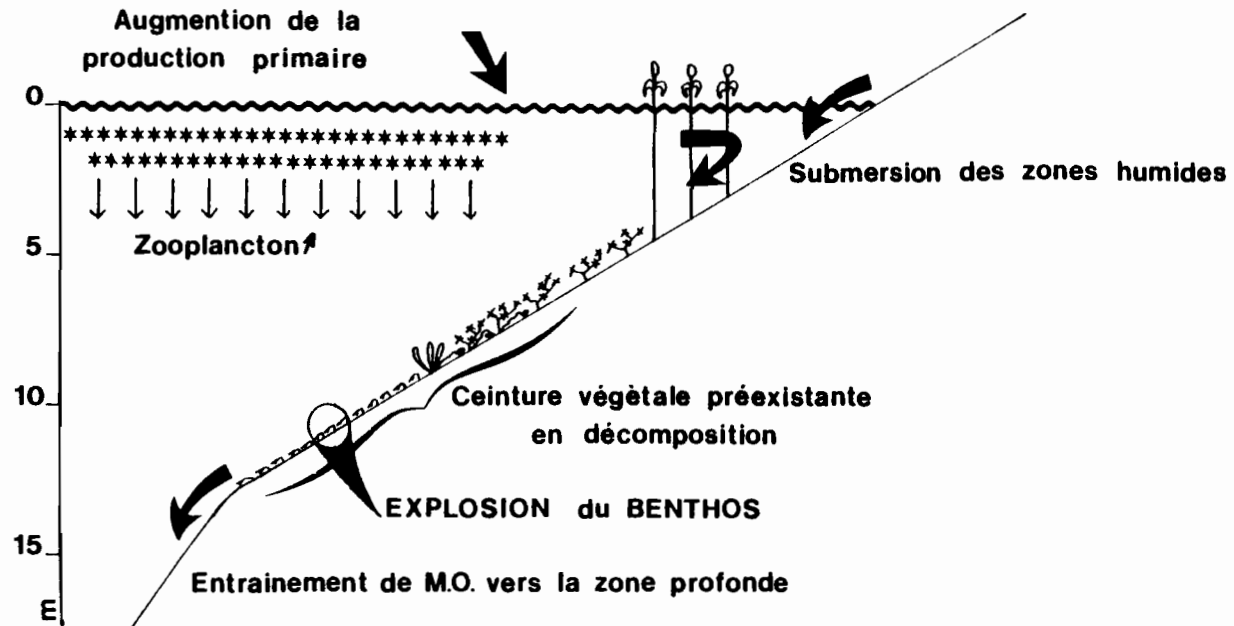


Fig. 2.29. -Système en évolution (phase de crue).

### C) SYSTEME EN EQUILIBRE PAR EAUX HAUTES

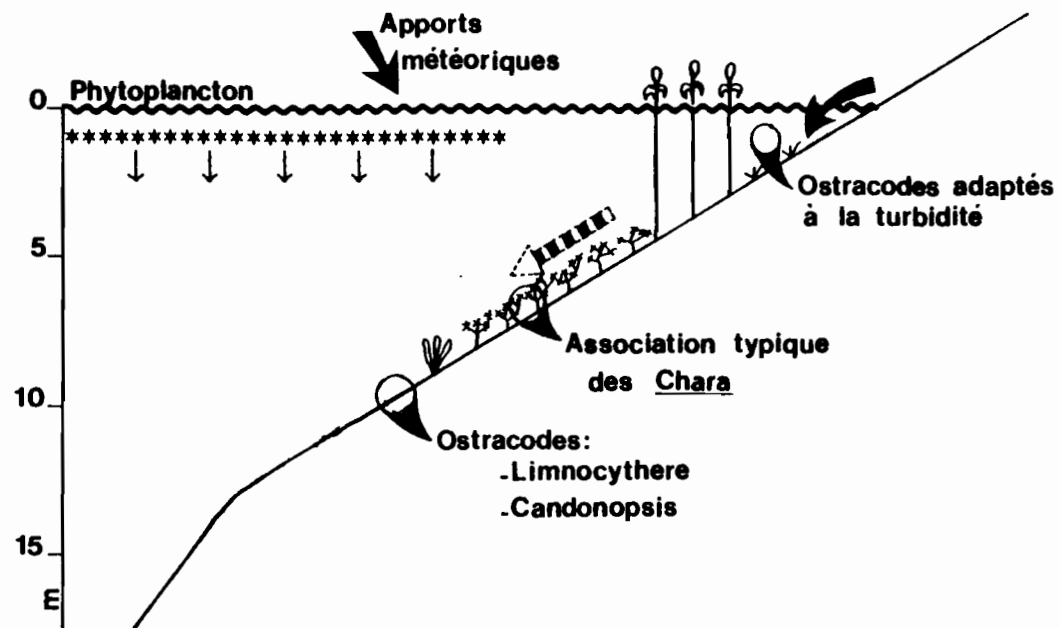


Fig. 2.30. - Système lacustre en équilibre par eaux hautes.

peuplement benthique se surimpose une diminution sensible de l'habitat.

La biomasse, le nombre d'espèces d'Ostracodes chutent. Le polymorphisme chez les *Limnocythere* est réduit, le contraste saisonnier étant moins marqué dans un milieu moins renouvelé.

A un bas niveau lacustre, on associe donc un milieu nettement plus pauvre.

- La période humide (haut niveau lacustre) (Fig. 2.29).

Le haut niveau lacustre qui fait suite à une phase de décrue favorise :

- la circulation interne des matières nutritives et des eaux,
- les apports au système de quantité de matière organique allochtone par les rivières, le ruissellement, les précipitations, l'inondation des zones humides aux eaux enrichies en sels dissous et en matières en décomposition, enfin par la destruction des herbiers préexistants.

Ceci se traduit par un accroissement spectaculaire de la biomasse (phyto et zooplancton, benthos). Chez les Ostracodes, les espaces perdus sont reconquis, densité et nombre d'espèces sont maximaux, le polymorphisme des *Limnocythere* est à son apogée. A un haut niveau lacustre, on associe un milieu très riche.

Passé ce stade, le système se stabilise (on peut dire qu'il est en équilibre) aux alentours d'une situation moyenne à un niveau trophique moyen (Fig. 2.30). La ceinture des macrophytes puise alors la quasi-totalité des composés organiques arrivant au lac (WETZEL, 1983). Plancton et benthos se réduisent.

## CONCLUSION

Les périodes humides et sèches, non saisonnières, jouent comme forces sélectives sur les communautés benthiques parce qu'elles influent sur

- la quantité et la qualité des apports en éléments nutritifs au système,
- la chimie des eaux,
- la circulation des eaux dans le lac,
- les dimensions de l'habitat disponible.

Ceci est particulièrement visible au niveau des prélèvements de 80 (décrue) et 86 (crue) :

- une surreprésentation des *Cyprinotus* en 1980 dans les échantillons des bordures sud-est et sud du Petit Lac
- une très sensible augmentation des morphes nodées en 1986.

REMARQUE : nous venons de voir qu'une des caractéristiques d'un bas niveau lacustre provoque une légère augmentation de la concentration en sels dissous des eaux du lac. Ce phénomène est évidemment beaucoup plus marqué dans le lac Huñaimarca, expliquant ainsi l'abondance des *Cyprinotus sp.* dans les parties est et sud.

En revanche, les *Cyprideis sp.* sont rattachés à la crue qui fait suite : en effet, en se retirant, le lac découvre progressivement des zones. Ces parties exondées très plates s'assèchent lentement. Les eaux s'y concentrent alors fortement. La première forte crue en inondant ces terrains va amener au lac des eaux riches en  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ , faciès chimique de prédilection des *Cyprideis*. Ce qui fait que paradoxalement la remontée du Petit Lac au cours d'un cycle sec-humide est marquée par un niveau à Ostracodes typiques d'eaux concentrées.

Que ce soit dans les prélèvements actuels ou dans les niveaux fossiles, les faunes de *Cyprinotus* et *Cyprideis* semblent être en place :

- leurs populations sont constituées d'adultes et de nombreux stades immatures,
- les valves ne présentent pas de traces d'usure.

Les *Cyprideis* requièrent, de plus, pour se perpétuer des conditions d'eau permanente (HILLER, 1972). Le comportement euryhalin de cette espèce lui permet de recoloniser rapidement le milieu à partir des refuges trouvés dans les zones à totoras épars du Petit Lac lorsqu'une crue charrie des eaux enrichies en sels dissous (Fig. 2.15).

C - LE CONCEPT AGRADATION - DEGRADATION : le rôle de l'herbier à Chara.

Il a été fait usage dans le paragraphe consacré aux variations saisonnières des morphes de *Limnocythere* des hypothèses relatives au polymorphisme des valves d'Ostracodes, notamment :

- le problème agradation-dégradation (PEYPOUQUET et al., 1980, 1985),
- le problème de la nodation (TÖLDERER-FARMER, 1985 a et b).

Ce dernier auteur fait le point sur la question à travers les diverses hypothèses des auteurs quant à la fonction ou à l'origine de telle ou telle architecture particulière. Je me bornerai simplement à développer un point particulier à savoir le concept agradation-dégradation en milieu lacustre.

J'ai en effet remarqué, à l'inverse du schéma proposé par TÖLDERER-FARMER (Fig. 2.32) sur ce problème en milieu eutrophe et oligotrophe que les valves des Ostracodes et celles des *Limnocythere* en particulier étaient mieux calcifiées et mieux réticulées chez les individus en provenance du Grand Lac (milieu eutrophe, RICHERSON et al., 1977) que ceux qui provenaient du Petit Lac (lac oligotrophe) avec une fosse, celle de Chua, méso-eutrophe, (LAZZARO, 1981).

Les tests des fosses "profondes" y sont en général plus épais que ceux des individus de la zone littorale s.s.

|                                 | LACS AUTRICHIENS<br>MONDSEE, ATTERSEE<br>(TÖLDERER-FARMER, 1985) | LAC TITICACA                                      |
|---------------------------------|------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|
| ZONE LITTORALE<br>S.S.          | <i>individus agradés</i>                                         | <i>individus dégradés</i>                         |
| MILIEU "PROFOND"                | <i>formes dégradées</i>                                          | <i>formes en général mieux agradées</i>           |
| MILIEU EUTROPHE/<br>OLIGOTROPHE | <i>davantage de spécimens dégradés (lisses)</i>                  | <i>davantage de spécimens agradés (réticulés)</i> |

Pourquoi existe-t-il une telle opposition entre un milieu de la zone tempérée (lac pré-alpin) et un milieu de la zone intertropicale (Lac Titicaca) ? Le concept agradation-dégradation (PEYPOUQUET et al., 1980, 1985) est-il toujours applicable ?

### 1. LES DONNEES DE LA CHIMIE DES EAUX.

Qu'apportent les informations sur la chimie des eaux du Lac Titicaca ? (Tableau IV).

| mM/l                              | GRAND LAC          | PETIT LAC          | DESAGUADERO |
|-----------------------------------|--------------------|--------------------|-------------|
| HCO <sub>3</sub> /CO <sub>3</sub> | 2,21               | 1,97               | 1,90        |
| SO <sub>4</sub>                   | 2,64               | 2,80               | 2,65        |
| Cl                                | 7,10               | 7,60               | 7,95        |
| Na                                | 7,76               | 8,40               | 8,55        |
| K                                 | 0,39               | 0,43               | 0,445       |
| Ca                                | 1,64<br>(65.6mg/l) | 1,54<br>(61.6mg/l) | 1,53        |
| Mg                                | 1,44               | 1,53               | 1,50        |
| SiO <sub>4</sub> H <sub>4</sub>   | 0,03               | 0,03               | 0,0125      |
| (d'après CARMOUZE et al., 1981)   |                    |                    |             |
| pH                                | 8,3-8,5            | 8,6-8,85           |             |

En dehors de la légère augmentation des ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> dans le Petit Lac, fait déjà cité, le pH a tendance à être plus basique dans le Petit Lac et la baie d'Achacachi. Il apparaît que la composition hydrochimique (ions Ca<sup>++</sup> et Mg<sup>++</sup> entre autres, alcalinité) est contrôlée par la végétation. Que se passe-t-il dans un herbier ?

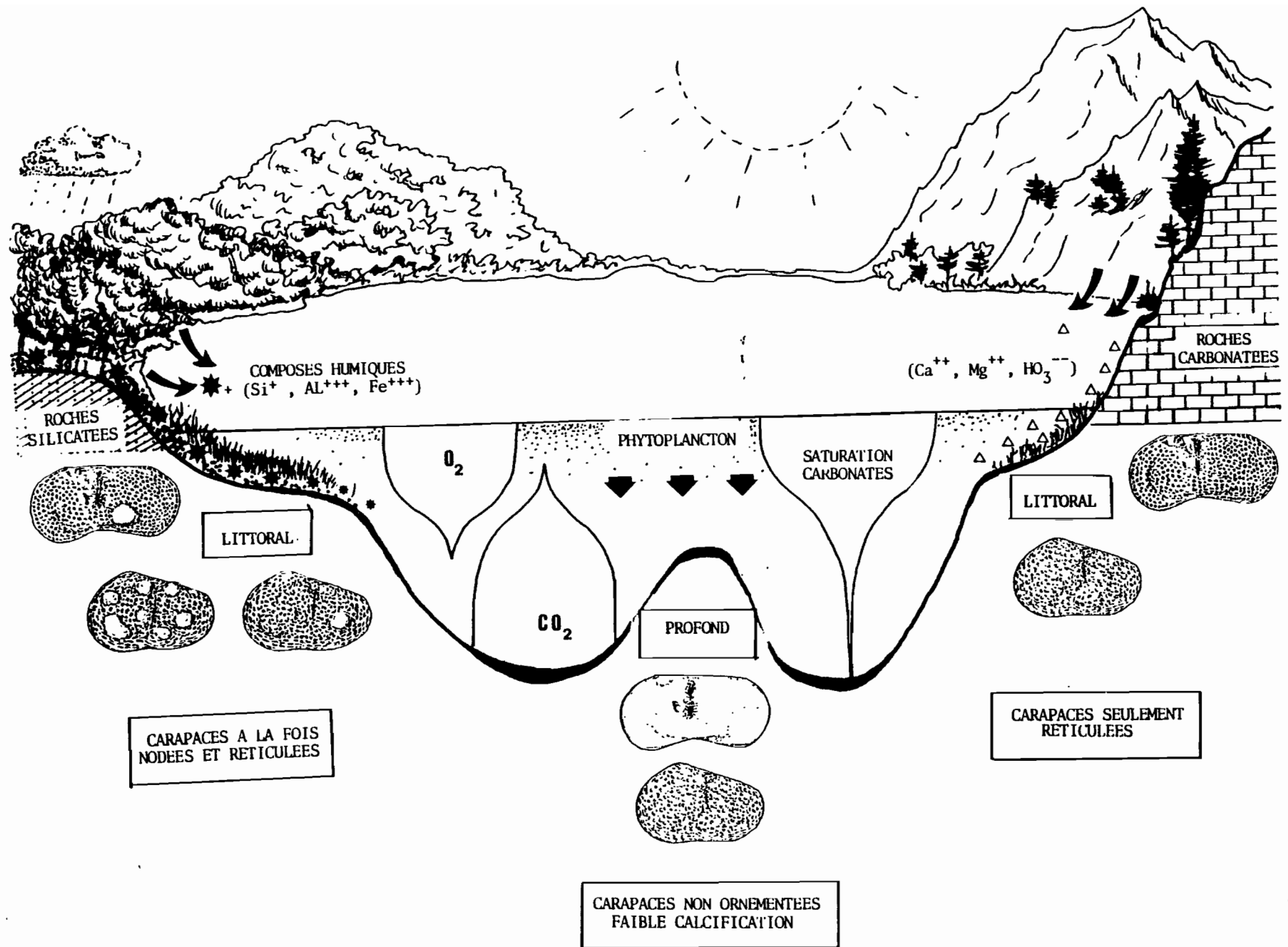
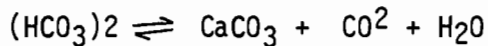


Fig. 2.32. - Modèle biogéochimique des variations intraspécifiques de la nodation et de la réticulation des carapaces d'Ostracodes (in Tölderer-

## 2. FONCTIONNEMENT D'UN HERBIER TEL QUE CELUI A CHARA.

D'après DUSSART (1966) l'essentiel du CO<sub>2</sub> utilisé lors de la photosynthèse provient de la décomposition réversible des carbonates alcalins et alcalino-terreux présents dans les eaux et les tamponnant. L'assimilation du CO<sub>2</sub> disponible par les végétaux (plantes et phytoplancton) entraîne la décomposition des bicarbonates présents.



On aura donc successivement dans l'eau :

1. Elimination du CO<sub>2</sub> libre,
2. Elimination des bicarbonates,
3. Attaque des carbonates,
4. Formation d'hydrates.

Au cours de ces 4 phases, le pH ne cesse de croître. Dans le Lac Titicaca dont les eaux sont relativement pauvres en Ca<sup>++</sup> (1,5 mM/l) on constate une légère baisse de la concentration de cet ion dans les zones peu profondes (Petit Lac, baie d'Achacachi) c'est-à-dire aux endroits où un vaste herbier à Chara est implanté (Fig. 2.33). Ces plantes, outre le processus normal de la photosynthèse, absorbent de grandes quantités de carbonate de calcium indispensable pour l'élaboration de leurs tiges et appareils de fructification (oogones).

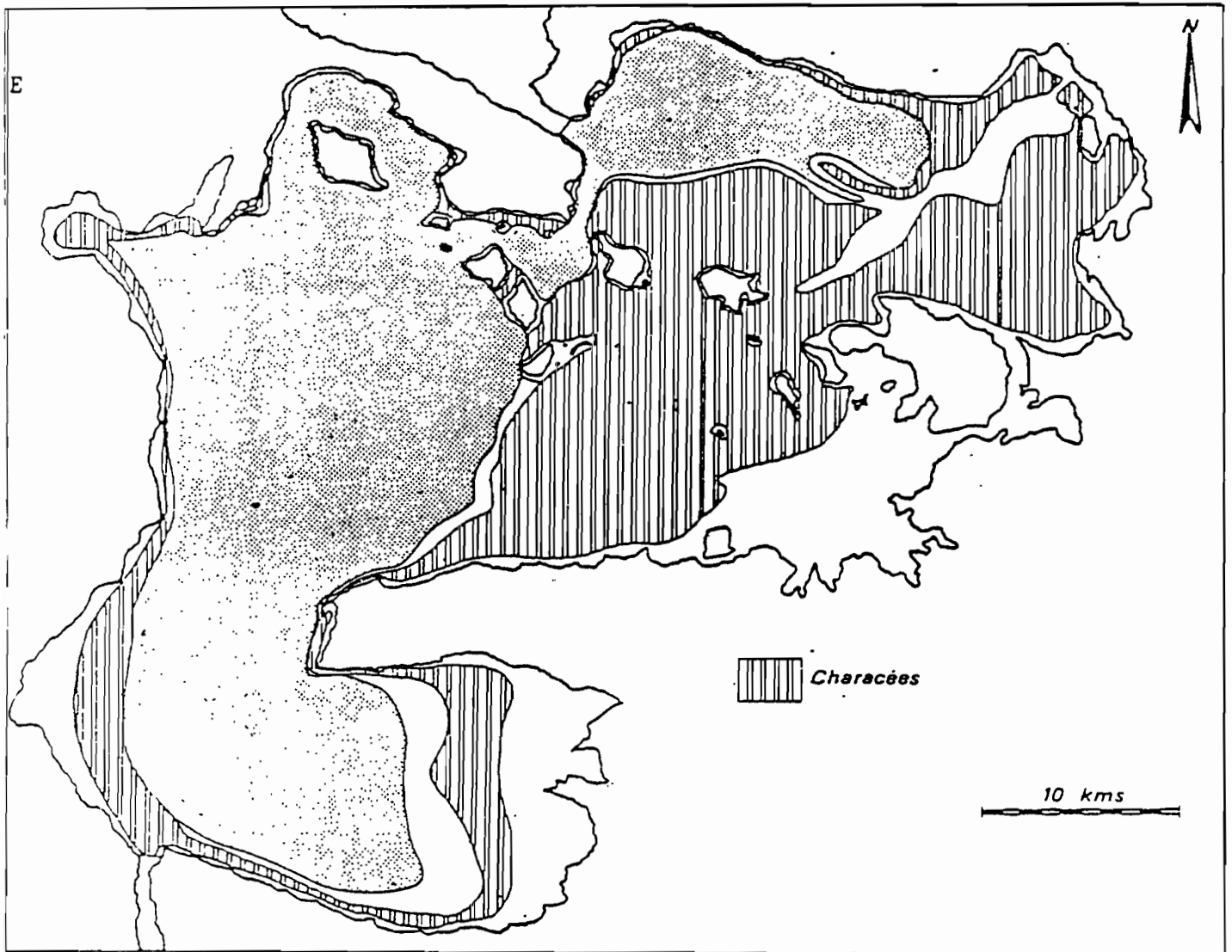


Fig. 2.33 - Extension de l'herbier à Chara dans le lac Huiñaimarca.  
(in COLLOT, 1980)

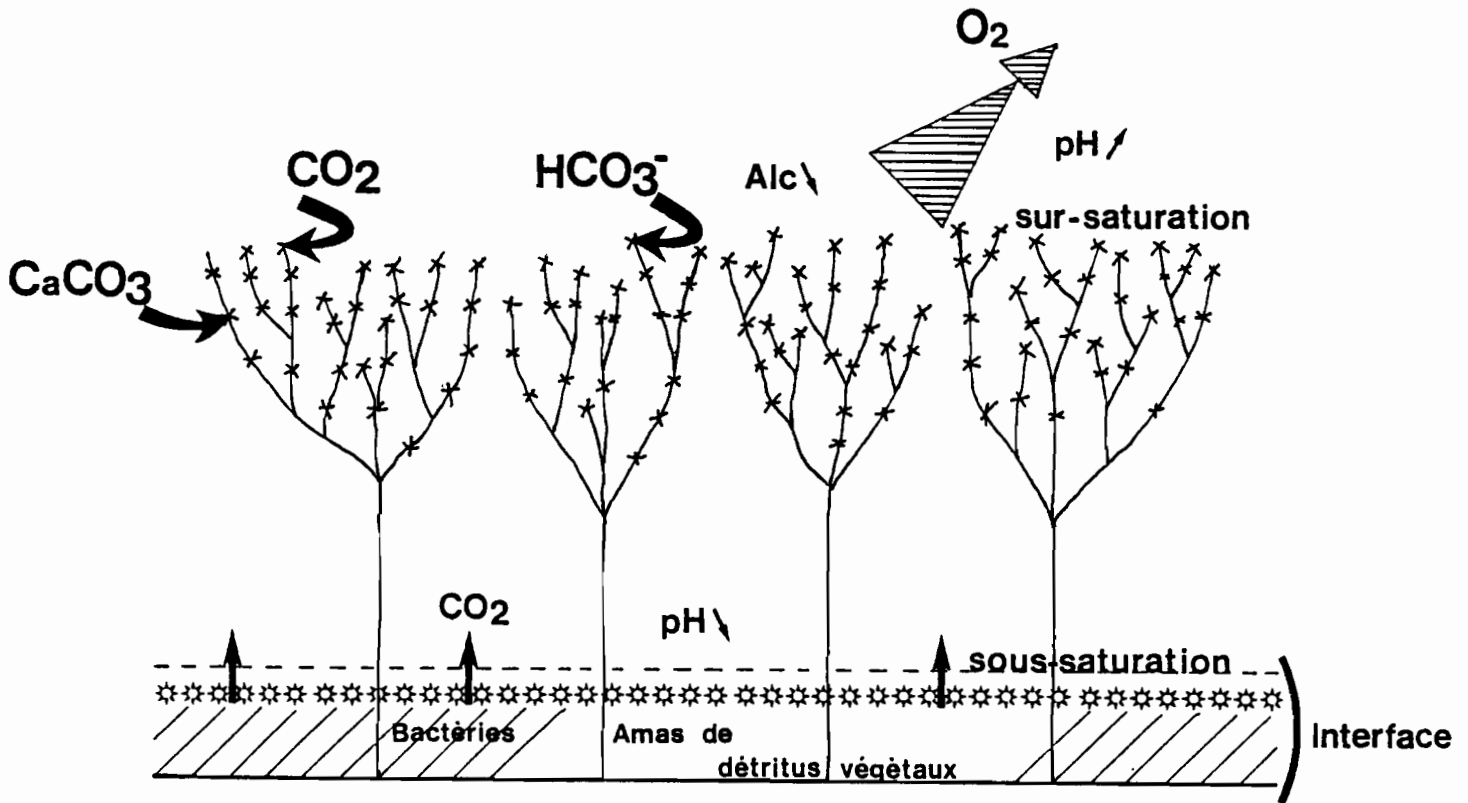


Fig. 2.34 - Environnements dans un herbier à *Chara* -

Dans la plante au niveau des parties photosynthétiques, du fait de l'absorption de  $\text{CO}_2$  puis  $\text{HCO}_3^-$  (ALLEN et SPENCE, 1981 ; MABERLY et SPENCE, 1983) et du dégagement d' $\text{O}_2$ , la calcite précipite aisément (conditions de sursaturation vis à vis des carbonates, KELTS et HSÜ, 1978). Par contre-coup, la concentration en ions  $\text{Ca}^{++}$  (utilisation par les plantes) et l'alcalinité chutent.

### 3. LE MICROENVIRONNEMENT A L'INTERFACE EAU SEDIMENT.

A l'interface eau-sédiment, en raison de la croissance continue des plantes (COLLOT, 1980), une accumulation très importante de débris végétaux se fait. Par dégagement de  $\text{CO}_2$  (activité bactérienne) ce microenvironnement est sous-saturé (KELTS et HSÜ, 1978). En parallèle, se développe une stratification journalière (POWELL et al., 1984) influençant le renouvellement des eaux et contribuant à créer au niveau de l'interface eau-sédiment un micro-environnement particulier. L'existence d'une micro-stratification de ce type explique le décalage bathymétrique de la faune benthique au-delà de 20 m observé dans le Lac Sibaya ( $27^\circ 5'$ ) (BOLT, 1969 ; HART, 1970). Une partie

du  $\text{CaCO}_3$  des tiges de *Chara* est remis en solution. Les organismes benthiques vont donc rencontrer des conditions très difficiles pour bioprécipiter leurs carapaces. Leurs tests seront donc logiquement construits au minimum. Une fois morts et déposés sur le fond, bon nombre de valves va subir une attaque acide (voir, Planche 11, photo 6).

Il est aisé de comprendre maintenant pourquoi les ostracodes à valves très <sup>dé</sup>calcifiées se rencontrent dans le lac Titicaca dans la zone littorale s.s. et non en milieu plus profond. C'est tout simplement un problème de micro-environnement à tendance acide au niveau de l'interface eau-sédiment dans les herbiers.

Cette constatation renforce l'hypothèse du concept aggradation-dégradation fonction du pH (PEYPOUQUET et al., 1980, 1985).

#### 4. LA NOTION DE TROPHIE.

Le second point, lié à la notion de trophie, découle largement du premier. L'extension des herbiers est très importante dans le lac Huiñaymarca. L'herbier à *Chara* à lui seul couvre environ 40 % de la surface au fond (COLLOT, 1980, Fig. 2.33). Son impact sur l'hydrochimie est grand (baisse de l'alcalinité, de la concentration en ions  $\text{Ca}^{++}$ , pH très alcalin).

Dans le Grand Lac, les herbiers ne couvrent qu'une surface dérisoire (1 à 2 %) étant donné le plongement abrupt des berges. L'impact des herbiers en dehors des baies à fond plat (baies de Puno et d'Achacachi) va par conséquent être faible. Les mesures de concentration de l'ion  $\text{Ca}^{++}$  effectuées dans le Grand Lac (Lago Grande) sont de 64,6 mg/l (NEUVEU-LEMAIRE, 1906) 68,7 mg/l (PASNANOKY, 1911) ; 65,4 mg/l (GILSON, 1964), 64 mg/l (RICHERSON et al., 1977) alors que dans la baie de Puno, une valeur de 54,3 mg/l a été mesurée (LÖFFLER, 1960).

A elle seule, la couverture végétale, explique les différences de la chimie des eaux ( $[\text{Ca}^{++}]$ , Alc, pH) observées entre le Grand Lac et le Petit Lac. Globalement, les ostracodes vivant à proximité de la zone phytale, auront plus de difficultés à bioprécipiter leurs carapaces dans le Petit Lac que dans le Grand Lac.

- REMARQUE : la notion de trophie est basée uniquement sur la biomasse planctonique (LAZZARO, 1981). Il me semble qu'il faudrait également considérer la production primaire par les macrophytes fixés ; auquel cas, le Petit Lac devrait être considéré non plus comme un milieu oligotrophe, mais plutôt comme un milieu en voie d'eutrophisation (voir Fig. 4). Cette hypothèse est renforcée par la présence d'une pycnocline dans la cuvette Ouest (voir Fig. 1.22).

- CONCLUSION :

L'analyse des faunes actuelles d'ostracodes de l'Altiplano bolivien met en évidence le contrôle de la structure des populations par l'environnement. Un des éléments clefs de ce contrôle est le contraste saisonnier entre un été pluvieux et relativement chaud et un hiver sec et froid.

Dans les milieux aquatiques des vallées de haute altitude (Hicchu Kkota, Ovejhuvo) la traduction se résume en une présence/absence de faune. En été, les écarts de températures entre le jour et la nuit se réduisent, les eaux des mares se réchauffent, la végétation aquatique se développe consommant le CO<sub>2</sub> libre et rendant les eaux basiques ; les ostracodes font alors leur apparition. En hiver, les différences de températures entre le jour et la nuit sont très importantes, le pH des eaux est nettement acide ; la vie des organismes benthiques à tests calcaires est rendue impossible.

Dans les lacs et mares temporaires des alentours du lac Poopó, l'ostracofaune se développe également en été, au moment où tous ces milieux se mettent en eau. Les ostracodes sont particulièrement bien adaptés à ces environnements : en particulier aux variations de la salinité, de la température, de la teneur en oxygène dissous et aux conditions d'extrême turbidité. Deux types principaux de stratégies sont développés :

- espèces à cycles de vie court qui prolifèrent pendant la période du cycle annuel où la composition chimique de l'eau convient à leurs exigences comme : *Potamocypris*, *Cypridopsis*, *Amphicypris*, *Ilyocypris*.
- espèces euryhalines, qui relayent les premières avec *Eucypris* et *Limnocythere bradburyi*.

Dans le lac Titicaca, immense réservoir liquide, les variations climatiques saisonnières sont amorties, le problème est radicalement différent.

La population d'ostracodes est fonction du métabolisme du lac et des ressources nutritives du milieu, tous deux sous la dépendance des alternances entre saisons humides et saisons sèches. En fonction de ces éléments, l'ostracofaune se scinde en associations (5 au total) liées à la zonation bathymétrique de la végétation et par conséquent à la nature du substrat et à la profondeur d'eau.

- l'association 1 dite de bordure est constituée essentiellement de formes nageuses,
- la biozone 2 (totoraie) ne contient pas de faune,
- l'association 3 se développe dans l'herbier à *Chara* ; elle est composée de formes à tests très peu calcifiés du fait des conditions particulières (pH à tendance acide) à l'interface eau-sédiment,
- l'association 4, très riche est formée d'organismes polymorphes : variations de taille chez les formes lisses et d'architectures chez les spécimens réticulés (*Limnocythere*) ; elle se développe entre le début du printemps et la fin de l'été,
- l'association 5, située dans la partie inférieure de l'épilimnion correspond à une faune plus pauvre et moins diversifiée,
- l'association 6 dont la densité et la diversité spécifique sont faibles atteint un développement maximal en hiver lorsque les eaux se renouvellent et sont par conséquent bien oxygénées.

Le développement saisonnier de conditions anoxiques impose à la faune benthique des restrictions temporelles et spatiales. Dans l'hypolimnion (biozone 6), la faune connaît une extension optimale en hiver lorsque les eaux se mélangent sous l'action du vent. En été, le développement d'une thermocline, entraîne par dégagement de CO<sub>2</sub> (activité bactérienne) une évolution du pH : il passe de 8,5 à 7,8 environ (LAZZARO, 1981). Cette diminution provoque le passage du domaine de dépôt vers le domaine d'agressivité (Fig. 2.35) rendant la bioprécipitation des carbonates impossible.

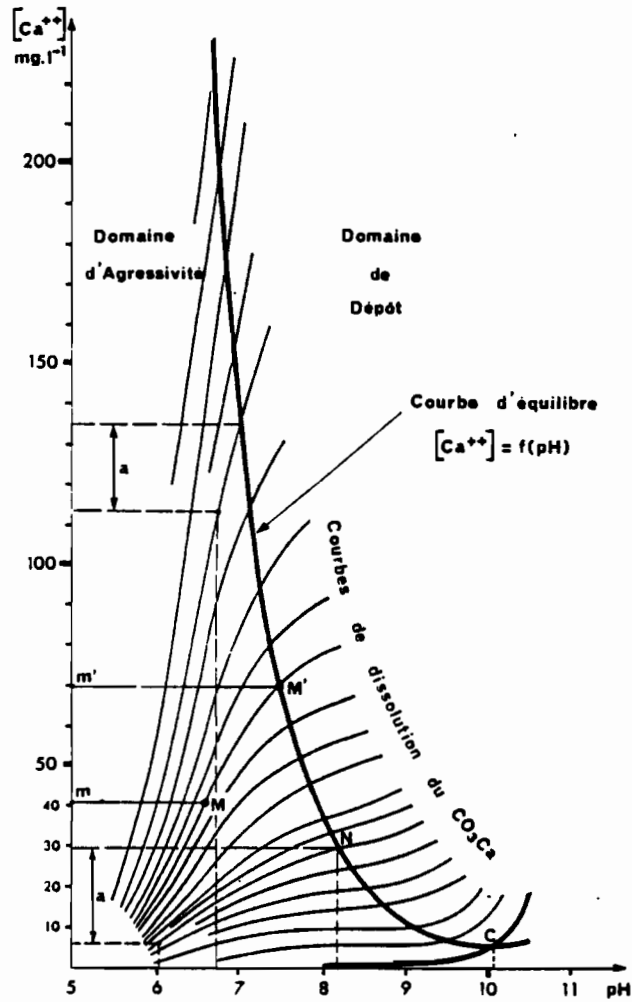


Fig. 2.35 - Courbes d'équilibre et d'évolution d'une solution de  $CO_2Ca$  sous ses diverses formes. (D'après SCHMITT, 1955, in DUSSART, 1966)

Dans l'épilimnion, le benthos calcaire ne peut se développer qu'au début du printemps, lorsque les eaux se réchauffent (Fig. 2.36) et s'enrichissent en éléments nutritifs par remontées d'eaux profondes.

Il atteint son maximum en été (saison des pluies).



Fig. 2.36 - Isothermes en °C dans le Grand Lac de 1973 à 1976 -

La saisonnalité de ces communautés est corrélable avec le métabolisme du lac. La densité faunique augmente lorsque le lac entre dans une phase de crue (saisonnière ou interannuelle), probablement par contre-coup de l'accroissement des apports en matières nutritives et de l'extension de l'habitat. Dans la biozone 4 où ces changements sont le plus marqués, les morphes de *Limnocythere* peuvent être considérées comme des marqueurs de la saisonnalité du métabolisme lacustre due au contraste entre la saison sèche (hiver) et la saison pluvieuse (été). On peut s'attendre à ce que le polymorphisme se réduise si la différence entre les saisons s'atténue ou, par contre, augmente si l'écart croît (hiver plus sec et froid, été plus humide et chaud).

La constatation de l'étroite relation existant entre la population d'ostracodes et l'environnement (Fig. 2.37) va permettre une reconstitution précise à partir des paléofaunes des paléoenvironnements au cours de l'Holocène. Un scénario climatique sera alors envisageable.

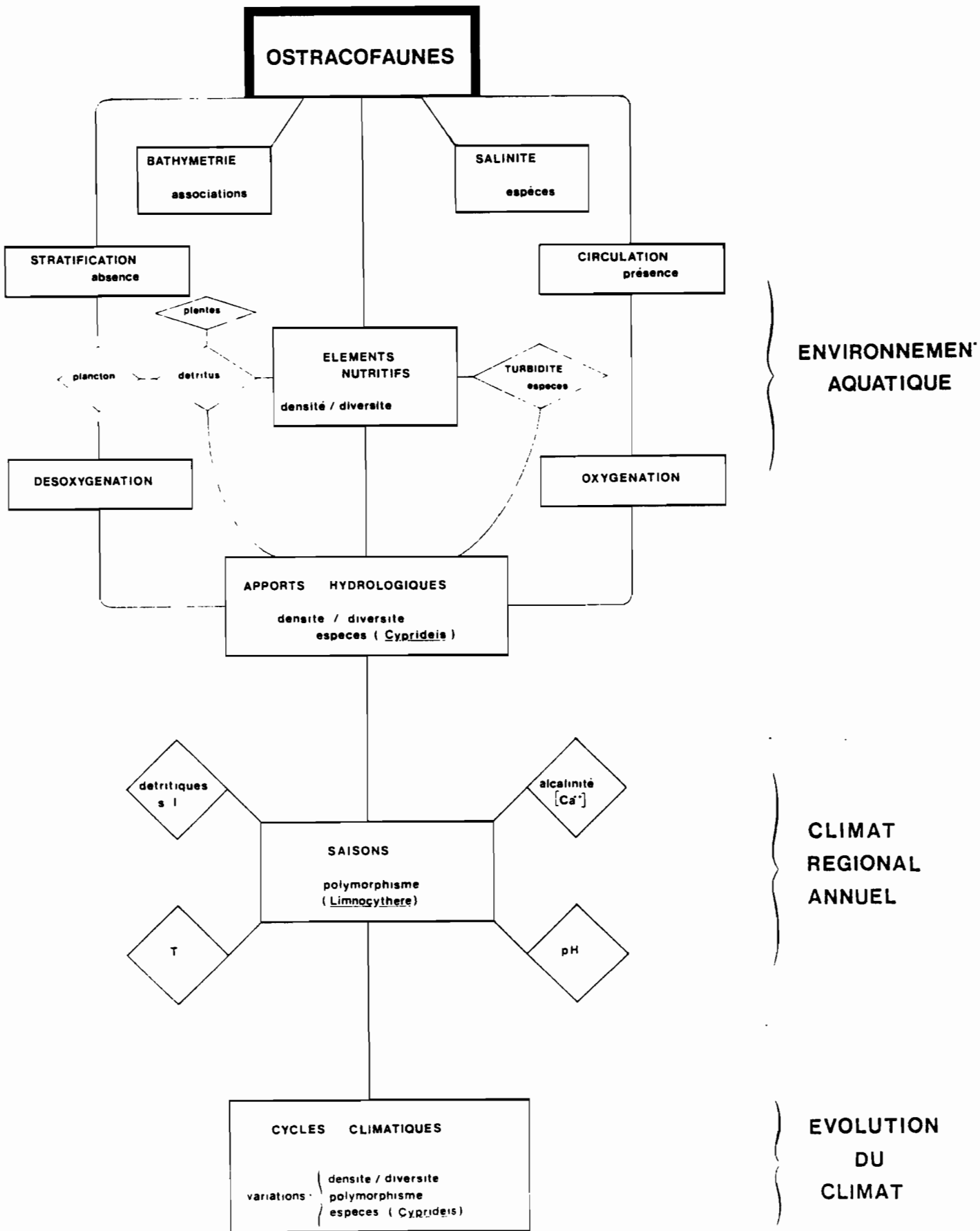


Fig. 2.37 - Les Ostracodes dans la définition d'un environnement et son contexte climatique.



TROISIEME PARTIE

>>><<<

LES PALEOMILIEUX



**- INTRODUCTION :**  
**Etat des connaissances**

Le Quaternaire de l'Altiplano bolivien est caractérisé par une succession d'extension lacustres.

Les trois dernières phases de hauts niveaux lacustres (Ballivián, Minchin et Tauca) appartiennent au Pléistocène supérieur (SERVANT, 1976, 1978) (Fig. 3.1). La reconstitution des paléorivages a été faite à partir des encroûtements stromatolithiques (Fig. 3.2).

Par contre, les sédiments lacustres de l'Holocène n'avaient pas été étudiés. Cette lacune a été comblée par l'intermédiaire d'un programme pluridisciplinaire portant sur l'évolution des climats de la zone inter-tropicale au cours du Quaternaire (Programme GEOCIT). Des données sont désormais disponibles sur cette tranche de temps ; elles portent essentiellement sur la palynologie, l'étude des diatomées, la sédimentologie et l'analyse des faunes d'Ostracodes.

D'autres renseignements, n'intéressant pas directement la sédimentation lacustre, mais se rapportant à des problèmes climatiques (variations du bilan hydrique) ont été publiés. Ceux-ci concernent principalement les études :

- des terrasses fluviales (SERVANT et FONTES, 1984)
- des dépôts glaciaires (GOUZE et al., 1986)

Les principaux résultats sont illustrés dans le tableau

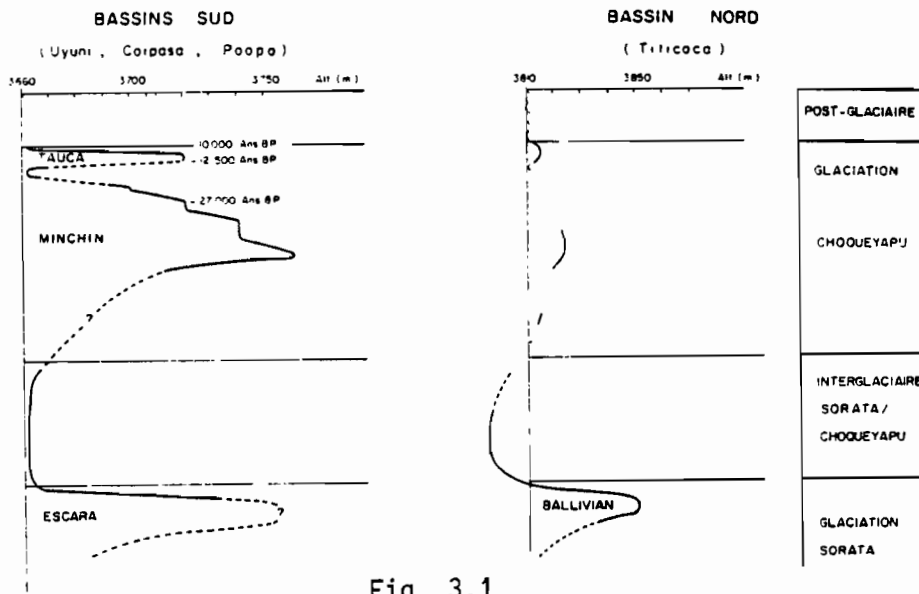


Fig. 3.1

— Les variations du niveau des lacs au Sud et au Nord de l'Altiplano. Premières interprétations.

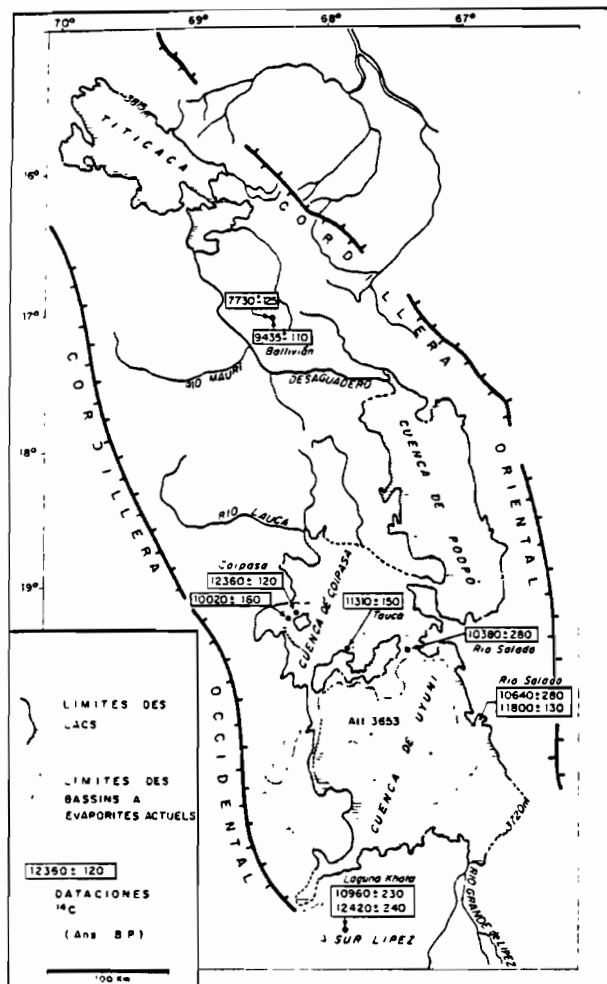


Fig. 3.2 Extension maximale du lac Taca. La surface du lac Titicaca était proche de l'actuelle (8.000 km<sup>2</sup>). Les nappes d'eau du Sud de l'Altiplano s'étendaient sur 43.000 km<sup>2</sup> environ.

## I - RESULTATS -

Grâce à la réalisation de campagnes de carottages sur le lac Titicaca, j'ai pu disposer d'un important matériel fossile (Quaternaire terminal).

La finesse du modèle actuel précédemment décrit (cf. troisième partie) permet de placer chaque niveau contenant des Ostracodes dans une fourchette bathymétrique serrée. L'évolution du polymorphisme des *Limnocythere* groupes "A et B" et celle de certaines espèces caractéristiques comme *L. bardburyi* ou *Cyprideis* sp. vont permettre de préciser les phénomènes physiques et chimiques touchant l'écosystème considéré, phénomènes liés au régime particulier du climat tropical de la région du lac Titicaca atténué par son altitude élevée.

Afin de faciliter la compréhension de l'évolution du lac Titicaca, l'étude des paléo-environnements sera divisée de la manière suivante :

A - LE PETIT LAC, divisé en deux bassins :

1. La cuvette Ouest
2. La fosse de Chua

B - LE GRAND LAC.

Certains résultats (faunes et implications paléoécologiques) seront donnés en annexe. Ceux-ci concernent essentiellement des données fournies par des carottes courtes.

### A - LE PETIT LAC -

#### 1. LA CUVETTE OUEST.

Les principales caractéristiques morphologiques, sédimentologiques chimiques et hydrologiques ont été données dans la deuxième partie. Il est bon toutefois, de rappeler qu'au-delà de 10-12 mètres de profondeur, l'ostracofaune ne rencontre plus de conditions propre à son épanouissement. Les quelques individus épars qui arrivent à survivre ici et là (en hiver) ne laissent pas de traces dans le sédiment (dissolution des tests).

Un nombre important de sondages y a été effectué (Fig. 3.3) ; ceux où les Ostracodes ont été étudiés sont :

- TC, TC<sub>1</sub>, TD<sub>1</sub>, TE (BARTON ET WIRRMANN)
- C<sub>2</sub>, D<sub>2</sub>, S<sub>3</sub>, S<sub>4</sub> (MAGAT et YBERT)
- 435 (CARBONEL, WIRRMANN et MOURGUIART)

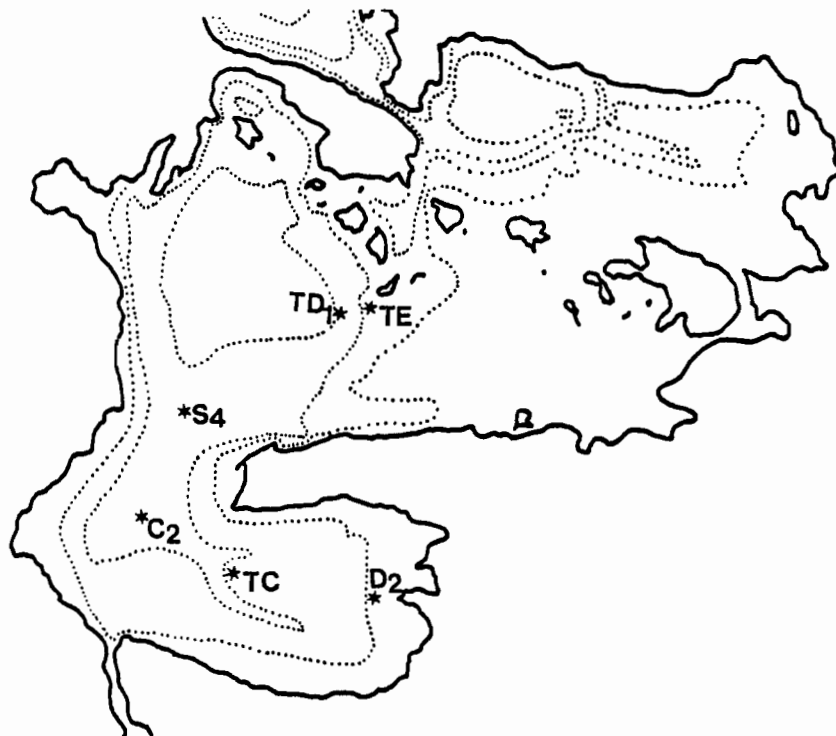


Fig. 3.3. - Positionnement des carottes effectuées dans le bassin Ouest du Petit Lac -

Je vais étudier séparément chacune de ces carottes, et, d'après les caractéristiques de la faune d'Ostracodes définir des écozones et en donner un schéma évolutif. La synthèse de toutes les données donnera un aperçu de l'évolution du bassin Ouest et des paramètres du milieu qui la régissent.

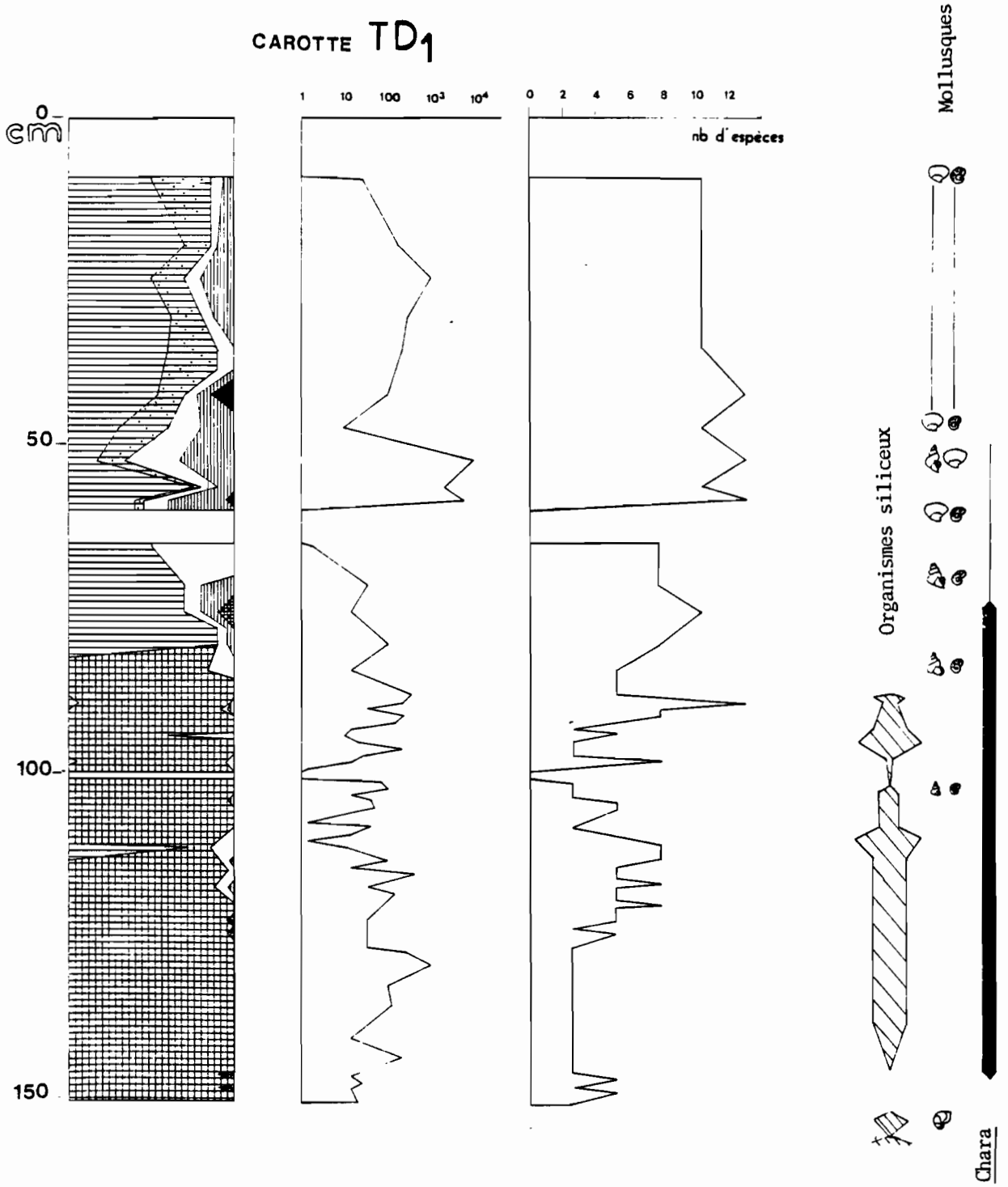


Fig. 3.4. - Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TD<sub>1</sub>.

1.1. - Carotte TD<sub>1</sub> :

Le sondage a été implanté au centre-Est du bassin par 19 m de fond (Fig. 3.3), la longueur de la carotte est de 537,5 cm. J'ai distingué quatre écozones majeures dans lesquelles des subdivisions apparaissent (Fig. 3.4).

- ECOZONE\_4 (537,5 - 155 cm) :

Il n'y a pas de faune dans ce sédiment argileux compact pauvre en carbonates et matière organique (Fig. 3.5). De la base vers le sommet, les concrétions suivantes ont été observées : vivianite, greigite et pyrite (WIRRMANN et OLIVEIRA ALMEIDA, 1987). Ces minéraux ne se forment qu'en milieu réducteur, permanent pour la vivianite, saisonnier pour la pyrite (PUJOS, 1976).

A partir de 170 cm, la fraction supérieure à 63  $\mu$  est constituée presque uniquement de spicules de spongiaires avec de rares restes de végétaux et de mollusques, probable indication d'un dépôt de rivage.

- ECOZONE\_3 (155 - 84,5 cm) :

La faune apparaît, très largement dominée par *Limnocythere bradburyi*. Ce quasi-monospécifisme est l'indicateur d'un milieu particulier, riche en sels dissous, proche du lac Poopó actuel. Les formes mineures associées permettent de subdiviser cet ensemble en deux sous-unités :

- jusqu'à 110 cm, les *Cypridopsis* sont les seuls à subsister aux côtés des *L. bradburyi*, marqueurs d'eaux troubles.
- de 110 cm au sommet de l'écozone, des formes typiques d'eaux douces à oligohalines font leur apparition. Ce sont des *Limnocythere sp. A*, *Candonopsis sp. A*, *Darwinula sp.*

Le niveau (111-113 cm) très riche en faune oligohaline est à rapprocher d'une très forte chute de la salinité des eaux, chute imputable à une intrusion d'eaux "douces" en provenance du Nord (Chua), vraisemblablement par infiltrations.

Les nouvelles espèces ainsi que la présence de mollusques (*Littorinida*) témoignent d'un milieu aquatique moins temporaire ; ces organismes ont en effet un cycle de vie long .

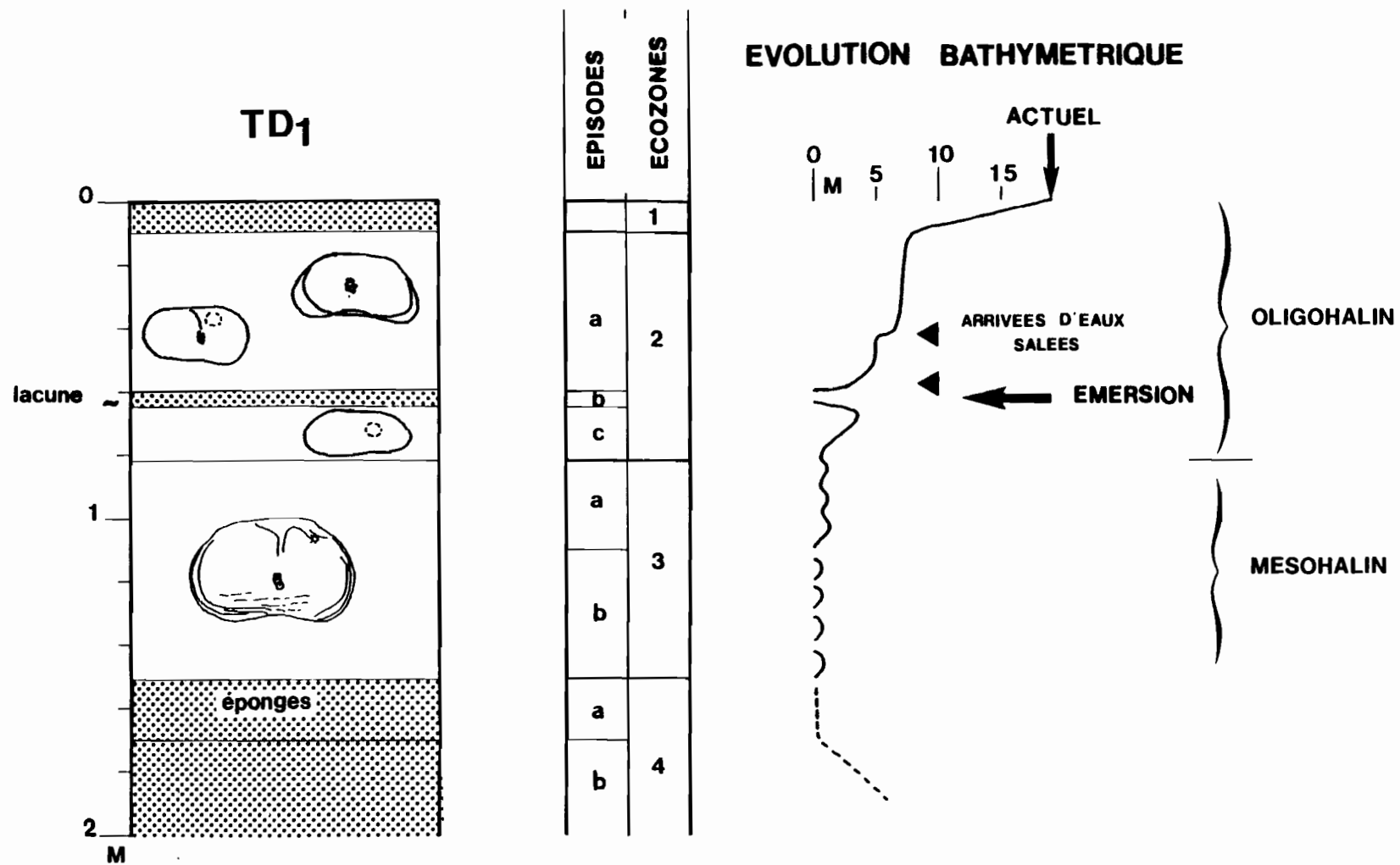


Fig. 3.5. - Evolution paléohydrologique (carotte TD<sub>1</sub>).

Les *Darwinula* sont de bons marqueurs d'eaux claires, peu agitées et permanentes (HILLER, 1972 ; CARBONEL et al., 1983).

Les Charophytes sont abondants dans toute l'écozone : ces plantes nécessitent une mise en eau d'au moins trois mois pour croître et se reproduire. Sur les restes de tiges, de petites excroissances incrustées sont visibles à faible grossissement ; elles apparaissent uniquement en milieu salé (SOULIE-MARSCHE, 1987 op. cit.). Jusqu'à 132 cm, des cristaux de gypse sont présents dans la fraction grossière.

- ECOZONE\_2 (84,5 - 10 cm) :

Le changement brutal de faune résulte d'un changement radical du chimisme des eaux et du métabolisme du lac : les eaux oligohalines sont permanentes. On retrouve les genres qui fréquentent actuellement le lac : *Limnocythere*, *Darwinula*, *Candonopsis*.

Le spectre faunique traduit une lente évolution du bassin : à un milieu très peu profond (< 2,5 m) à la base marqué par les *Cypridopsis* sp., succède un milieu caractérisé par une faune pauvre (*Limnocythere* sp. A et *Darwinula*) due au bouleversement de l'écosystème (peuplement phytal) par changement du chimisme.

- de 65 à 60 cm : les Ostracodes sont absents ; le sédiment contient restes végétaux et mollusques ; ceci correspond vraisemblablement à une baisse du niveau du lac suivie d'une phase d'émersion.

- de 60 à 10 cm : l'essentiel de la faune est constitué de *Limnocythere* sp. A, *Darwinula* sp. et *Candonopsis* sp. A. A aucun moment, un herbier à *Chara* ne semble s'être implanté.

Deux points méritent d'être cités :

- la forte représentation des *L. sp. A 2* marquant une saisonnalité du milieu, à 2 saisons peu contrastées,
- l'apparition des *Cyprideis* sp. en 58 et 42 qui traduit l'arrivée d'eaux à faciès chloruré-sodique en provenance du bassin versant, via les rios.

- ECOZONE\_1 (10 cm au sommet) :

Le sédiment essentiellement organo-détritique ne contient pas d'Ostracodes. Cela correspond à un approfondissement du milieu à relier à un changement du métabolisme du lac qui a acquis sensiblement sa configuration physico-chimique actuelle :

- homogénéisation hivernale permettant à quelques organismes d'envahir le fond de la cuvette,
- baisse de l'oxygénation et milieu réducteur au fond en été-automne entraînant la mort du benthos puis la dissolution de leurs tests carbonatés.

1.2. Carotte S4 :

Elle fait partie des carottes Züllig de la mission MAGAT et YBERT (1980) (Fig. 3.3). Je la présente ici car sa faune est très particulière (Fig. 3.6). Au cours de la mission Mai 1986, nous avons prélevé une carotte sur ce même site (Carotte 435). L'ostracofaune y est conforme aux autres sondages (TD<sub>1</sub> et S<sub>3</sub>).

Trois écozones ont été différenciées :

- ECOZONE\_3 (100 à 32 cm) :

Sur fond carbonaté contenant des restes de Chara, on trouve une association monotone largement dominée par les *Candonopsis* sp. A. Densité et nombre d'espèces sont relativement élevés. Le dépôt a vraisemblablement eu lieu à proximité immédiate d'un herbier à chara.

- ECOZONE\_2 (32 - 10 cm) :

La faune de cette unité est très particulière ; certaines espèces n'ont été rencontrées nulle part ailleurs. Le sédiment contient des débris de chara roulés, des grains de quartz, des Mollusques souvent en morceaux.

Certains Ostracodes présentent eux aussi des caractères de faune déplacée (traces d'usure).

La composition de la faune en place est à base de *Cyprideis* sp., *Limnocythere bradburyi* et *Cyprinotus* sp., association type d'eaux enrichies en sels dissous (Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup>) (CARBONEL et al., 1987 ; MOURGUIART et al., 1986). La plupart des espèces restantes sont, des faunes nageuses, caractéristiques

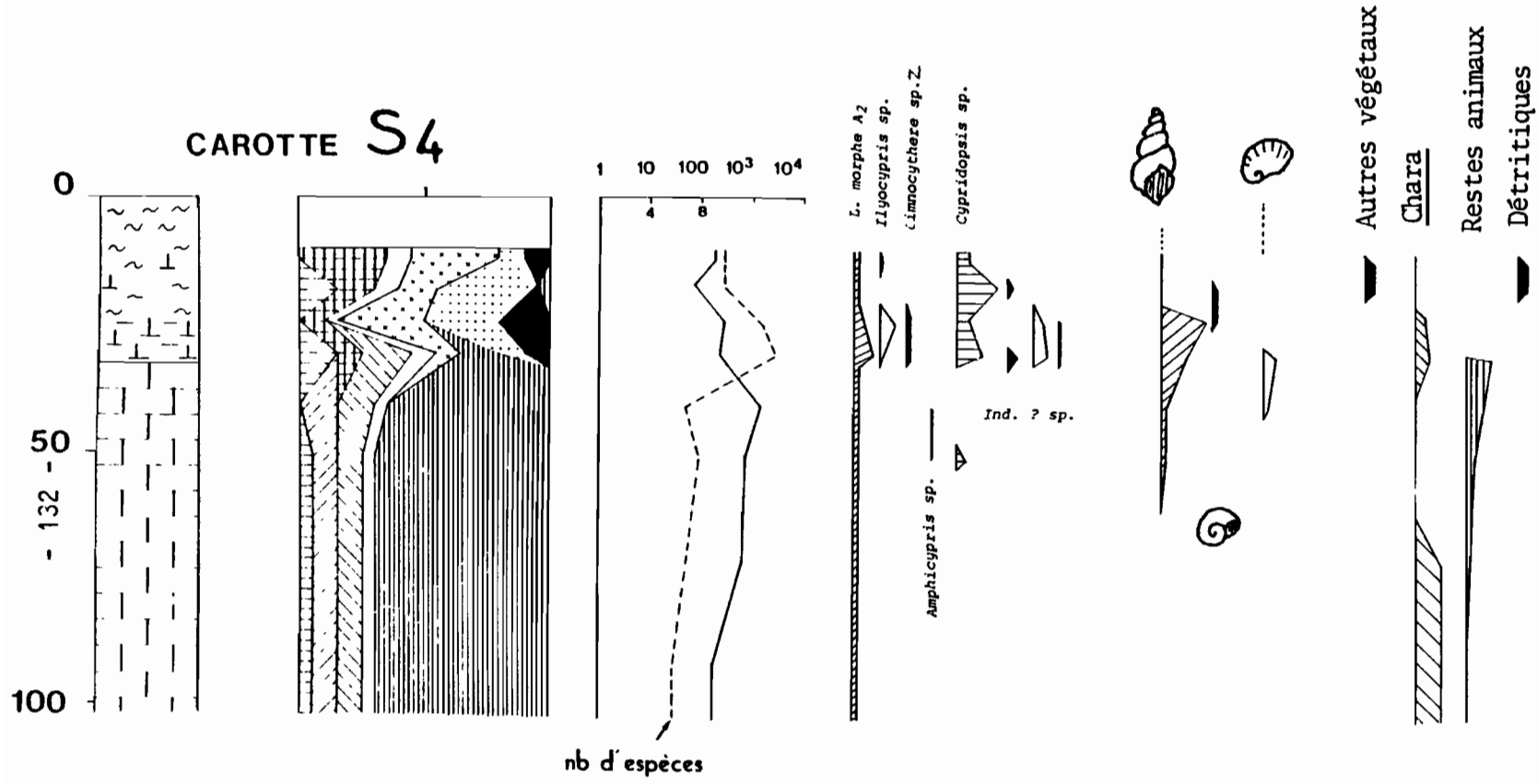


Fig. 3.6. - Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte S4.

d'environnements d'eaux douces à oligohalines très peu profonds, en particulier : *Ilyocypris* sp., morphes normale et nodée. D'autres enfin caractériseraient même des milieux lagunaires comme *Eucypris* sp.. Il y a donc antinomie entre les deux stocks en présence ; le stock a été à l'évidence amené par un agent dynamique. La carotte S<sub>4</sub> se trouve sensiblement sur l'axe d'une paléo-rivière formée vraisemblablement de la réunion des rios Mauri, Tiwanaku et autres, rivière qui coulait en direction du centre de la cuvette (Fig. 3.7). Je pense qu'une crue de ce rio, en débordant de son lit, a pu drainer les eaux et les organismes vivant dans les petites lagunes bordant son cours. Ceci explique la présence dans la fraction grossière de détritiques (grains de quartz) de restes de Chara roulés, de débris de Mollusques et d'Ostracodes. C'est pour cela que l'on ne retrouve pas un tel dépôt à quelques centaines de mètres de là (sondage 86435).

L'écozone 2 est certainement encadrée par des lacunes de sédimentation.

- ECOZONE 1 (de 10 cm au sommet) :

Il n'y a pas de faune ; elle correspond à l'approfondissement du bassin repéré sur toutes les carottes

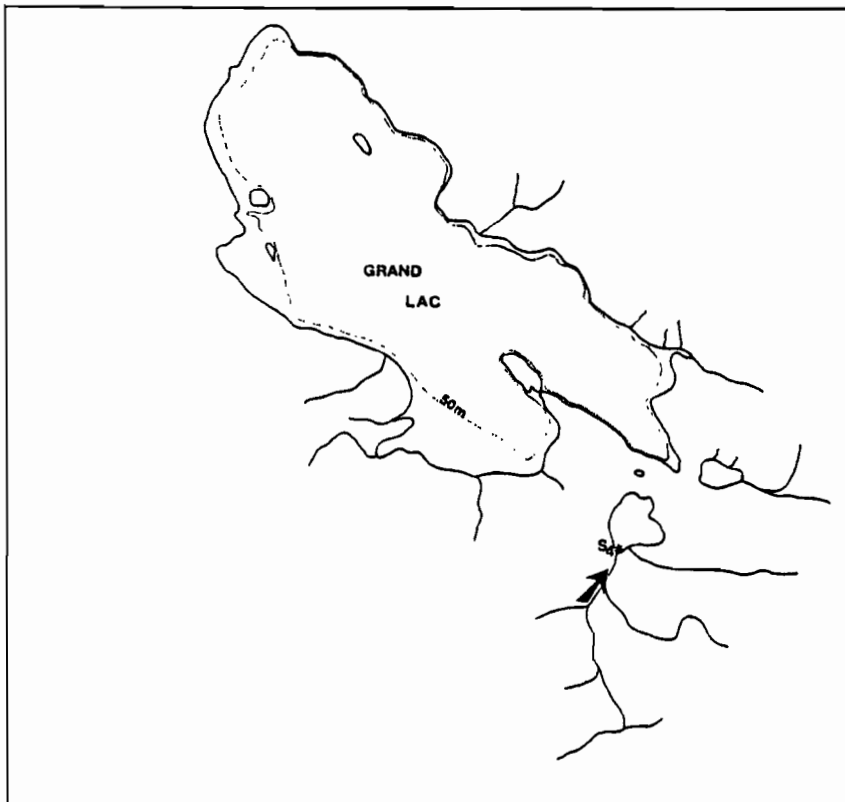
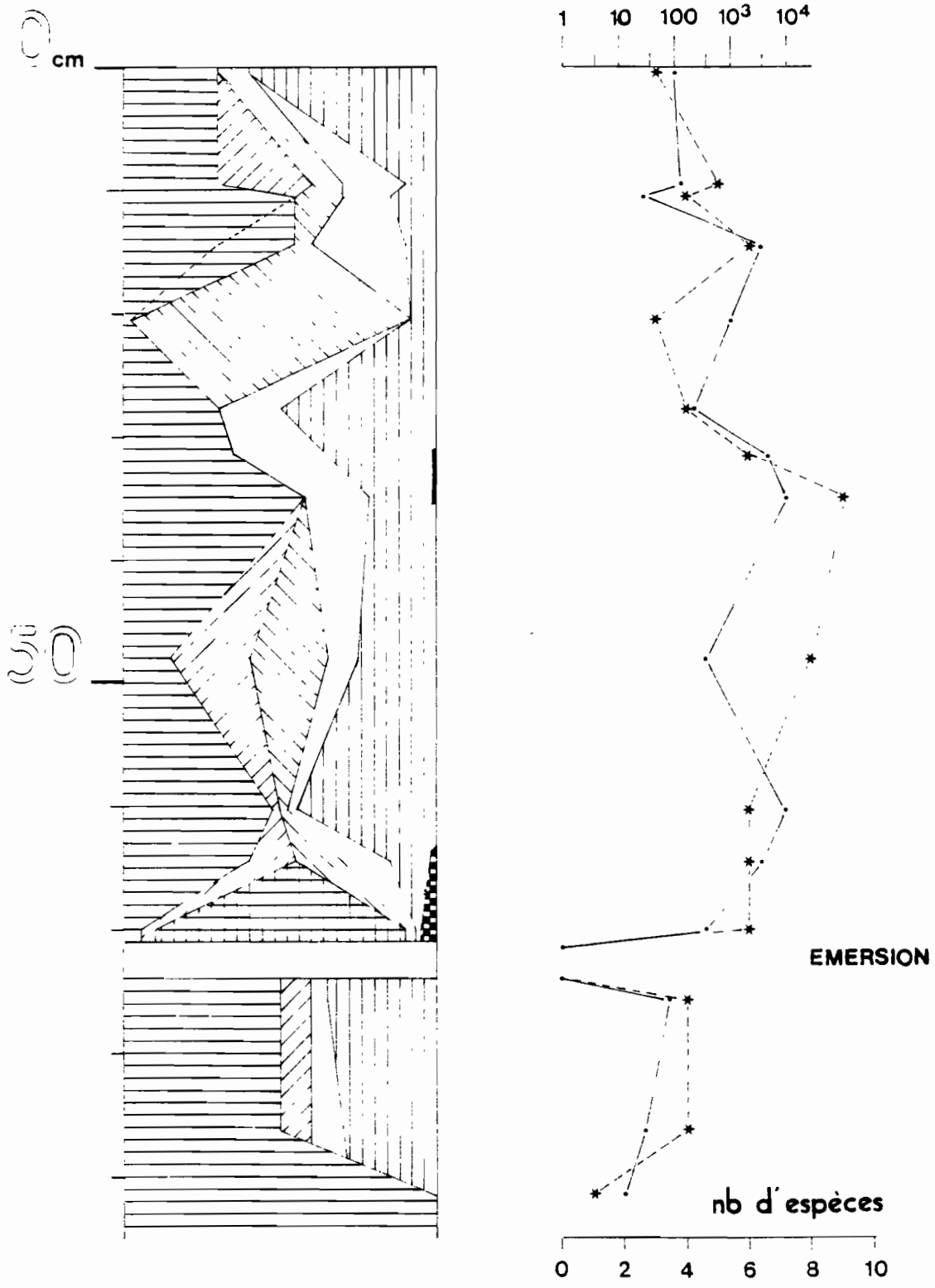


Fig. 3.7

- Extension du lac Titicaca vers 2500 ans B.P.

# CAROTTE C<sub>2</sub>

Fig. 3.8. - Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte C<sub>2</sub> -



1.3. - Carotte C<sub>2</sub> :

Longue de 95 cm, elle a été prélevée au Sud de la précédente par 13 mètres 50 de fond (Fig. 3.3). Malheureusement, l'échantillonnage a été fait de manière très lâche. Trois écozones sont reconnues (Fig. 3.8).

- ECOZONE\_3 (95 - 71 cm) :

Une date de  $12\ 240 \pm 2\ 000$  ans B.P. a été obtenue à la base (WIRRMANN et OLIVEIRA ALMEIDA, 1987). Dans un sédiment essentiellement calcaire, une faune pauvre apparemment remaniée s'est installée : *Limnocythere* sp. A, *L.* sp. B 7, *Candonopsis* sp. A, *Darwinula* sp..

Signalons au passage la présence d'un mollusque terrestre au sommet ; entre cette écozone et la suivante, il existe une très importante lacune de sédimentation.

- ECOZONE\_2 (71 - 65 cm) :

La faune, à base de *Limnocythere bradburyi*, caractérise les eaux salées ; ceci est confirmé par les résultats obtenus à partir de la flore diatomique (SERVANT-VILDARY in WIRRMANN et OLIVEIRA ALMEIDA, 1987).

Dans l'intervalle 75-60 cm, la concentration des eaux en sels a pu atteindre des valeurs de l'ordre de 40 g/l. Deux âges 14C ont été obtenus sur les carbonates du sédiment total :

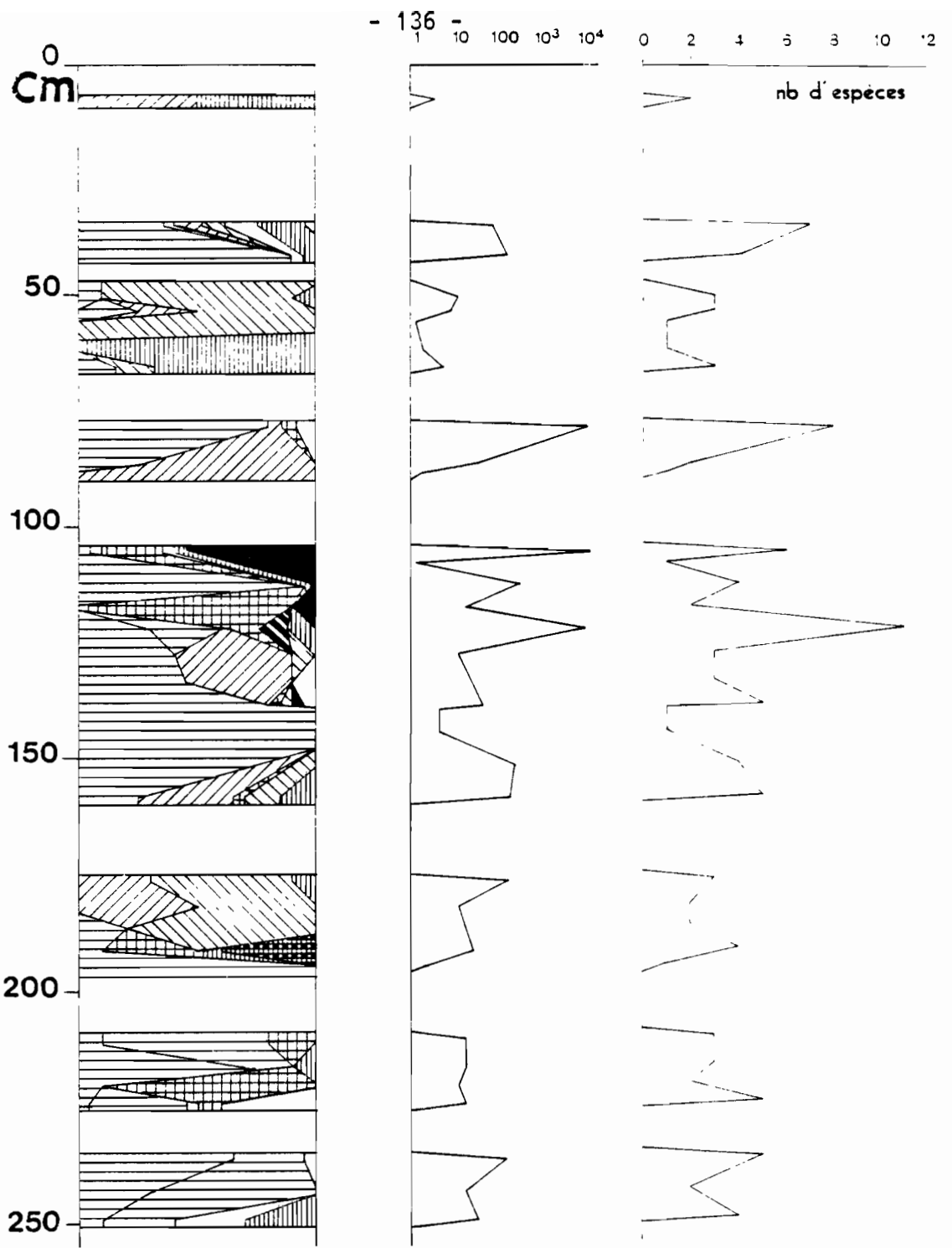
- $5325 \pm 395$  ans B.P. pour l'intervalle 80-70 cm
- $3650 \pm 330$  ans B.P. pour 70-60 cm

Le premier ayant été obtenu juste au niveau de la lacune de sédimentation, seul le second peut être, à mon avis, considéré comme valide.

- ECOZONE\_1 (65 cm au sommet) :

En raison de l'échantillonnage très lâche, il s'avère difficile d'interpréter cette écozone ; la faune est celle du lac actuel. On peut tout de même voir 3 rythmes oscillatoires du niveau du plan d'eau :

- les bas niveaux sont marqués par un développement des *Limnocythere* sp. B 7 et *L. titicaca*



## CAROTTE TC

- Fig. 3.9. - Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TC -

- les hauts niveaux par l'augmentation des *Candonopsis* sp. A ; celui du milieu (3b) est marqué par la présence de quelques *Cyprideis* sp.

#### 1.4. - Carottes TC et TC<sub>1</sub> :

Prélevées sensiblement en même lieu et position bathymétrique (9,5 m de fond) dans la baie de Guaqui (Fig. 3.3), ces carottes ont principalement enregistré la dernière remontée du lac (écozone 1 des sondages TD<sub>1</sub>, S<sub>4</sub> et C<sub>2</sub>).

Les spectres fauniques sont largement tronçonnés en niveaux contenant et ne contenant pas d'Ostracodes (Fig. 3.9 et 3.10).

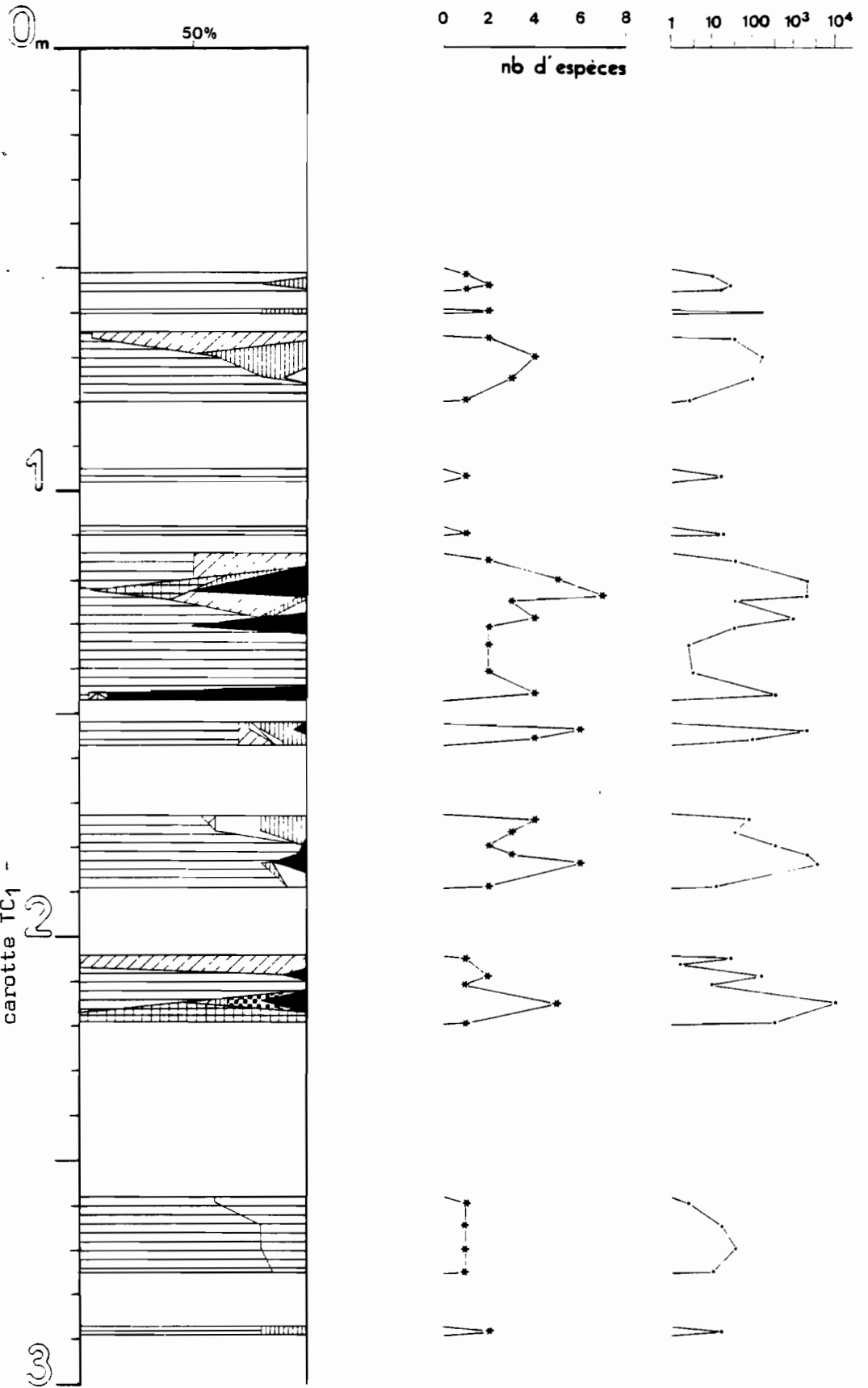
Cette alternance est en grande partie due aux variations de la hauteur du plan d'eau : (cf. Deuxième partie)

- les remontées du plan d'eau sont favorables à la prolifération du benthos ; elles sont soulignées par un pic de *Cyprideis* sp. et/ou de *Limnocythere bradburyi*.
- les phases de stabilité puis de décrue se marquent pas un appauvrissement de la faune, puis celle-ci disparaît totalement.

Par leur action dynamique sur le milieu, ces rythmes climatiques rendent difficiles les corrélations entre sondages. Ainsi, en début de remontée du niveau d'eau, la crue d'une rivière apportant des eaux riches en Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> favorise le développement des faunes d'eaux "salées", mais elle peut aussi éroder le dépôt sédimentaire antérieur, créant dans la carotte une lacune. La proximité (ou l'éloignement) d'un rio, facteur "secondaire" de l'environnement, influe sur la composition de la faune, mais également sur la sédimentation. Ceci est à la base des discordances dans les spectres faunistiques des carottes TC et TC<sub>1</sub>, pourtant très proches l'une de l'autre.

# CAROTTE TC<sub>1</sub>

Fig. 3.10 - Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TC<sub>1</sub> -



### 1.5. - CAROTTE D<sub>2</sub> :

Prélevée par 4,5 m de fond en bordure de la baie de Guaqui, (Fig. 3.3) cette carotte est constituée par une boue calcaire gris-olive avec des passées riches en débris végétaux et coquilles. Un niveau organique (33-40 cm) fait exception.

De même que pour toutes les carottes prélevées en milieu profond (A<sub>3</sub>, A<sub>4</sub>, B<sub>2</sub>), l'histoire de la carotte n'intéresse qu'un passé très récent. Elle permet toutefois de mettre en évidence l'impact des variations inter-annuelles et/ou saisonnières du plan d'eau sur les faunes d'Ostracodes (Fig. 3.11). Celui-ci se marque à deux échelles :

- au niveau densité et nombre d'espèces : la densité varie entre 10 et 2 500 valves/unité de volume ; le nombre d'espèces de 2 à 13 par échantillon.
- au niveau des associations : variations du pourcentage relatif de chaque espèce et en particulier des formes écologiques.

Les espèces écologiques sont principalement des *Darwinula*, *Limnocythere bradburyi*, *Cyprinotus sp.*, *Limnocythere sp. A 2*.

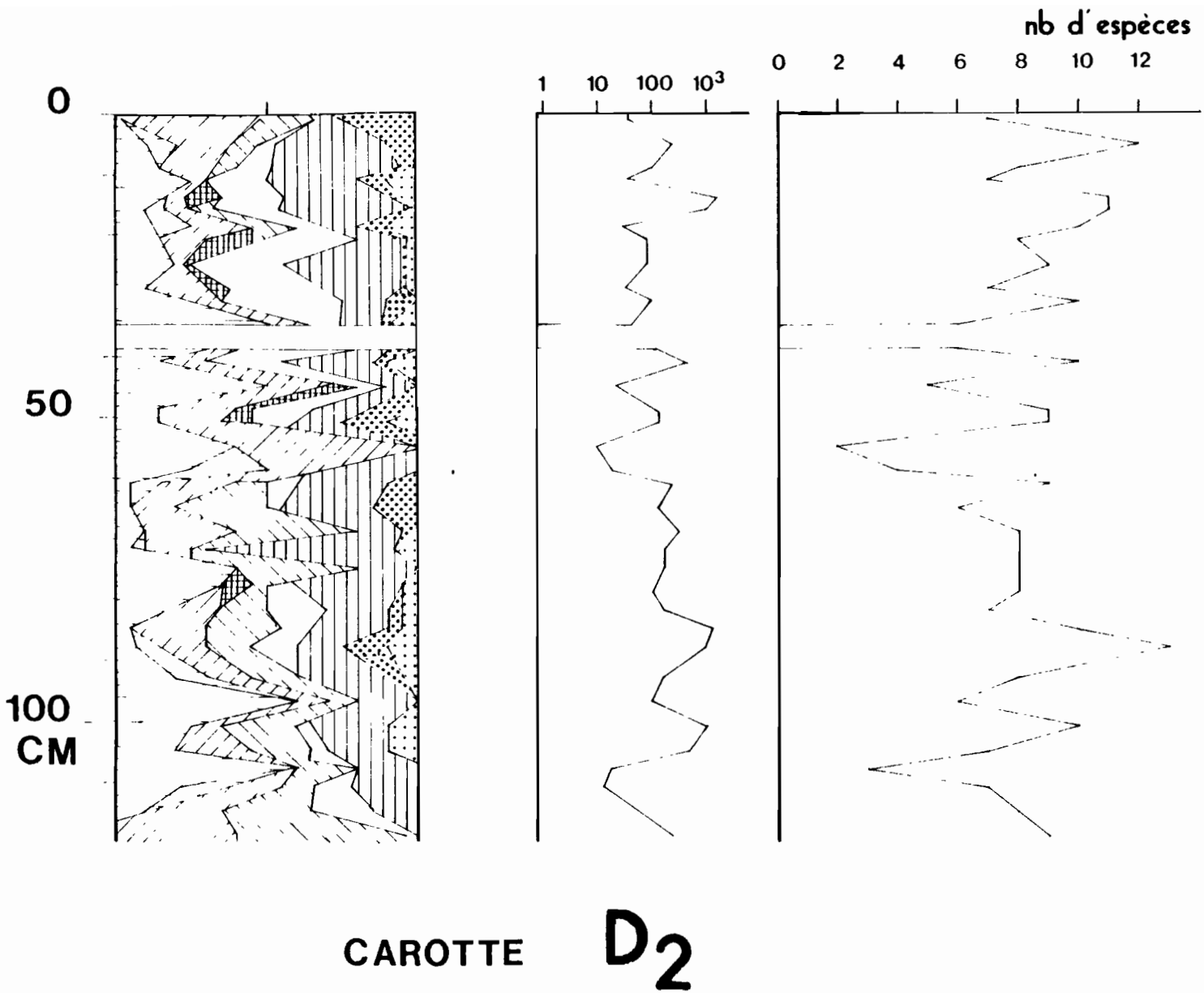
Les épisodes locaux d'enrichissement des eaux en sels dissous sont soulignés par un pic de *Cyprinotus sp.* et lorsque l'accroissement de la salinité est plus marqué par le développement des *Limnocythere bradburyi*.

Les épisodes qui font suite (d'eaux douces à oligohalines) sont soulignés par l'apparition des *Limnocythere sp. A 2* ( un petit node épineux) Je rejoin ici les observations des différents auteurs quant à l'apparition du node sur les valves d'Ostracodes en milieu dont la salinité n'excède pas 5‰. Avec à l'intérieur de ceux-ci :

- des phases d'eaux claires marquées par l'augmentation des *Darwinula sp.* (HILLER, 1972 ; CARBONEL et al., 1983) ; celles plus turbides par leur recul, voire leur disparition, elles sont relayées par les *Limnocythere gr. A* (DELORME, 1969).

- des phases au cours desquelles s'implante un herbier à *Chara* bien évidemment marquées par l'association typique de cet environnement : *Limnocythere sp. B 7*, *L. titicaca*, *Candonopsis sp.* et *Cypridopsis aff. Huaronensis*.

Fig. 3.11 - Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte D<sub>2</sub> -



L'alternance des épisodes est coupée entre 33 et 40 cm. Ce niveau ne contient pas de faune d'Ostracodes et de Mollusques, ni de débris végétaux. Cette passée riche en matière organique (vraisemblablement autochtone s.s.) correspond actuellement à un dépôt caractéristique de la zone aphytale ; elle correspondrait donc à un approfondissement du bassin. Celui-ci pourrait être rattaché à un événement historique (XVI<sup>e</sup> siècle) au cours duquel le niveau du lac Titicaca a monté sensiblement à ce qui est appelé : le "petit âge de la glace". Ce niveau est également présent dans la carotte A<sub>3</sub> (voir en annexe).

#### 1.6. - CAROTTE TE :

Elle a été prélevée sur le bord Est de la cuvette Ouest par 8 mètres de hauteur d'eau (Fig. 3.3). Seuls les 410 cm supérieurs contenant de la faune seront considérés ici.

Le morcellement du spectre faunique (Fig. 3.12) s'explique, comme pour les carottes TC et TC<sub>1</sub> par sa situation bathymétrique et géographique, dans une zone très sensible aux fluctuations interannuelles du plan d'eau. Le point de prélèvement se situe à proximité du débouché du rio Catari dont les eaux peuvent se charger fortement en ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup>.

La base, marquée par un monospécifisme à *Limnocythere bradburyi*, correspond à la mise en eau de cette partie de la cuvette ; les eaux étaient chargées en sels dissous.

Le reste de la carotte correspond à la succession de cycles humides - cycles secs qui caractérise le climat tropical actuel à influence moussonique.

Chaque période humide entraîne un accroissement des apports via les rivières et le ruissellement. Ceux-ci, au cours de ces périodes, amènent au lac des eaux "salées". L'environnement de la carotte TE (qui se trouve non loin du débouché des rios CATARI et PALLINA) voit donc, à chaque crue importante le faciès de ses eaux s'enrichir en Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup>, condition qui permet l'implantation des *Cyprideis* sp. (Fig. 3.13). Le bilan du lac étant positif (phase ou P>E), la profondeur d'eau augmente globalement de la base au sommet de la carotte. Cela se traduit également par un éloignement progressif des

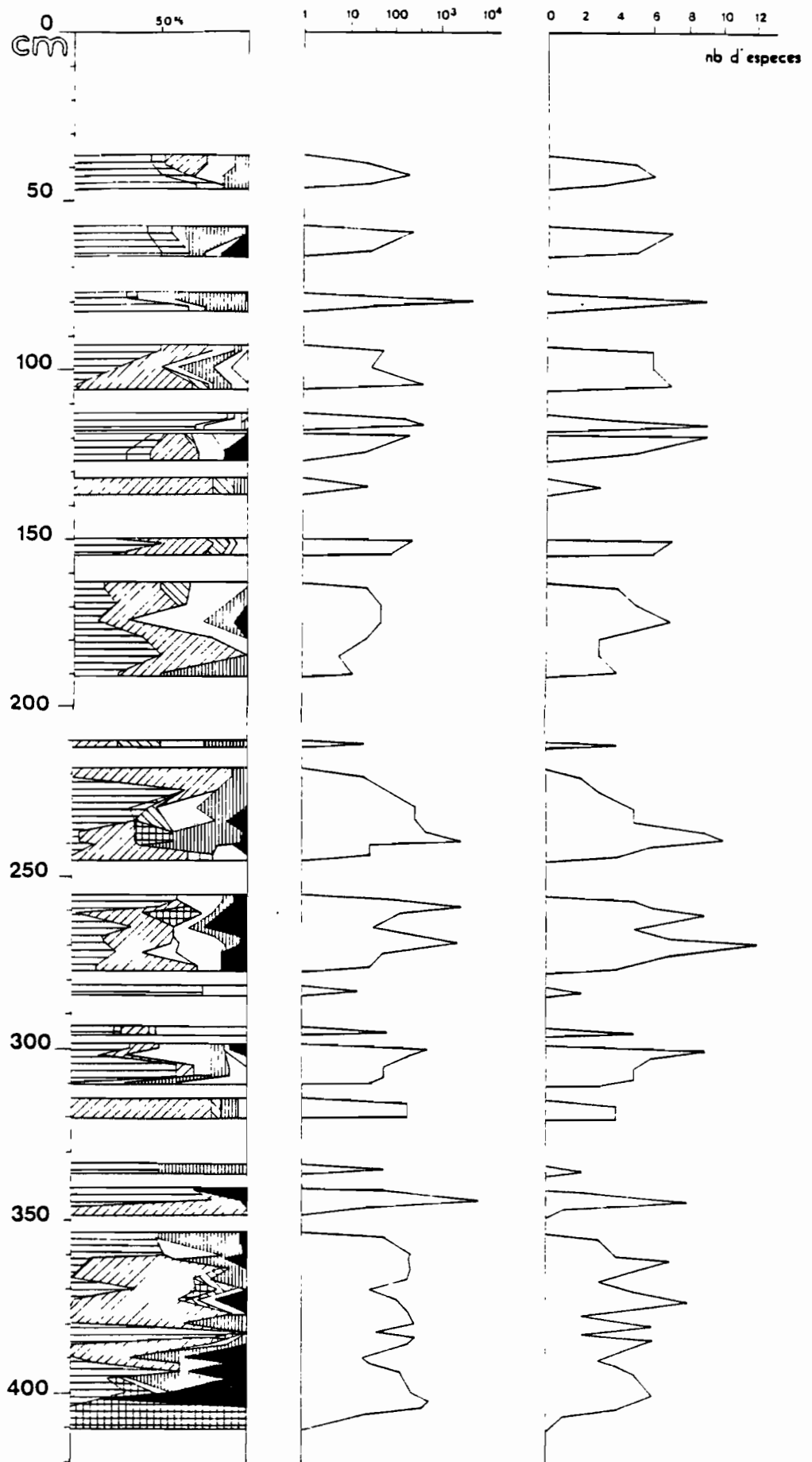


Fig. 3.12. - Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TE

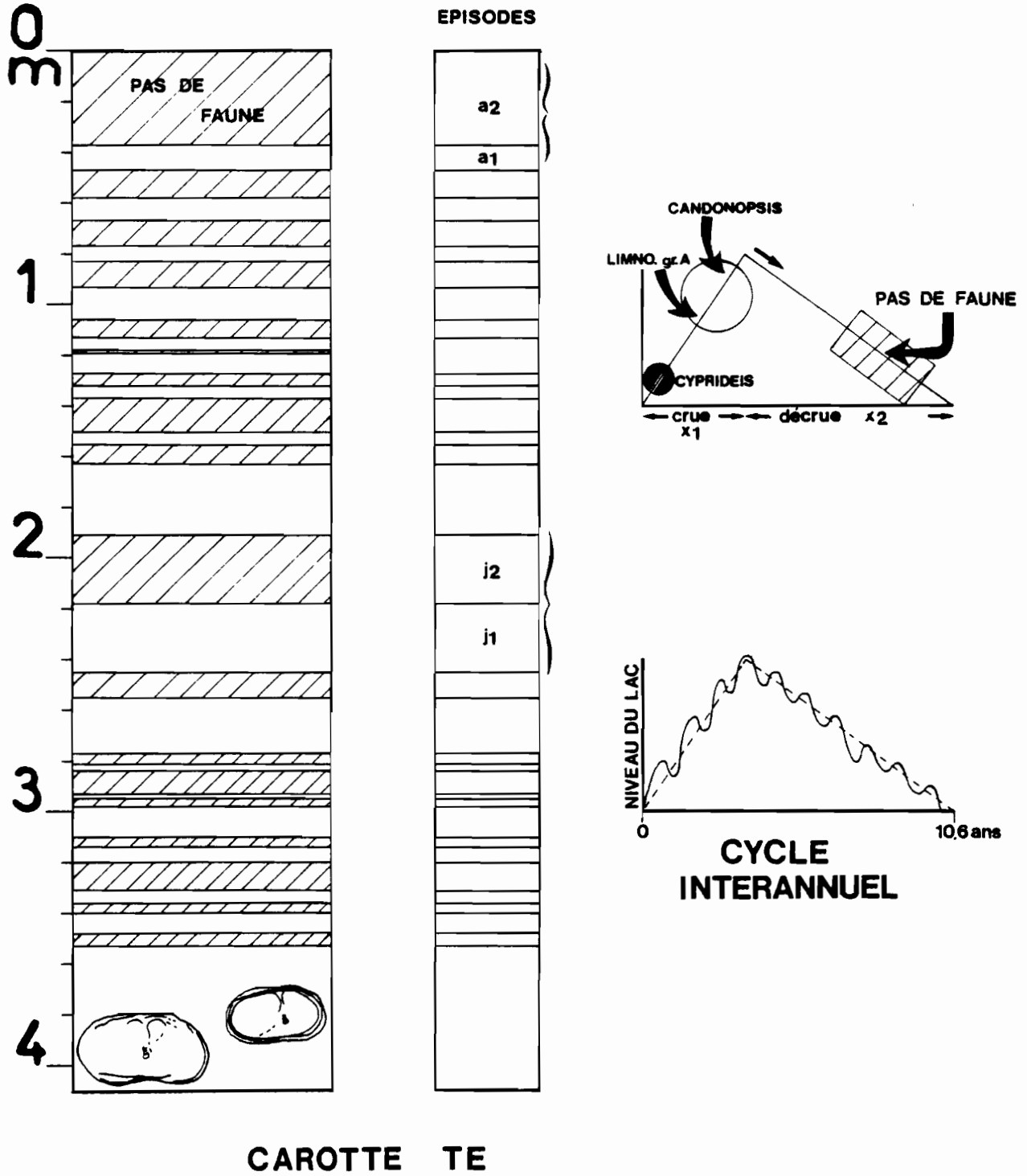


Fig. 3.13. - Les faunes : Transcription des cycles interannuels.

rives et donc des apports. Le phénomène intrusion d'eaux salées, s'atténue donc de la base au sommet, ce que reflète parfaitement la diminution des *Cyprideis* sp. dans les associations. Cela doit également se marquer au niveau des taux de sédimentation mais je ne dispose d'aucune référence pour ce sondage.

#### 1.7. - Comparaison entre les différents sondages.

##### *Essai de corrélation :*

La comparaison des différentes carottes est rendue difficile par la disparité des profondeurs de prélèvements, et leurs contextes environnementaux propres (proximité d'un affluent). Compte-tenu de ces différences, il est possible de corréler les phases sur la présence des marqueurs biologiques (*Cyprideis* sp., par exemple) (Fig. 3.14).

C'est la carotte la plus profonde (TD<sub>1</sub>) qui a enregistré l'évolution la plus longue et la plus complète. Ce sera donc logiquement celle-ci qui sera citée en référence pour l'évolution hydrologique de la cuvette Ouest (Fig. 3.5).

En revanche, la dernière remontée du lac (Ecozone 1) est marquée dans cette carotte par une absence totale de faune (dissolution des tests d'Ostracodes dans un milieu estival réducteur) ; il faudra alors regarder son enregistrement au niveau d'une carotte moins profonde (carotte TE).

#### 1.8. - Schéma d'évolution du bassin :

L'évolution de cette partie du lac Titicaca est en grande partie contrôlée par sa situation géographique et la morphologie de bassin plat, peu profond et donc par un rapport surface/volume favorisant l'action de l'évaporation.

- Vers 10500 ans B.P. (SERVANT et FONTES, 1984) le lac est certainement à un niveau de 5 mètres au-dessus de la côte actuelle (terrasse non datée). A partir de cette date, il entre dans une phase de décrue progressive (WIRRMANN et OLIVEIRA ALMEIDA, 1987). Aux alentours de 8000-7500 ans B.P., la cuvette Ouest est entièrement à sec. Un lit de spicules de songiaires (Carotte TD<sub>1</sub>, écozone 4a) souligne cet assèchement total.

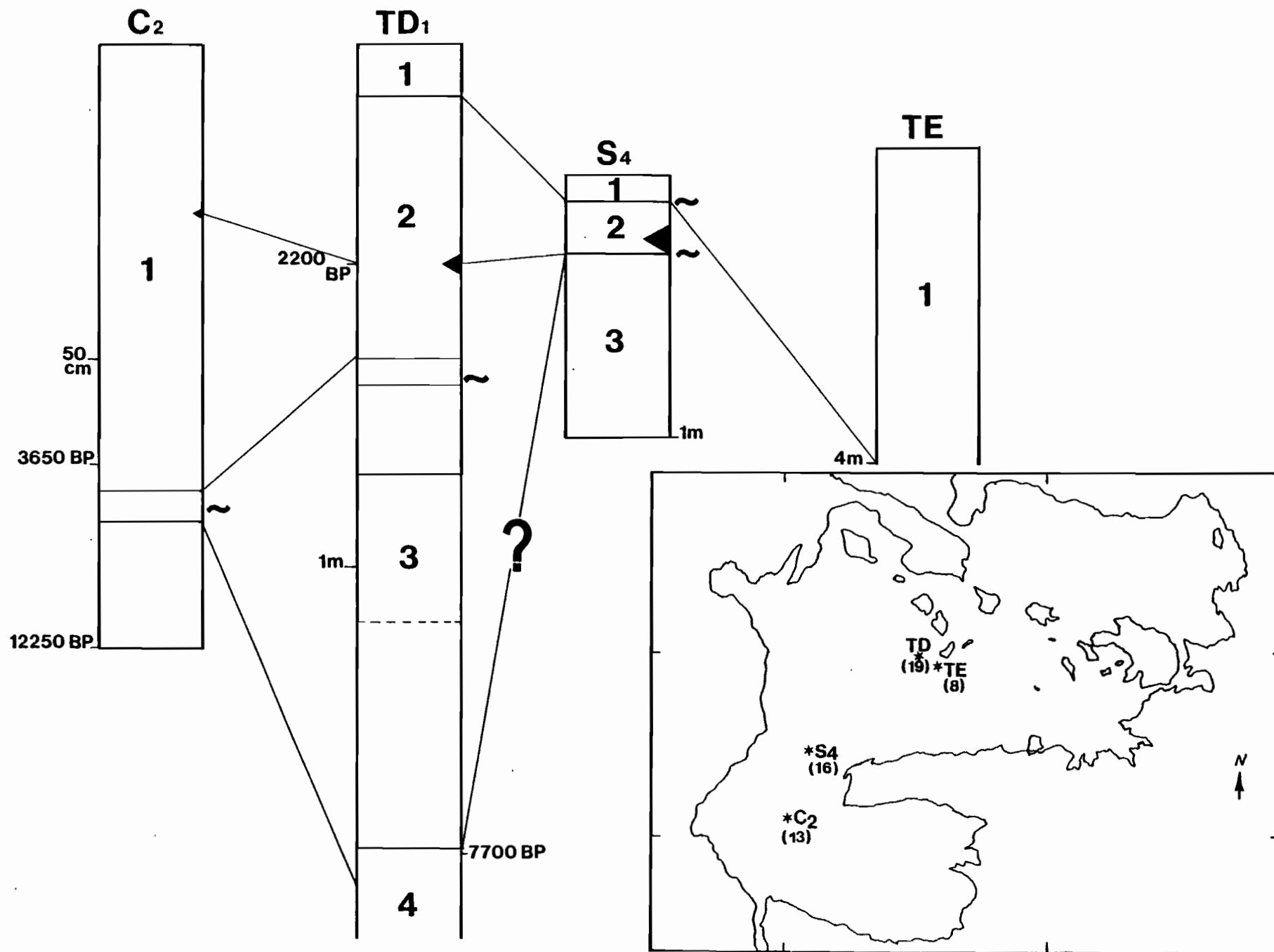


Fig. 3.14. - Essai de corrélation entre les différents sondages.

- Après 7500 ans B.P., le bassin est le siège d'apports d'eaux saisonniers. Les eaux sont concentrées, provoquant à la base, une succession annuelle de cycles évaporitiques menant à des dépôts de gypse. Au-dessus, le milieu qui se rapproche des milieux lagunaires salés des bords du lac Poopó, permet la croissance d'un herbier à Characées.

Vers le sommet, des marqueurs d'eaux faiblement minéralisés apparaissent. Dans un tel contexte hydro-chimique, la présence d'eaux oligohalines ne peut s'expliquer que par :

- une répartition plus uniforme des pluies au long de l'année et/ou,
- une arrivée par infiltration en provenance de la fosse de Chua.

- Avant 5500 ans B.P., les eaux deviennent oligohalines et alcalines. Elles le resteront jusqu'à l'Actuel. Ce changement de faciès chimique est à relier à un changement climatique : répartition plus uniforme des précipitations et forte diminution de l'évaporation. La hauteur d'eau n'augmente pas de manière marquée.

- Au cours d'un épisode, non daté, le bassin s'assèche de nouveau.

- A partir de 3600 ans B.P., la cuvette se remet en eau.

A l'exception de brefs épisodes humides induisant des oscillations d'amplitudes faibles, le niveau lacustre est stable ( $E/P = 1$ ) dans un contexte climatique peu évaporant.

- La dernière phase (non datée) correspond à une remontée rapide du lac. Le bassin est le siège d'importants apports d'eaux mésohalines par les rios liés au rythme tropical interannuel ; les zones profondes sont des milieux peu renouvelés en été.

## 2. LA FOSSE DE CHUA.

Elle est le siège de l'alternance d'une stratification thermique estivale à des profondeurs comprises entre 20 et 30 m et d'une homothermie estivale (LAZZARRO, 1981). La thermocline observée est de faible amplitude (inférieure à 2°C) mais suffisamment stable pour que des conditions anoxiques apparaissent au niveau du fond de Février à Avril. Au-delà de 20 m, la présence de la faune benthique n'est que saisonnière (hiver) mais les carapaces des organismes ne se retrouvent pas dans les sédiments (attaque acide des carbonates en été) (Cf. Chapitre 3).

Deux sondages intéressant l'étude des Ostracodes ont été réalisés dans cet environnement (carottes TB et TB<sub>2</sub>) au centre de la fosse respectivement par 39,50 et 39 mètres (Fig. 3.15).

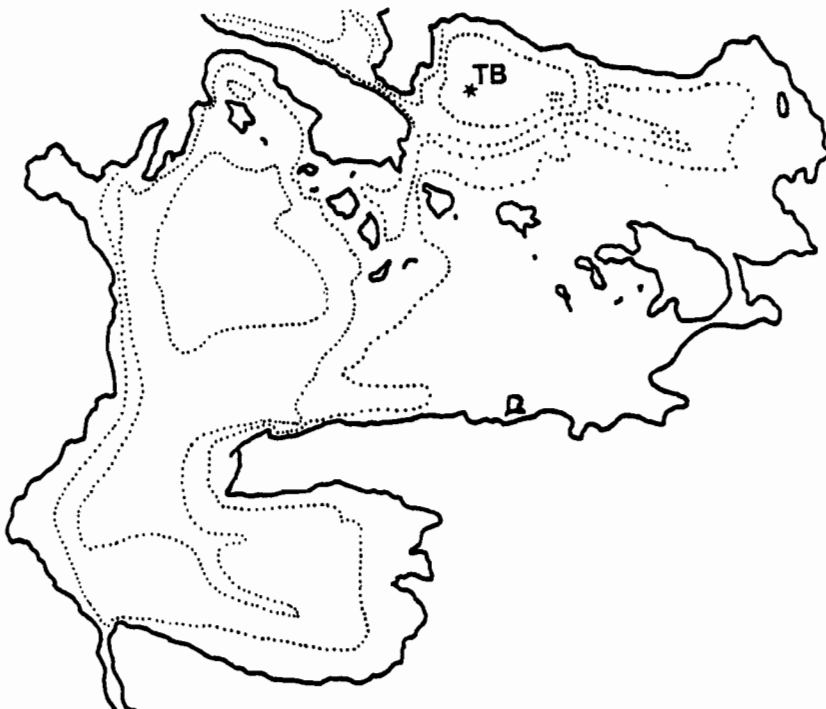


Fig. 3.15 - Positionnement des carottes TB et TB<sub>2</sub> au centre de la fosse de Chua -

Il est important de remarquer que, quoique présentant des spectres faunistiques voisins en songeant que l'échantillonnage de la carotte TB a été réalisé de façon beaucoup plus serré, de grandes différences apparaissent au niveau de la densité faunique. Ce point conforte toutes les précautions à prendre lorsque l'on veut interpréter un tel paramètre. Ces différences entre deux points très proches peuvent provenir d'une part de la non-uniformité de répartition des Entomostracés sur le fond et d'autre part, du transport et du dépôt des valves post mortem qui se font selon des axes préférentiels. Une illustration actuelle parfaite est fournie par les sites 424 et 425 en baie de Yunguyo (Grand Lac) prélevés par 59 m et 61 m de fond. Si les associations sont les mêmes, en revanche, le premier point révèle une faune pauvre (100 valves environ) alors que le second en est constitué de plusieurs milliers.

#### 2.1. - CAROTTE TB :

Seuls les 278 cm supérieurs renferment des Ostracodes (Fig. 3.16 et 3.17).

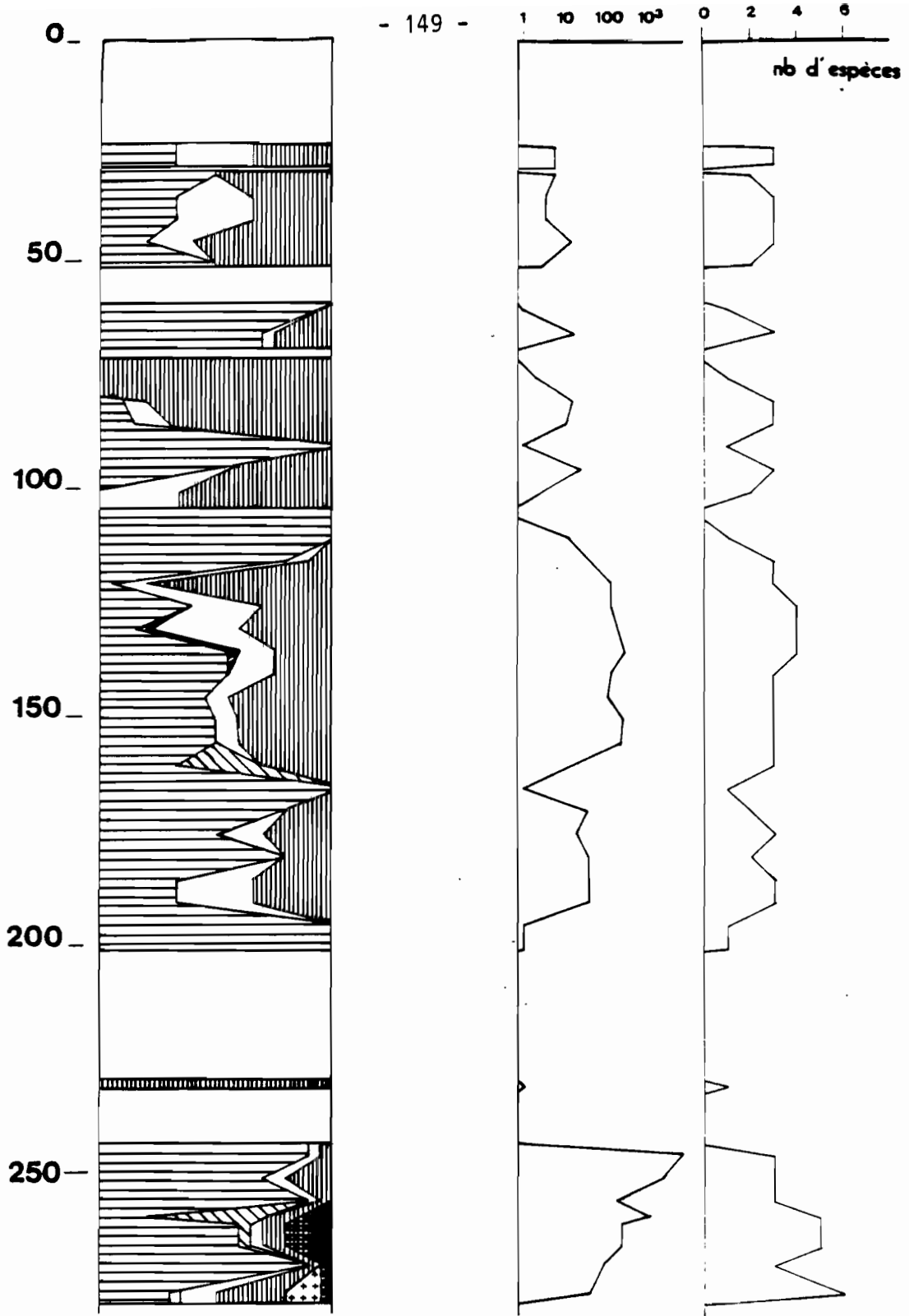
##### - ECOZONE 5 (278 - 243 cm) :

La faune est celle qui caractérise les milieux oligohalins (*Limnocythere* sp. A, *Darwinula* sp., *Candonopsis* sp. A) très peu profonds (*Ilyocypris* sp. et *Cypridopsis* sp.).

Aux alentours de 260 cm, les *L. titicaca* se développent ; ils sont associés à des vestiges de Characées. Je ne pense pas qu'un herbier à *Chara* tel qu'il existe actuellement se soit développé ici. Pour preuve, l'association typique (deuxième partie) n'est pas figurée. Les valves recueillies dans ces niveaux sont, de plus, relativement épaisses.

##### - ECOZONE 4 (243 - 201 cm) :

Le sédiment, essentiellement argileux, contient de très rares Mollusques le plus souvent en morceaux. Il n'y a pas d'Ostracodes. C'est le type de dépôt que l'on rencontre actuellement au centre de la cuvette Ouest.



**CAROTTE TB**

Fig. 3.16 - Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte T<sub>B</sub> -

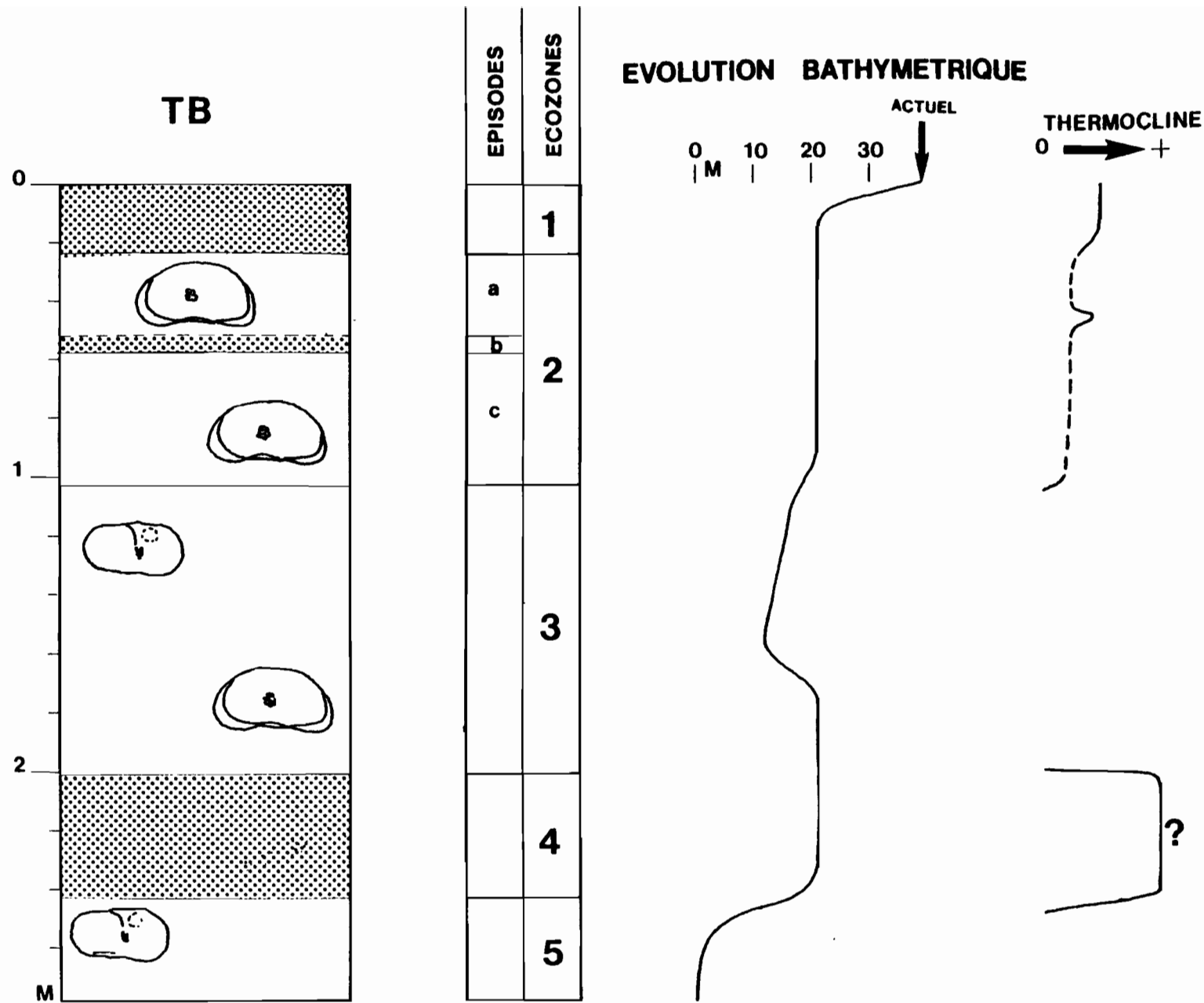


Fig. 3.17. - Zonation et évolution paléohydrologique (carotte TB).

- ECOZONE 3 (201 - 106 cm) :

C'est un ensemble homogène où dominant tour à tour les *Limnocythere* sp. A (base) et les *Candonopsis* sp. A (sommet). Les *Darwinula* sp. (marqueur d'eaux claires) sont localement abondantes.

En 160, les *Limnocythere titicaca* apparaissent suivis, à partir de 140 cm, des *L. sp. B 1* témoins d'une augmentation de la hauteur d'eau.

- ECOZONE 2 (106 - 24 cm) :

Les conditions deviennent limites pour la vie benthique. Seuls survivants : les *Limnocythere* sp. A, *Darwinula* sp. et *Candonopsis* sp. A, espèces les plus aptes à la vie en profondeur et en milieu faiblement renouvelé.

- ECOZONE 1 (24 cm au sommet) :

La fosse de Chua possède ses caractéristiques actuelles et est, par conséquent, peu propice à la vie benthique au-delà de 20 mètres.

2.2. - CAROTTE TB<sub>2</sub> :

La carotte TB<sub>2</sub> est longue de 483 cm (Fig. 3.18). 8 écozones ont été reconnues (CORREGE, 1986 ; MOURGUIART et al., 1986) :

- ECOZONE 8 (483 - 360 cm) : argiles grumeleuses azoïques.

- ECOZONE 7 (360 - 320 cm) : argiles avec débris végétaux et lits coquilliers.

- ECOZONE 6 (320 - 270 cm) : argiles sableuses pauvres en coquilles.

Ces trois ensembles ne contiennent pas de faune d'Ostracodes. Ces dépôts sont à rapprocher de ceux de l'écozone 4 de la carotte TD<sub>1</sub> (WIRMANN et OLIVEIRA ALMEIDA, 1987) et appartiennent vraisemblablement à la même phase lacustre.

- ECOZONE 5 (270 - 235 cm) :

Les Ostracodes y sont très abondants, excepté à la base (niveau 267-265 cm) où des végétaux pyritisés constituent l'essentiel du sédiment. Au-delà la faune traduit l'évolution d'approfondissement d'un bassin aquatique à partir d'une association typique d'eaux peu profondes (*Cypridopsis sp.*).

- ECOZONE 4 (235 - 210 cm) :

On constate un changement très net avec l'unité précédente : les Ostracodes sont extrêmement rares, ce sont essentiellement des *Candonopsis sp. A*. Ils marquent la poursuite de l'augmentation de la tranche d'eau.

- ECOZONE 3 (210 - 130 cm) :

Les *Candonopsis sp. A* sont généralement dominantes, excepté en 150 cm où les *Limnocythere titicaca* et *L. sp. A* constituent l'essentiel de l'association. Les *L. sp. B* apparaissent également.

- ECOZONE 2 (130 - 20 cm) :

Elle peut se subdiviser en 2 épisodes :

- épisode 2b (130-140 cm) : caractérisé par une ostracofaune très réduite. Les crustacés se trouvent à la limite des conditions (apparition de la thermocline).

- épisode 2a (40-20 cm) : accroissement de la densité faunique traduisant une amélioration des conditions écologiques par diminution de la hauteur d'eau et/ou destabilisation de la thermocline.

- ECOZONE 1 (20 cm au sommet) :

La fosse de Chua a acquis sa structure actuelle : pas de trace de valves d'Ostracodes dans les sédiments.

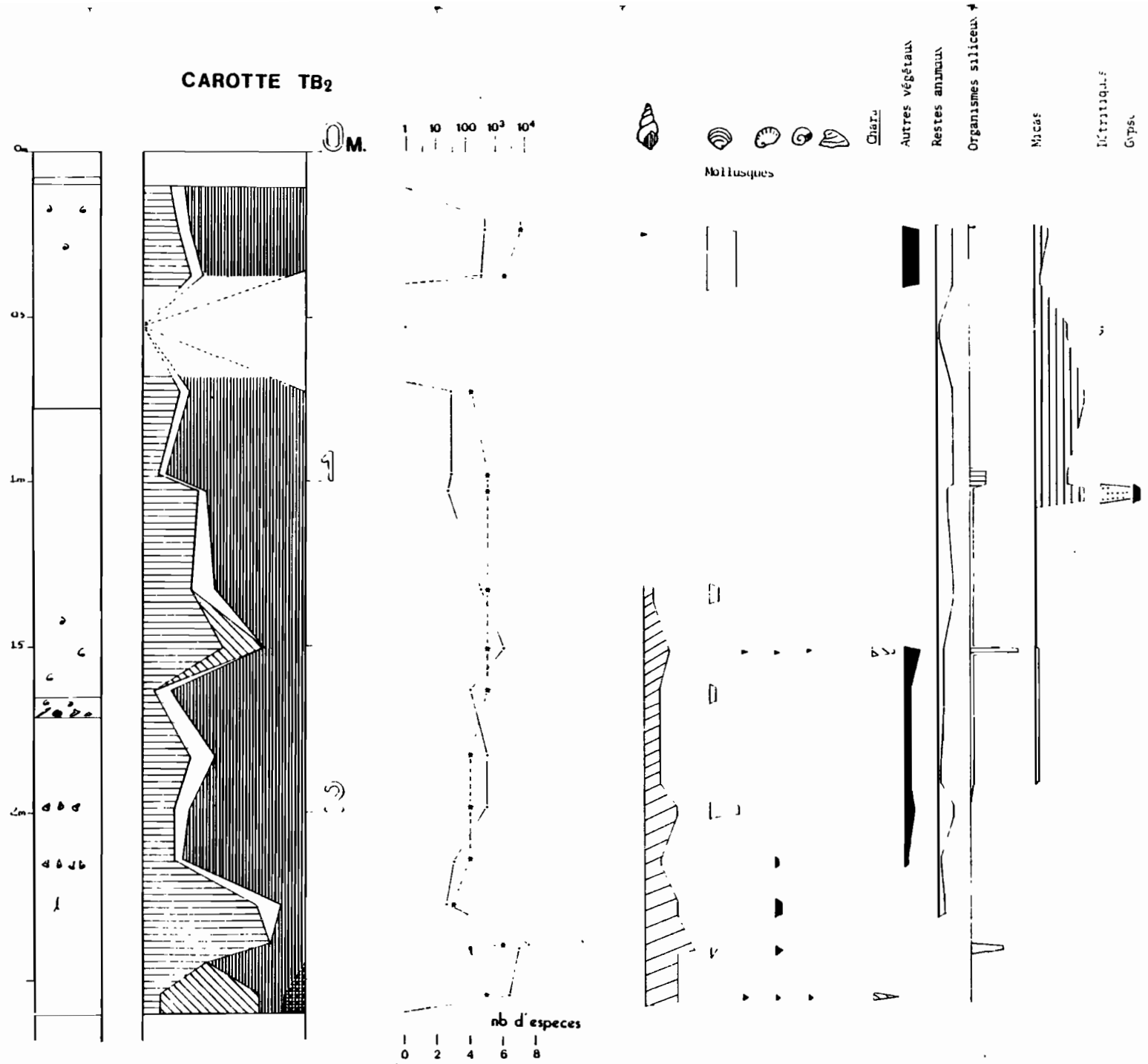


Fig. 3.18. - Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TB2).

2.3. - Schéma d'évolution du bassin :

Compte-tenu des remarques faites précédemment, il est possible d'envisager une évolution paléohydrologique de la fosse de Chua (Fig. 3.17). Hélas, aucune datation n'est pour l'heure disponible. Quatre phases sont reconnues :

- une phase de mise en eau,
- une phase où les Ostracodes se raréfient voire disparaissent (peut être la conséquence d'une stratification)
- une phase de stabilité entrecoupée par un épisode régressif et au sommet l'apparition fugace d'un milieu plus confiné
- une nouvelle phase de stratification correspondant au contexte actuel.

B - LE GRAND LAC -

Le Grand Lac est caractérisé par deux phases annuelles se succédant :

- une phase de stratification estivale,
- une phase d'homothermie hivernale.

Contrairement à ce qui se passe au niveau de la fosse de Chua, la thermocline n'est jamais suffisamment stable pour induire des conditions anoxiques dans l'hypolimnion (RICHERSON et al., 1977). La colonisation et la conservation des tests en domaine profond sont donc possibles.

Plusieurs sondages ont été réalisés (Fig. 3.19)

- en baie d'Achacachi : TF, TG<sub>1</sub>
- en baie de Copacabana : TH, TH<sub>1</sub>
- en baie de Yunguyo : TJ, TK, TL

Dans cette partie j'envisagerai seulement l'analyse de 2 carottes : TH et TJ. Spectres fauniques et interprétations seront donnés en annexe pour les autres

Fig. 3.19.

Positionnement des carottes dans le Grand Lac.



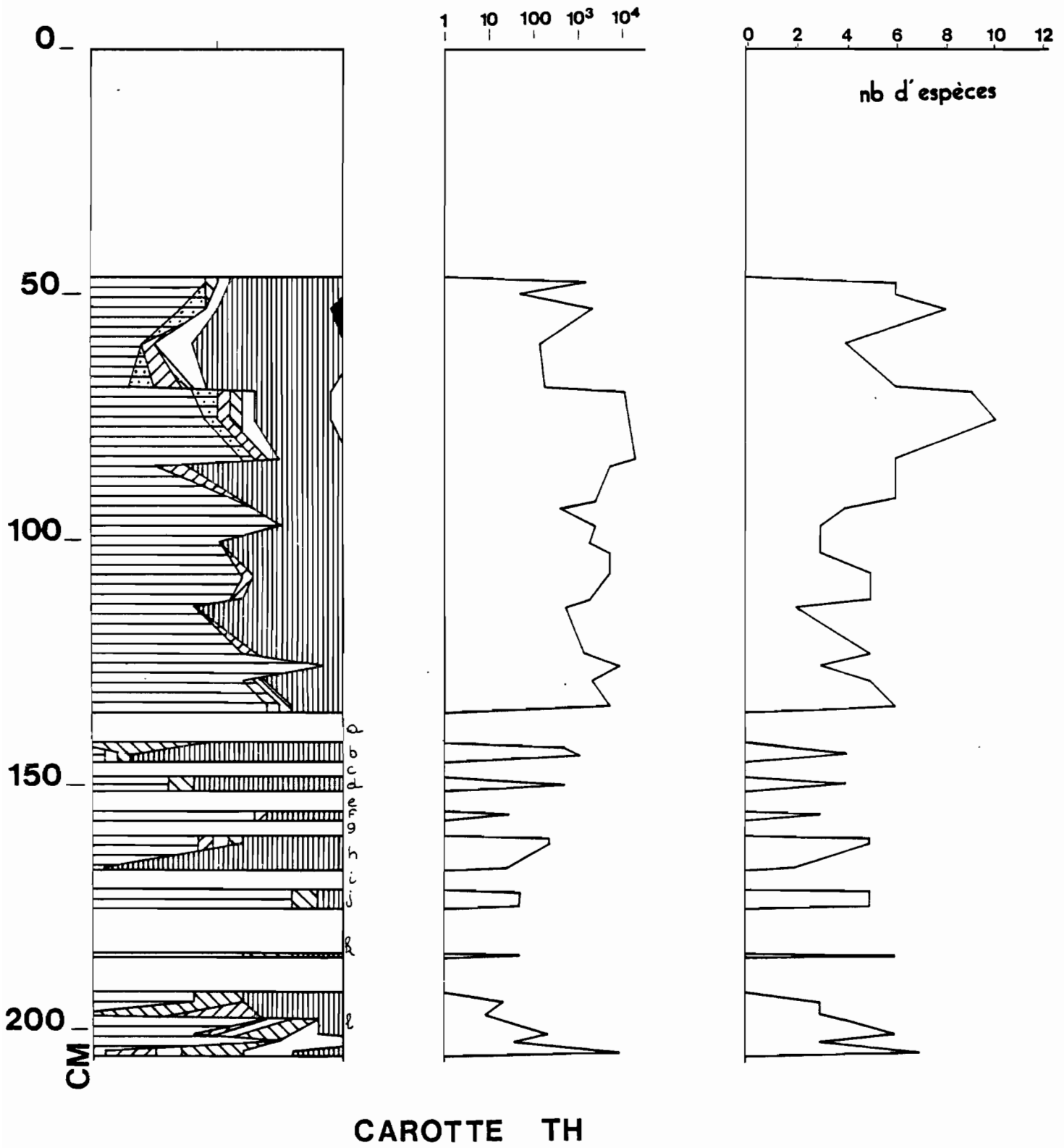


Fig. 3.20. - Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte TH.

## 1. CAROTTE TH :

D'une longueur de 203,5 centimètres, elle a été prélevée dans la baie d'Achacachi par 63 mètres de fond (Fig. 3.19). Quatre unités majeures sont reconnues (Fig. 3.20 et 3.21).

### - ECOZONE 4 (203,5 - 134 cm) :

La sédimentologie établie par WIRRMANN (communication personnelle) permet de différencier quatre sous-ensembles :

- de 203,5 à 196 cm : un niveau argileux silto-sableux renfermant des débris végétaux,
- de 196 à 174,5 cm : un niveau sableux à silteux,
- de 174,5 à 140,50 cm : un ensemble plus riche en restes biogènes carbonatés (Mollusques et Charas) avec des débris végétaux ici et là,
- de 140,50 à 134 cm : une passée sableuse contenant quelques Mollusques.

Le spectre faunique révèle une alternance de niveaux contenant ou dépourvus d'Ostracodes. Le niveau de base (de 203,5 à 196 cm) renferme une faune qui caractérise des environnements très peu profonds (moins de 2,50 m).

Les épisodes (l, j, h, f, d, b) sont caractérisés par une dominance soit des *Candonopsis* sp. A, soit des *Limnocythere*.

Les sous-écozones (h; i, g, e, c, a) ne contiennent pas d'Ostracodes.

Ces alternances entre des niveaux contenant et ne contenant pas de faune sont l'indice d'un milieu instable bathymétriquement et dont le niveau d'énergie a varié considérablement (prépondérance du détritique sur le biogène). Les sables sont amenés en zone littorale par un agent dynamique actif : actuellement, les crues de la plupart des rivières se jetant dans le lac ne charrient que des matériaux fins (argiles).

On admet donc, que les crues des rivières, beaucoup plus forte qu'actuellement, étaient capables de transporter des détritiques grossiers à cette époque.

Dans un contexte grosso-modo défavorable à la vie benthique, on note cependant la présence de spécimens de *Limnocythere* (groupes A et B)

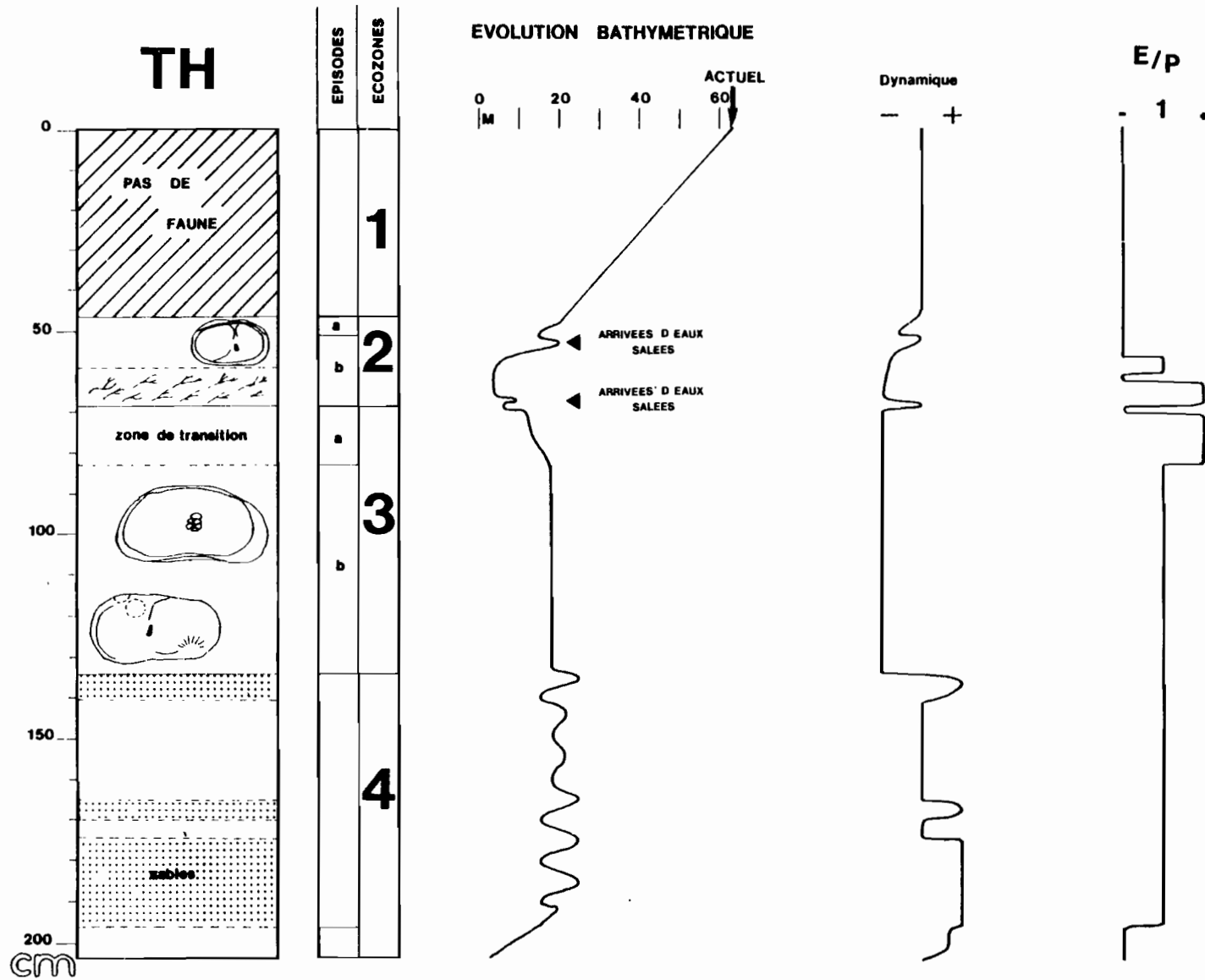


Fig. 3.21. - Zonation et évolution paléohydrologique (carotte TH).

à mésocônes ou à 3 "cornes", témoins d'un environnement à saisons contrastées. Le polymorphisme des *Limnocythere* a été relié à l'évolution des cycles saisonniers (deuxième partie, paragraphe II.B.1). Il marque donc le contraste existant entre la saison estivale chaude et pluvieuse et la saison hivernale froide et sèche.

- ECOZONE\_3 (134 - 68,5 cm) :

C'est un ensemble relativement homogène avec des Mollusques abondants par endroits.

L'association d'Ostracodes est elle aussi monotone, largement dominée par des *Limnocythere sp. A* (monomorphes) et des *Candonopsis sp. A* (sous-écozone b). A partir de 83 cm, (sous-écozone a) la diversité spécifique augmente, les *Candonopsis sp. A* régressent, traductions d'un niveau de plan d'eau qui baisse.

- ECOZONE\_2 (68,5 - 46,5 cm) :

Cet ensemble est marqué par la présence de *Cyprideis* indicateurs d'intrusions d'eaux salées (cf. 2ème partie, paragraphes II.A.1-2 et II.B.2). Cet événement déjà signalé (carottes TD<sub>1</sub>, S<sub>3</sub>, 435, S<sub>4</sub>, D<sub>2</sub>) apparaît être majeur. Faisant suite à une phase sèche (sous-écozone 3a) un changement intervient souligné d'abord par une chute de la densité faunique ensuite par l'apparition ponctuelle en 2 niveaux des *Cyprideis sp.*, le développement de formes telles que *Limnocythere sp. B 7*, *L. titicaca* ou encore *Darwinula*.

- ECOZONE\_1 (46,5 cm au sommet) :

Cette unité est totalement dépourvue d'Ostracodes. Avec l'augmentation de la tranche d'eau, le lac acquiert son métabolisme actuel (thermocline). L'absence de faune peut se comprendre au niveau des conditions locales. Le bassin où a été prélevé la carotte TH est très certainement pour des raisons topographiques confiné. Le renouvellement des eaux s'y fait moins aisément qu'en d'autres lieux du Grand Lac, même plus profonds.

## 2. CAROTTE TJ :

Elle a été prélevée dans la baie de Yunguyo sous une tranche d'eau de 50 mètres d'épaisseur (Fig. 3.19). Longue de 406 cm, elle se subdivise en six grandes écozones (Fig. 3.22 et 3.23).

### - ECOZONE\_6 (406 - 394 cm) :

Au dépôt gypseux de base font suite une passée sableuse, puis une véritable "spiculite" (amalgame composé de 99 % de spicules de spongiaires). Ce type de dépôt est en fait assez courant (voir par exemple la carotte TD, de 170 à 150 cm) ; il peut résulter soit d'une accumulation de rivage, soit d'une concentration due à l'action du vent après assèchement.

### - ECOZONE\_5 (394 - 240 cm) :

Elle est caractérisée par des fluctuations marquées de la densité faunique et du nombre d'espèces.

Plusieurs sous-ensembles s'individualisent :

#### - de 394 à 375 cm (épisode 5 c) :

Elle correspond à la remise en eau de la zone considérée avec l'association d'Ostracodes correspondante. Il est à remarquer que les eaux qui viennent baigner cet endroit sont oligohalines.

#### - de 375 à 330 cm (épisode 5c) :

Au milieu d'un sédiment composé essentiellement de restes de Chara et de Mollusques apparaît une faune d'Ostracodes tout à fait extraordinaire, en tout cas, au niveau d'un groupe, celui des *Limnocythere*.

Extraordinaire, le groupe des *Limnocythere* l'est à deux niveaux principalement :

- celui des variations de taille au sein d'une espèce,
- celui des variations de l'architecture des carapaces :  
réticulation, macronodation, mésoconation

Par rapport à l'Actuel, le polymorphisme est ici multiplié par un facteur 2 ou 3 quant au nombre de morphes et à l'intensité du phénomène considéré (agradation, nodation, conation).

- de 330 à 300 cm (épisode 5b) :

L'association est typiquement celle à Chara, la tranche d'eau oscille entre 4,5 et 8 mètres.

- de 300 à 240 cm (épisode 5a) :

L'association d'Ostracodes, identique à celle rencontrée dans l'épisode 5c, indique le retour à un milieu instable à l'échelle annuelle (fort contraste saisonnier).

- ECOZONE\_4\_ (240 - 100 cm) :

C'est une unité très monotone dominée par les *Limnocythere titicaca*, *L. sp. 7* et *Candonopsis sp. A* caractérisant l'herbier à Characées (4,5 à 8 mètres de fond).

Le niveau 240 - 220 cm (épisode 4b) aurait très bien pu appartenir à l'écozone précédente. C'est en fait une zone de transition entre un milieu changeant où le polymorphisme s'exprime à fond (épisode 5a) et un environnement très stable (épisode 4a). Les morphes de *Limnocythere* y sont peu nombreuses (en densité et diversité).

- ECOZONE\_3\_ (100 - 75 cm) :

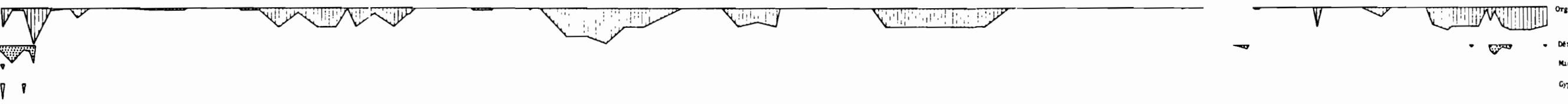
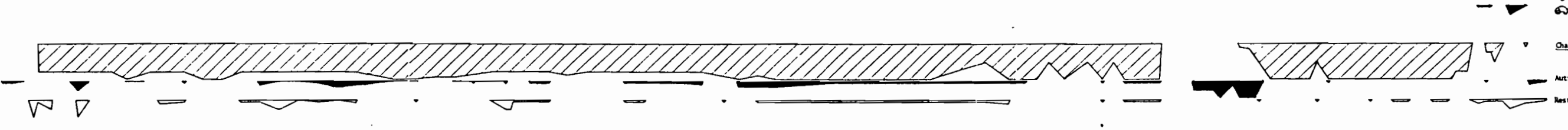
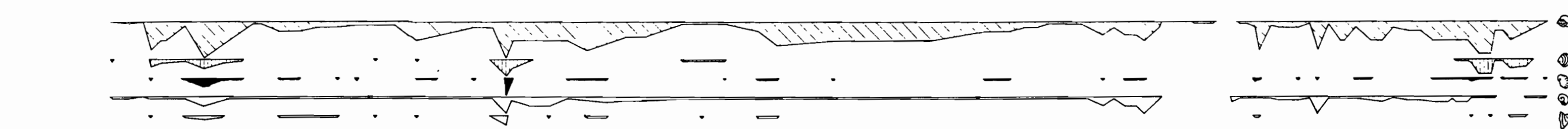
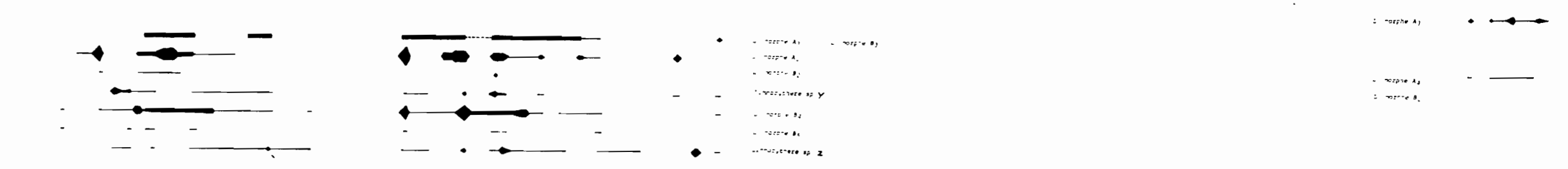
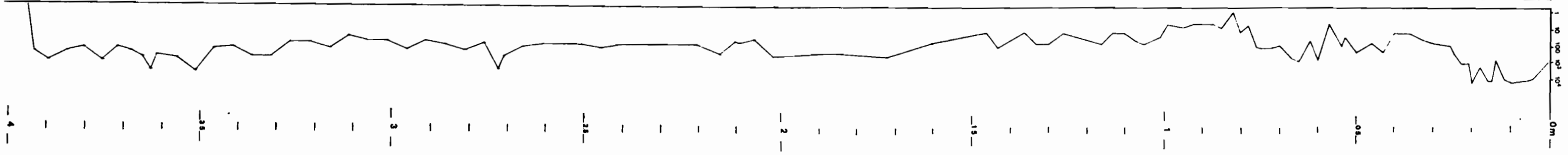
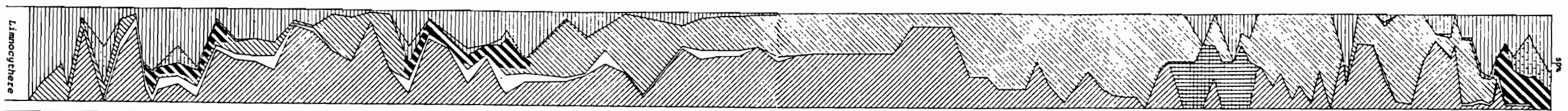
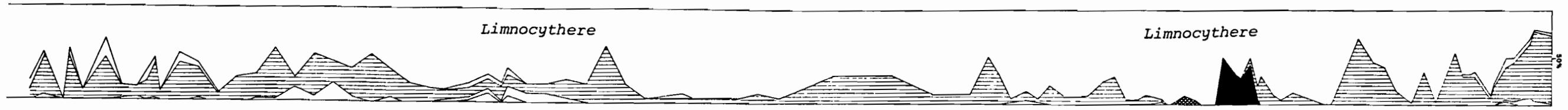
Cet ensemble est marqué par une chute très nette de la densité des Ostracodes, la disparition des espèces typiquement oligohalines (*Candonopsis sp. A*), l'apparition de :

- *Limnocythere bradburyi*
- *Cypridopsis sp.*
- *Cyprideis sp.*

marqueurs d'environnements d'eaux mésohalines très peu profonds. La possibilité d'un milieu émergé et donc d'une lacune de sédimentation n'est pas à écarter. En effet, les *Limnocythere bradburyi* colonisent de préférence les milieux qui ne sont en eau que saisonnièrement ou qui se remettent en eaux avec un chimisme largement dominé par les ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> (FORESTER, 1985).

Les *Cyprideis* qui se situent dans la partie supérieure de l'écozone sont le reflet d'apports externes d'eaux concentrées du bassin versant.

Fig. 3.22 - Evolution des associations d'Ostracodes dans la carotte T<sub>J</sub> -



50m

50m

100m

100m

0m

Limnocythere

Chara

Autres végétaux

Restes animaux

Organismes siliceux

Détritiques

Micas

Gypse

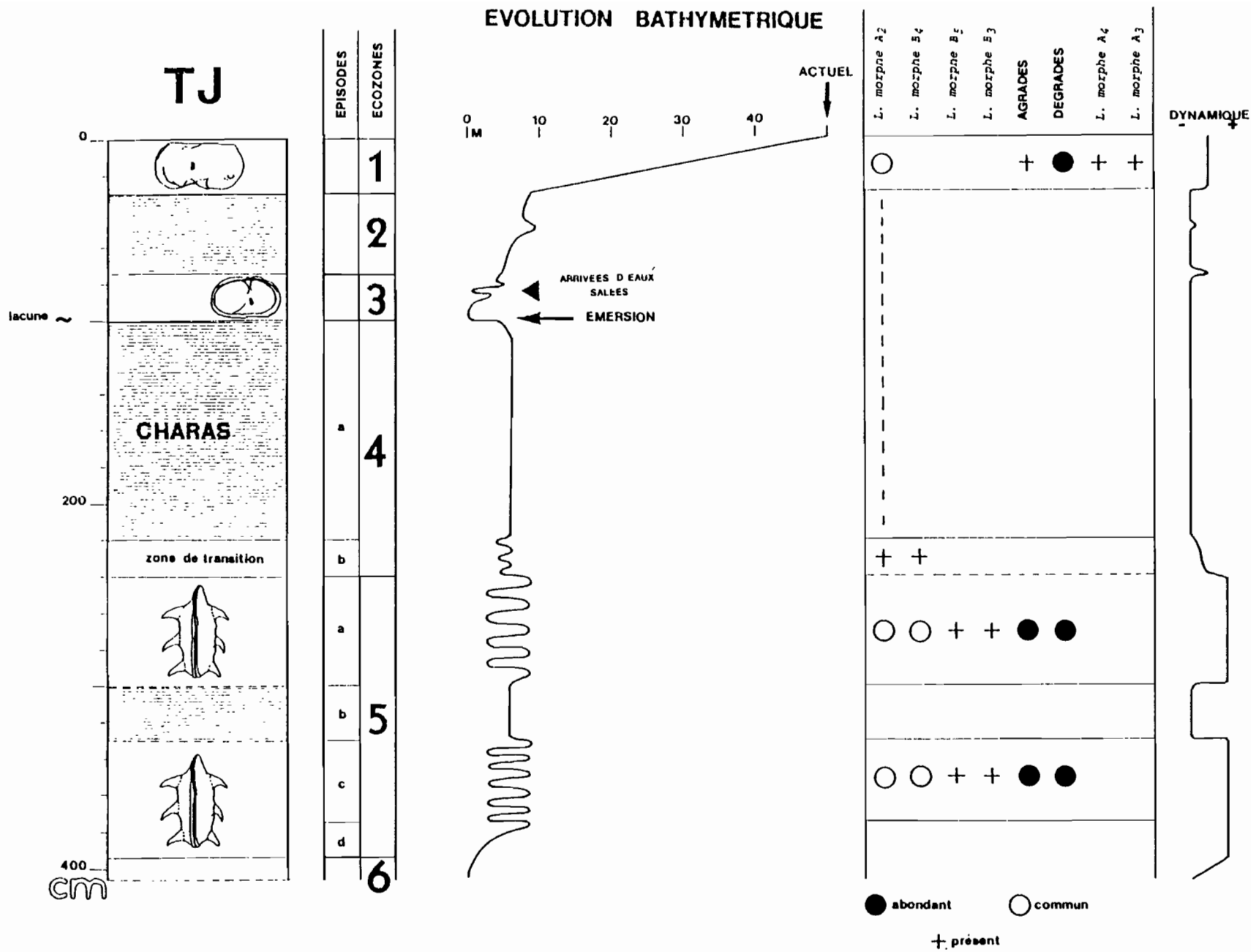


Fig. 3.23. - Zonation et évolution paléohydrologique (carotte TJ).

- ECOZONE 2 (75-30 cm) :

Retour à un faciès à Chara typique, marqueur d'un environnement stable (4,5 à 8 mètres de fond), avec un niveau plus profond en 55-45 cm (*L. sp. A* et *Candonopsis sp. A*)

- ECOZONE 1 (30 cm au sommet) :

Les formes typiques du faciès à Chara laissent la place à des espèces plus profondes : *Limnocythere gr. A* et *L. gr. B*. Le fort développement des *L. sp. A 2* (à un petit node épineux) ainsi qu'une variabilité phénotypique assez grande des *L. sp. A* et *L. sp. B* (sp. A3, A4, B2, B3, B4) sont le reflet de la saisonnalité du climat actuel (cf. Deuxième partie, Chapitre II.B.1).

### 3. COMPARAISON ENTRE LES CAROTTES TH ET TJ.

L'étude comparative des écozones de ces deux carottes fait apparaître quelques points de divergence. Ils ont plusieurs causes :

- la différence de bathymétries auxquelles ont été prélevées les carottes,
- les vitesses de sédimentation,
- les conditions locales : la topographie en particulier (Fig. 3.24).

La baie où a été prélevée la carotte TH est caractérisée par des pentes fortes, facilitant les arrivées de détritiques et empêchant une colonisation importante par les macrophytes. Le bassin de drainage y est restreint et par conséquent, les apports de matière organique allochtone sont peu abondants. Ainsi dans l'écozone 4, le substrat est peu favorable à la colonisation par le benthos, la source de matières organiques en provenance des végétaux faible. La zone n'est pas favorable à un épanouissement des morphes de *Limnocythere*.

En revanche, les pentes douces qui bordent la baie de Yunguyo sont éminemment propices à l'implantation des herbiers à Characés. Le bassin d'alimentation est beaucoup plus étendu que dans la baie de Copacabana. Des rios (Zapatilla et autres) se jettent dans la baie.

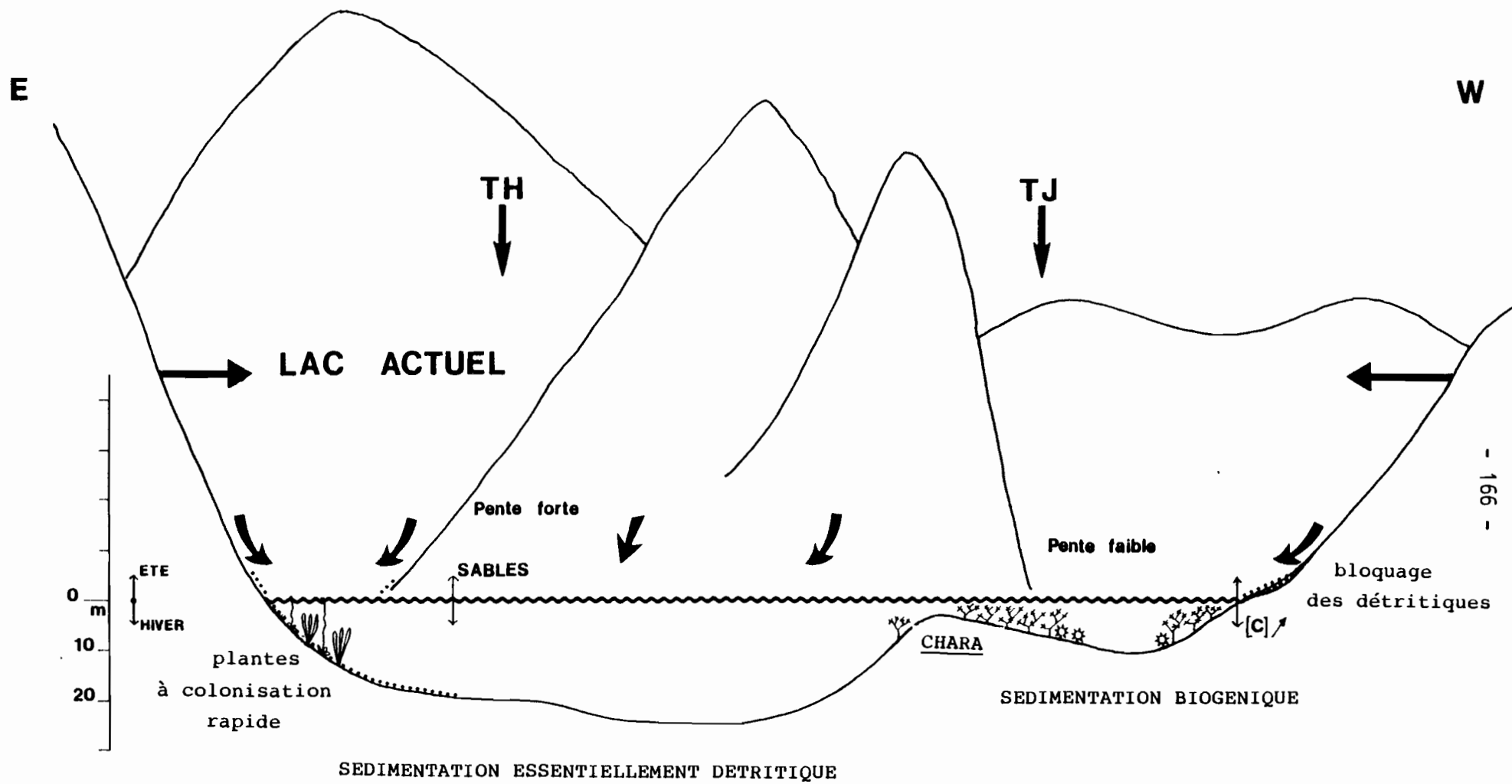


Fig. 3.24. - Environnement des carottes TH et TJ.

Dans l'écozone 5 de cette carotte, les 2 conditions nécessaires au développement du polymorphisme sont réunies, à savoir :

- milieu changeant dans le temps (saisons)
- sources de nourriture abondantes

#### 4. ESSAI DE CORRELATION ET SCHEMA D'EVOLUTION DU BASSIN.

Les écozones 4 de la carotte TH et 5 et 6 de la TJ (Fig. 3.25) sont synchrones mais, sous un même climat, traduisent des conditions micro-environnementales différentes. Ainsi, en très bas niveau lacustre, de petits bassins s'individualisent qui voient le dépôt de gypse (carotte TJ, écozone 6). Ces précipitations sont certainement synchrones de l'événement repéré en TD<sub>1</sub>. Le sommet du gypse en TJ est daté de 7250 ± 180 ans B.P., la base en TD<sub>1</sub> de 7700 ± 230 ans B.P.

Les écozones 3b (TH) et 4 (TJ) correspondent à une phase de stabilité dynamique du lac, et un changement dans la qualité et la quantité des apports au système (changement climatique). Le sommet est daté de 4600 ± 420 ans B.P.

La phase suivante est une phase de décrue importante généralisée. Elle est masquée en TJ par une émergence (lacune sédimentaire) mais bien repérable au niveau de la carotte TH (épisodes 3a). Elle correspond à une variation climatique marquée par :

- diminution des précipitations et/ou,
- augmentation de l'évaporation

Dans ce contexte de bas niveau lacustre, vont apparaître, au-dessus, des indices d'un changement dans la quantité et la qualité des apports marqués par des pics de *Cyprideis* sp. (écozones 2b de la carotte TH, 3 de TJ). La dernière passée à *Cyprideis* datée de 2200 B.P. (+ 430, - 400) a été repérée dans les carottes profondes de la cuvette Ouest (TD<sub>1</sub>, S<sub>3</sub>, S<sub>4</sub>, 435).

Juste au-dessus, le lac entre à nouveau dans une phase de stabilité (écozones 2a de TH et 2 de TJ) comparable à la précédente.

Le sommet des carottes (épisode 1) correspond au cadre hydrologique actuel marqué par de fortes variations saisonnières (pluies estivales,

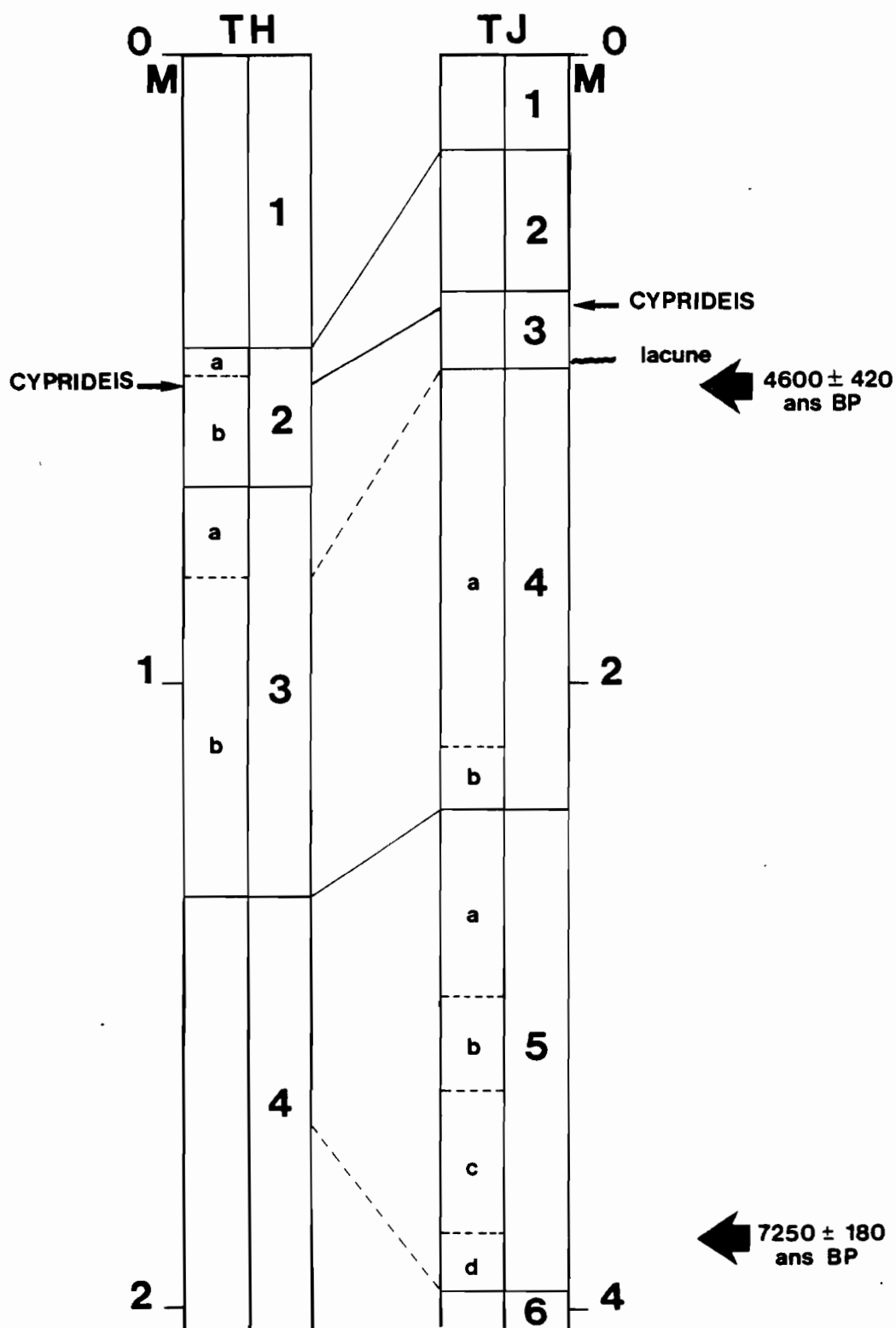


Fig. 3.25. - Essai de corrélation entre les carottes TH et TJ.

sècheresse hivernale) avec 2 traductions différentes sur les faunes, reflet d'une morphologie lacustre distincte :

- polymorphisme et densité fauniques importantes (carotte TJ),
- absence de faune (carotte TH) due au confinement du milieu en période estivale.

<<<>>

## II - EVOLUTION DU LAC TITICACA AU COURS DE L'HOLOCENE

Ainsi, comme nous l'avons vu, les trois bassins (cuvette Ouest, fosse de Chua, Grand Lac) évoluent avec leurs caractéristiques propres. La traduction de l'impact des variations climatiques est fonction des conditions phyto-géomorphologiques et bathymétriques. Il est important de souligner les contrôles de l'environnement les plus déterminants. Et ce afin de retracer les évolutions paléohydrologique (propre à chaque bassin) et climatique (bassin lacustre s.l.).

### - HISTOIRE DU LAC -

- AU DEBUT DE L'HOLOCENE, le lac est déjà dans une phase de décrue progressive. Sur l'environnement lacustre au cours de la baisse, nous n'avons pratiquement aucune information, les Ostracodes étant absents. Seuls deux sondages ont atteint l'Holocène ancien (TD<sub>1</sub> et TB<sub>2</sub>). Nous savons seulement que des minéralisations (vivianites, greigite et pyrite) se forment dans les parties profondes. Elles sont l'indication d'un milieu fortement réducteur (d'où l'absence de faune). Nous pouvons supposer que le lac était stratifié. Cette phase n'est cependant pas marquée par des écoulements de crues (SERVANT et FONTES, 1984) indicateurs d'un fort contraste saisonnier avec été pluvieux, hiver sec, propice à la formation d'une stratification.

Cette phase hydroclimatique (fin du Pléistocène - début de l'Holocène) reste difficile à interpréter.

Aux alentours de 8000 - 7700 ans B.P., le lac est à son niveau le plus bas ; le petit Lac est entièrement asséché.

A la base (7500 - 7200 ans B.P.) dans les bassins fermés (cuvette Ouest et zones en baie de Yunguyo), une mise en eau estivale se produit ; l'hiver est caractérisé par l'assèchement avec comme corollaire un dépôt de gypse.

Le niveau général du lac monte :

- lentement dans le Grand Lac étant donné son volume,
- très lentement dans la cuvette Ouest en relation avec la platitude de ses berges,
- rapidement à Chua étant donné les faibles dimensions de cette cuvette à très fortes pentes.

Par rapport à sa côte la plus basse, le niveau de l'eau se stabilise vers 7000 ans B.P. aux alentours des cotes suivantes :

- + 15 m pour le Grand Lac,
- + 20 à 25 m pour la fosse de Chua,
- + 1 à 2,5 m pour le bassin Ouest du Petit Lac.

Ce changement dans l'hydrologie du lac est dû à la descente de la zone de convergence intertropicale au niveau de la Bolivie qui se marque par :

- une mousson d'été à pluies orageuses très violentes,
- une sécheresse hivernale très forte.

Le très important contraste saisonnier est souligné par l'extraordinaire diversité de morphes de *Limnocythere* (carotte TJ) par le développement d'une thermocline à Chua et par un environnement lacustre temporaire dans le bassin ouest.

Au niveau de la baie de Copacabana (carotte TH), les très fortes pluies entraînent une sédimentation essentiellement détritique. Par comparaison, les rivières n'amènent actuellement quasiment que des argiles au lac.

La faune d'Ostracodes permet donc de mettre en évidence le contexte climatique :

- pluies très importantes (polymorphisme de type macronodation)
- arrivées de détritiques (mésococonation)
- températures élevées d'été (agradation) : formation d'une thermocline
- températures basses hivernales (dégradation)
- variations saisonnières du plan d'eau (*Limnocythere bradburyi*, L. sp. Z)
- évaporation très forte appréciée indirectement

Le plan d'eau reste grosso modo à une même côte moyenne ; les variations pluri-annuelles du plan d'eau ne jouent pas à priori le rôle qu'elles ont actuellement dans l'écosystème.

Cette phase de précipitations orageuses liées à la ZCIT a été mise en évidence par l'étude des dépôts fluviatiles (SERVANT et FONTES, 1984).

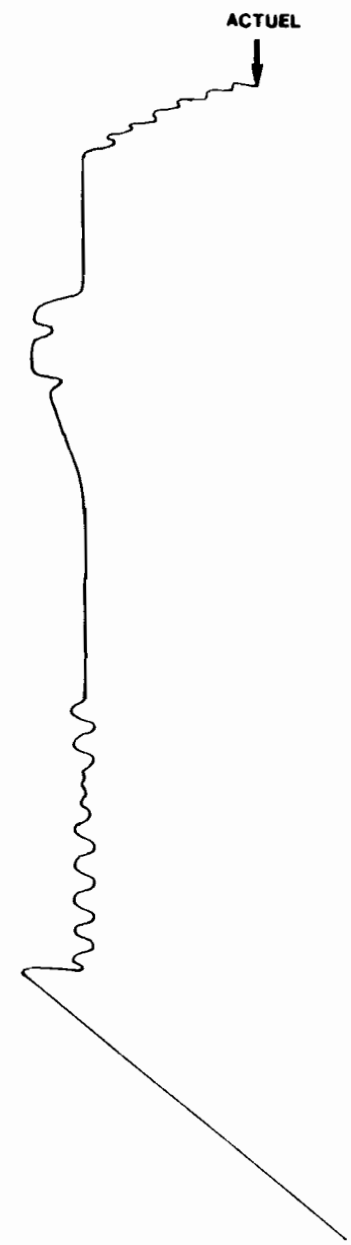
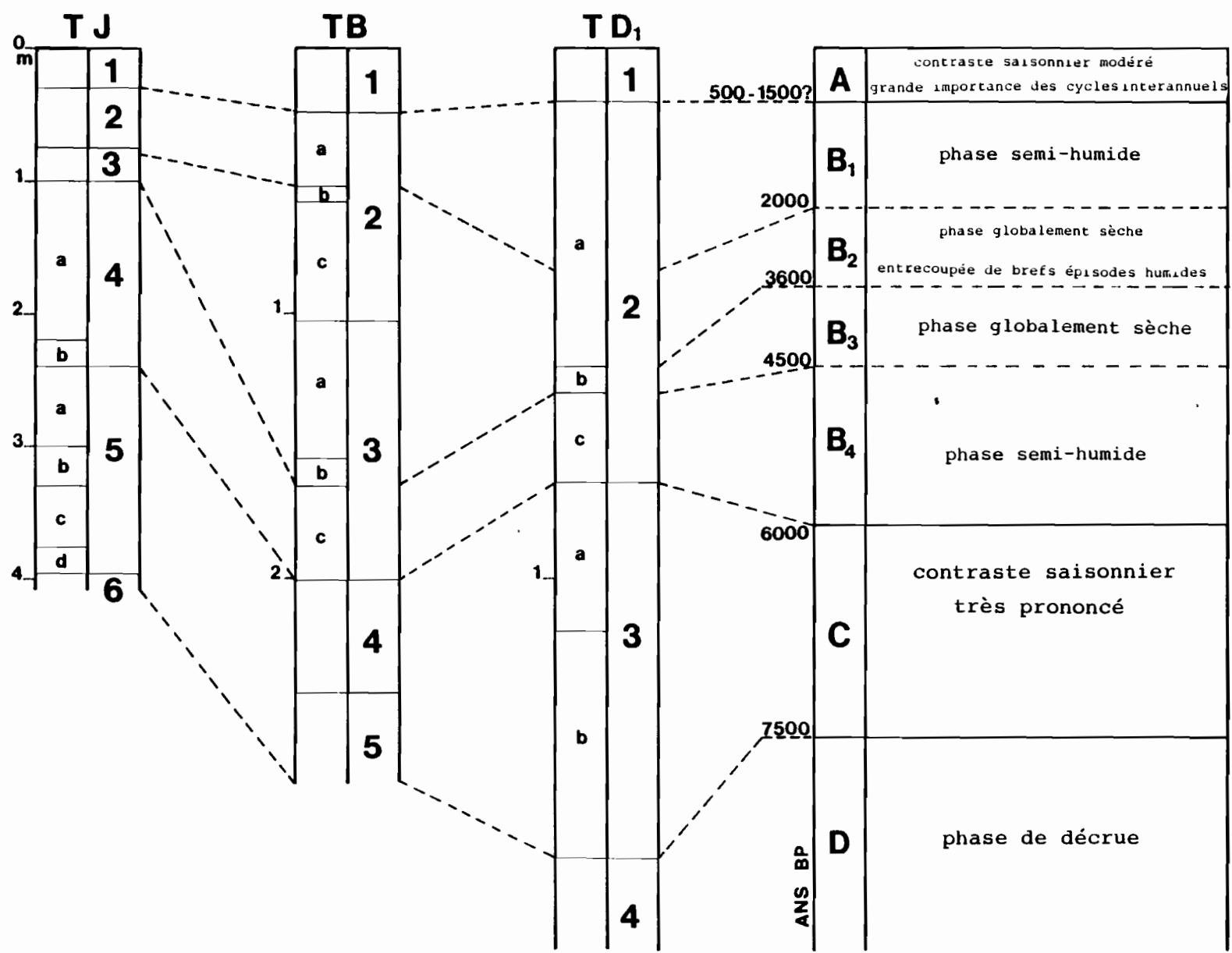
- de 6000 à 4500 ans B.P., la tendance générale est à une stabilisation des niveaux lacustres des différents bassins mais sous un climat différent (disparition des morphes de *Limnocythere*, des apports de détritiques, de la thermocline à Chua, des milieux temporaires). Le climat est caractérisé par un faible contraste entre l'été et l'hiver, des pluies fines, un rapport Evaporation/Précipitation voisin de 1. Dans les vallées d'altitude, cela se traduit par une large extension des tourbières (SERVANT et FONTES, 1984). Ce changement résulte probablement d'un décalage de la ZCIT vers le Nord par rapport à sa position actuelle (SERVANT, 1987) peut être rejetée par un fort courant de jet au-dessus des Andes en relation avec le renforcement du phénomène El Niño sur les côtes péruviennes (MARTIN et al., 1987).

- Entre 4500 et 3600 ans B.P., on observe une phase régressive généralisée (émersion en baie de Yunguyo et dans la cuvette Ouest), dans un contexte climatique proche du précédent, l'évaporation semble augmenter. Quoique reconnue, la baisse du niveau semble être moins importante dans la fosse de Chua qu'ailleurs. Cela est peut être dû à la morphologie de la cuvette (rapport Surface/Volume très petit) peu propice à l'action de l'évaporation, à l'opposé des zones peu profondes - fond plat. A partir de 4240 ± 85 ans B.P. les tourbières régressent très fortement dans les vallées glaciaires (coupe Hicchu Kkota, OSTRIA, 1987).

- Entre 3600 et 2200-2000 ans B.P., la profondeur du lac augmente légèrement à nouveau. Dans un contexte général sec proche de la phase précédente, on décèle par deux fois l'amorce d'un important changement climatique beaucoup plus humide. Ces événements, le premier non daté, le second aux alentours de 2200 ans B.P., sont marqués dans les carottes de la partie Ouest du lac (carottes TD<sub>1</sub>, S<sub>3</sub>, S<sub>4</sub>, 435, TH et TJ) par l'apparition des *Cyprideis*, indicateurs d'eaux mésohalines.

Ces phases humides, au sein d'un climat assez sec (pluies fines bien réparties tout au long de l'année), ont une incidence très prononcée sur la faune, la flore, ou encore la sédimentation. Entre 4500 et 1500 ou 500 ans B.P. environ, des milieux très fluctuants de sédimentation se sont instaurés

# EVOLUTION BATHYMETRIQUE



dans les vallées (SERVANT, 1987) ils sont marqués par :

- une extension épisodique des tourbières,
- des reprises locales de l'érosion et du ravinement sur les versants,
- des épisodes d'assèchement signalé par des tourbes carbonisées (OSTRIA, 1987)

Le dernier épisode humide (aux alentours de 2200 ans B.P.) a été décelé :

- dans la plupart des carottes qui couvrent cette tranche de temps par la présence de faunes salées,
- dans la coupe Hicchu Kkota (4800 m d'altitude) par l'augmentation des tourbières et par l'accroissement du taux de sédimentation (OSTRIA, 1987)
- dans la coupe Chuquiaguillo (3950 m), par un "bloom" de Juncacées, Plantago et Hépatiques (YBERT, 1984)
- dans la coupe Wila Llojeta (4800 m), par l'accroissement très net du taux de sédimentation (ROUX et SERVANT-VILDARY, 1987)

Ces brèves phases humides sont les premiers indices d'un changement radical des rythmes saisonniers.

- De 2000 ans B.P. à ? (1500-500 ans B.P.) : cette brève période, dont la limite supérieure n'est pas datée, voit le retour à des conditions environnementales sensiblement identiques à celles de la période 6000-4500 ans B.P.. A ceci près que les pluies sont peut être davantage concentrées sur une période de l'année (très nette augmentation des *Limnocythere sp. A 2*, à un node épineux).

- De 1500-500 ans B.P. à l'Actuel : au cours d'une phase transgressive, le lac Titicaca atteint son niveau actuel. Les 3 bassins sont en connection. Ce n'est donc que depuis un passé très récent que les eaux du Grand Lac se jettent dans le Petit Lac par le détroit de Tiquina puis continuent en direction de la cuvette Ouest pour finalement être évacuées par l'exutoire : le rio Desaguadero. De 6500 ans B.P. environ à 500 ans B.P. environ (excepté entre 4500 et 3600 ans B.P.) la fosse de Chua jouait le rôle d'un château

d'eau évacuant le trop plein d'eau par le détroit de Tiquina dans le Grand Lac et une infime partie par infiltrations en direction de la cuvette Ouest.

Cette brusque remontée est associée à un changement climatique. Les précipitations d'été (80 % du total annuel) liées à la présence de la ZC IT favorisent l'expression d'un polymorphisme chez les *Limnocythere* (carotte TJ), la formation d'une stratification avec le réchauffement des eaux de surface (carottes TH, TB, TB<sub>2</sub>, TD<sub>1</sub>....).

Les variations pluriannuelles influent fortement sur la productivité de l'écosystème (surtout le Petit Lac) et se traduisent par des oscillations de grande amplitude de la faune (densité, diversité). Chaque remontée brusque est soulignée par un niveau à *Cyprideis* (carottes TE, TC, TC<sub>1</sub>).

Cette phase climatique est repérée dans les séquences des dépôts fluviatiles (SERVANT et FONTES, 1986) épisodes érosifs ou de dépôts très grossiers, liés aux crues qui caractérisent les climats subissant l'influence d'une mousson.

Dans les vallées glaciaires, est associée, à cette ultime phase transgressive, une avancée des glaces dont un groupe de moraines (M<sub>4</sub>) en est le témoin. Une tourbe remaniée a été datée à 220 ± 50 ans B.P. Cette avancée est plus connue sous le nom de "petit âge de la glace". Sur le lac Titicaca cela s'est traduit par un maximum lacustre dont on trouve la référence dans des documents du XVI<sup>ème</sup> siècle. Cet événement a sûrement été enregistré dans les carottes A<sub>3</sub> et D<sub>2</sub> par un niveau sans faune d'Ostracodes.

- DISCUSSION -

La fin du Pléistocène et l'Actuel sont caractérisés par deux phases de hauts niveaux lacustres (Lac Tauca environ 12 500 et 11 000 - SERVANT et FONTES, 1978- et système actuel). Entre ces 2 situations, le climat de l'Altiplano a évolué.

La définition des paléoclimats et la connaissance de leur évolution sont une des voies de la recherche scientifique actuelle. Il m'a paru intéressant de replacer l'évolution climatique holocène de l'Altiplano bolivien dans un contexte plus général. Une comparaison avec un exemple pris dans l'hémisphère nord (RAJASTHAN, Inde) sera envisagée (Fig.3.26 ). D'autres éléments de comparaison seront fournis pour chaque changement climatique avec d'autres régions du globe.

1. EVOLUTION HOLOCENE DU LUNKARASANSAR (*Lac du Rajasthan -INDE*)

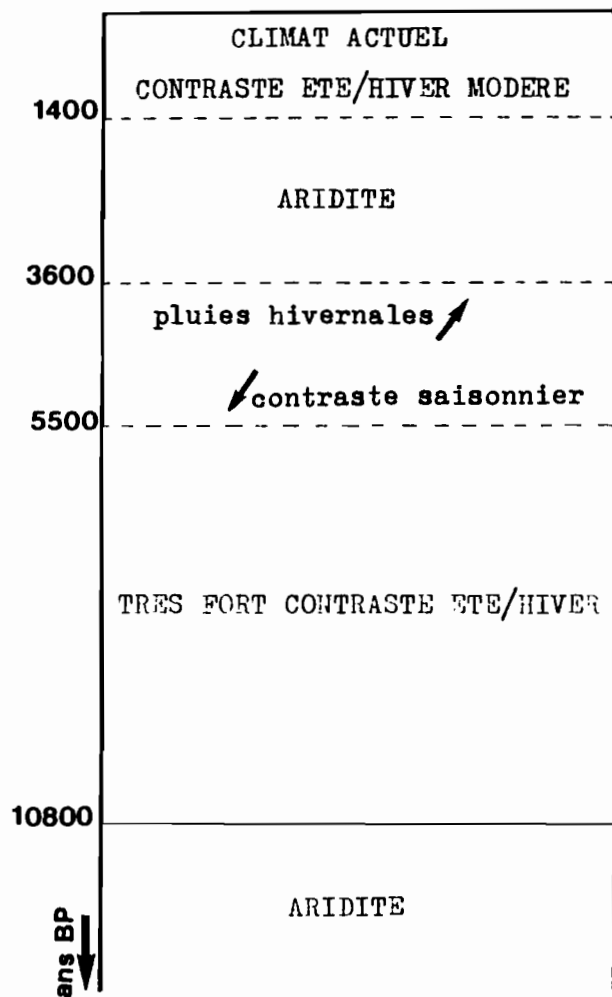
Les données d'un profil palynologique ont permis la reconstitution paléoclimatique d'une région du Rajasthan au cours de l'Holocène (SINGH et al., 1972 ; BRYSON et SWAIN, 1981 ; SWAIN et al., 1983).

- LA FIN DU PLEISTOCENE est marquée par une aridité très importante (fig. 3.27).

- A partir de 10 800 ans B.P. environ, un climat humide de type moussonique s'installe sur le Rajasthan. La période 10 800-5 500 ans B.P. est marquée par la dominance des pluies orageuses d'été (400 à 600 mm en saison estivale - forte saisonnalité).

- De 5 500 à 3 600 ans B.P. un climat moins contrasté prévaut sur la région, il correspond peut être à la phase la plus humide (600-1100 mm/an) (SINGH, 1974 ; BRYSON et SWAIN, 1986) ou au maximum de précipitations hivernales (SWAIN et al., 1983).

PHASES CLIMATIQUES RECONNUES  
 A PARTIR D' UNE SEQUENCE POLLINIQUE  
 DANS LE LAC LUHKARANSAR



PHASES CLIMATIQUES RECONNUES  
 A PARTIR DE L' ANALYSE  
 DES FAUNES D' OSTRACODES  
 ( LAC TITICACA, CAROTTE TJ )

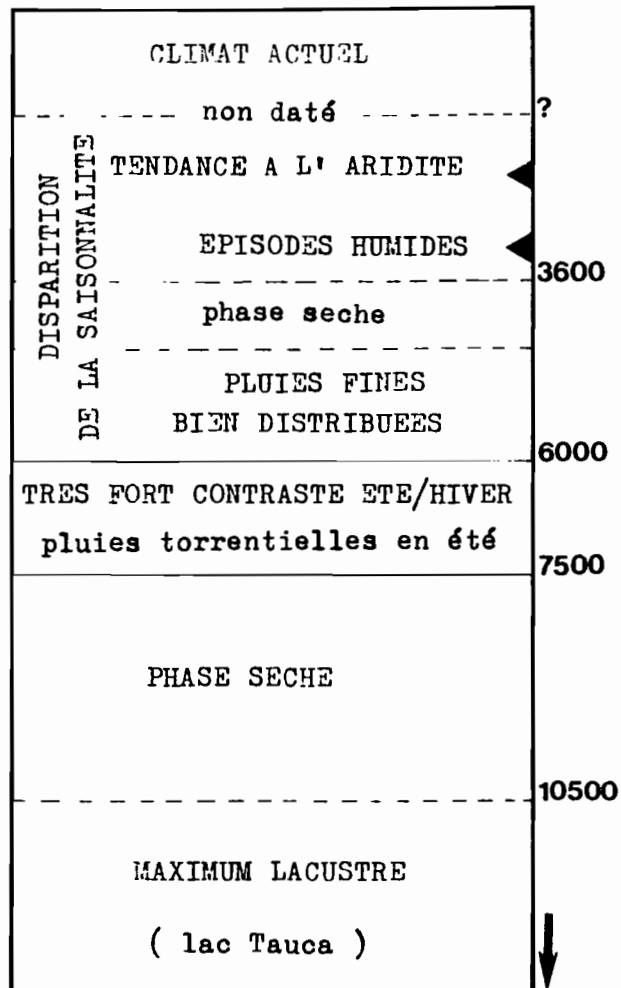


Fig. 3.27 - Comparaison entre le climat du Rajasthan (INDE) et celui de l'Altiplano (BOLIVIE) au cours de l'Holocène -

- Entre 3 600 et 1 400 ans B.P., le climat est de type aride (concentration des eaux en sels puis assèchement du lac).

- A partir de cette date, un climat semi-humide (200-400 mm/an) à précipitations centrées presque exclusivement sur les mois d'été (Juin à Octobre) s'installe et ce jusqu'à la période actuelle (saisonnalité marquée).

## 2. EVOLUTION DES SYSTEMES LACUSTRES DE LA ZONE TROPICALE A L'HOLOCENE.

### a) - LA PERIODE FIN DU PLEISTOCENE - 7500 ans BP

En Bolivie, le passage Pléistocène-Holocène est marqué par un recul très rapide des glaciers (GOUZE et al., 1986 ; GOUZE, 1987) et des lacs (WIRRMANN et OLIVEIRA ALMEIDA, 1986). L'absence de faune d'Ostracodes ne permet pas de définir les conditions du retrait des lacs.

Le climat est de type semi-aride à précipitations fines ou neigeuses (SERVANT et FONTES, 1984). La zone de convergence intertropicale était à coup sûr décalée vers le Nord par rapport à sa position actuelle et n'atteignait par conséquent pas la Bolivie.

En Colombie, le début de l'Holocène est marqué par une amélioration climatique : augmentation de la température moyenne annuelle causant celle de l'évaporation (VAN DER HAMMEN et CORREAL UVEGO, 1978 ; HELMENS et KUHR, 1986). Au Chili (Lake District) le début de l'Holocène est corrélé avec une tendance au réchauffement (HEUSSER, 1983). Aux Etats-Unis (Nevada), les lacs (Walker, Pyramid et Lahontan) enregistrent des bilans très fortement négatifs. Ces conditions arides et chaudes prévaudront jusque vers 4000-5000 ans B.P. (BENSON, 1978).

A l'opposé (Fig.3.27 ), le climat du début de l'Holocène aux Indes est souligné par une reprise d'un régime des moussons d'été. Les lacs auparavant asséchés se mettent en eaux. Des conditions identiques sont enregistrées en Afrique : au Mali (HILLAIRES-MARCEL et al., 1983) dans le bassin du lac Tchad (KUTZBACH) et dans les lacs jalonnant le Rift Est-Africain du Turkawa au Malawi (BUTZER et al., 1972 ; TIERCELIN, 1981 ; HASTENRATH et KUTZBACH, 1983).

En Afrique du Nord, le phénomène n'est pas aussi net. Trois phases humides (11 000 - 10 000 B.P., 8500 - 7000 B.P. et 6500 - 5000 B.P.) sont enregistrées. Elles correspondraient à des fluctuations latitudinales de la ZCIT (ROGNON et WILLIAMS, 1977).

En Australie, le niveau des lacs remonte également à partir de 10 000 ans (ROGNON et WILLIAMS, 1977).

Pour la même période, on observe donc deux situations opposées :

- une phase semi-aride en Amériques du Sud (Bolivie, Colombie) et du Nord (Névéda)
- une phase humide correspondant à l'installation de flux moussoniques sur une partie de l'Inde et de l'Afrique.

b) - LA PERIODE 7500-6000 ANS B.P.

En Bolivie elle correspond à une amélioration des bilans hydrologiques. La remontée du lac Titicaca est induite par un changement des conditions climatiques (SERVANT et FONTES, 1984) marqué au niveau des faunes d'Ostracodes par une "explosion" du polymorphisme : la ZCIT descend régulièrement en été sur l'Altiplano bolivien entraînant des précipitations plus importantes qu'actuellement. A l'opposé les hivers sont plus froids et secs. Cette augmentation du contraste saisonnier entraîne certainement un bouleversement de l'écosystème lacustre comme par exemple une croissance saisonnière des plantes fixées, des "blooms" planctoniques centrés sur une ou plusieurs périodes de l'année, enfin un polymorphisme paroxysmal chez les Ostracodes. Ce renforcement du régime de la mousson australe est en phase avec celui observé dans l'hémisphère Nord (Rajasthan). Les lacs du rift africain atteignent leurs cotes maximales (HASTENRATH et KUTZBACH, 1983). En dehors de ces exemples peu de renseignements sont disponibles qui concernent cette tranche de temps. Le Nord-Est du Mali est toujours occupé par de nombreux lacs de même que toute la ceinture saharienne.

c) - PERIODE 6000 - 3600 ANS B.P. :

La Bolivie n'est plus le siège de la descente saisonnière de la ZCIT (SERVANT et FONTES, 1984). Les associations d'Ostracodes et le nombre de morphes qui se réduisent traduisent parfaitement ce changement. Après une phase de stabilité, le niveau du lac Titicaca baisse (4500-3600 ans B.P.).

Cet assèchement des climats (souvent après 5000 ans B.P.) dans la zone intertropicale est signalé un peu partout dans le monde.

En Amérique du Sud :

- entre 7000 et 5000 ans B.P. (SERVANT et al., 1981) dans la région de Santa Cruz de la Sierra (Amazonie bolivienne),
- entre 6000 et 3000 ans B.P., en Amazonie brésilienne (SOUBIES, 1979-1980)
- entre 5000 et 3000 ans B.P., dans la Cordillère orientale de Colombie (V. DER HAMMEN et al., 1978 ; V. DER HAMMEN et CORREAL URREGO, 1978),
- entre 7100 et 5500 ans B.P., au Vénézuéla (lac Valencia) (BRADBURY et al., 1981),
- entre 6 à 5000 ans et 3800 ans B.P., dans les "*Llanos orientales*" de Colombie (V. DER HAMMEN, 1974),
- vers 6 à 7000 ans B.P. dans certains secteurs de Guyane (V. DER HAMMEN, 1974)

En revanche, plus au Sud, au Chili, une avancée des glaciers se produit après 6850 ans B.P. atteignant son maximum entre 4500 et 4000 ans B.P. (HEUSSER et STREETER, 1980 ; MERCER, 1976). Cette oscillation du volume des glaces ne s'est pas produite en Bolivie (GOUZE et al., 1986).

Une crise climatique majeure se manifeste également en Afrique (après 5000 ans B.P.) du Sahara à l'Equateur, au Mali, au Niger, aux lacs Tchad, Turkana ....

De très nombreux auteurs la signalent STREET et GROVE, 1976 ; ROGNON, 1976 ; SERVANT, 1970, MALEY, 1977 ; PASTOURET et al., 1978 ; HILLAIRES-MARCEL et al., 1983

Sur le continent indien, la crise climatique est loin d'être aussi accentuée ; le climat est toujours humide mais avec une augmentation très sensible des précipitations hivernales dans le bilan hydrique. Le con-

traste saisonnier s'est grandement atténué (BRYSON et SWAIN, 1981 ; SWAIN et al., 1983).

d) - LA PERIODE 3600-1500 ou 500 ANS B.P. :

Elle correspond en Bolivie à une phase globalement aride entrecoupée par de brefs épisodes humides, prémices d'un changement climatique futur. Ces épisodes humides sont la traduction de courtes incursions de la ZCIT sur l'Altiplano. Au niveau des faunes, ils se marquent par l'apparition des *Cyprideis*.

En Colombie, les premiers signes d'une amélioration du climat (après la phase sèche) apparaissent vers 2500 ans B.P. (VAN DER HAMMEN et CORREAL URREGO, 1978).

En Amérique du Nord, les lacs réaugmentent de volume vers 4000 ans B.P. (DENSON, 1978). Ailleurs, y compris aux Indes (Rajasthan), cette période est toujours aride. Localement certains lacs voient leurs volumes augmenter à partir de 3000 ans B.P. comme les lacs Abhé et Bosumtwi (STREET-PERROTT et HARRISON, 1984).

c) - LA PERIODE 1500 ou 5000 ANS B.P. - ACTUEL :

En Bolivie, elle correspond à un climat tropical à saisons contrastées (Actuel) (redéveloppement du polymorphisme chez les *Limnocythere*). Le niveau du lac Titicaca passe de 3 765 m à plus de 3 810 m d'altitude. Ce niveau maximal du lac est vraisemblablement synchrone d'une légère descente des glaciers dans les vallées ("*petit âge de la glace*", GOUZE et al., 1986).

Cette amélioration climatique (augmentation des précipitations) due à un déplacement de la ZCIT en latitude aussi bien dans l'hémisphère Nord que l'hémisphère Sud, est signalée par de nombreux auteurs :

- en Inde, dans le Rajasthan (entre 700 et 1100 ans B.P. - BRYSON et SWAIN, 1981),
- en Afrique orientale, dans le bassin de l'Awash vers 2000-1000 ans B.P. (GASSE et al., 1974) ou encore dans le système lacustre du Turkana.

### 3. ELEMENTS DE PALEOCLIMATOLOGIE ATMOSPHERIQUE.

De ce rapide survol des paléoclimats au cours de l'Holocène dans les régions intertropicales des hémisphères nord et sud, il ressort un contrôle très net du système des précipitations par la position de la zone de convergence intertropicale en été boréal (Juillet) (Hémisphère Nord) et en été austral (Janvier) (H.S.) qui conditionne pour une part importante le régime hydrologique des lacs.

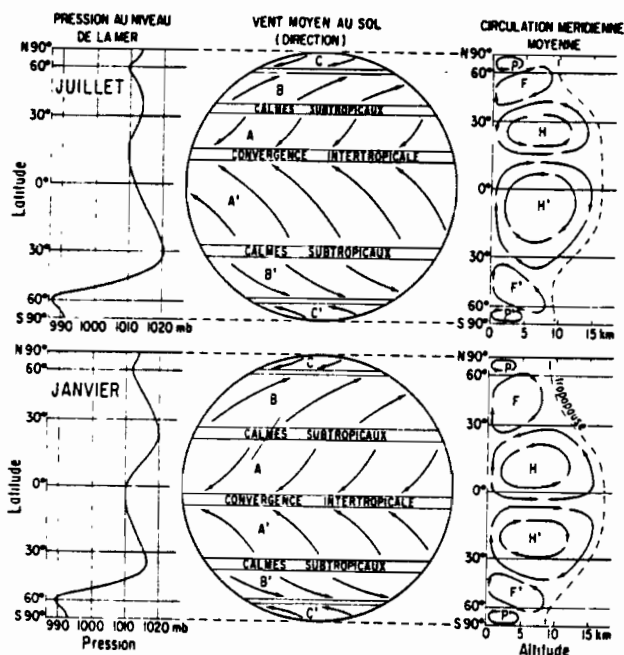
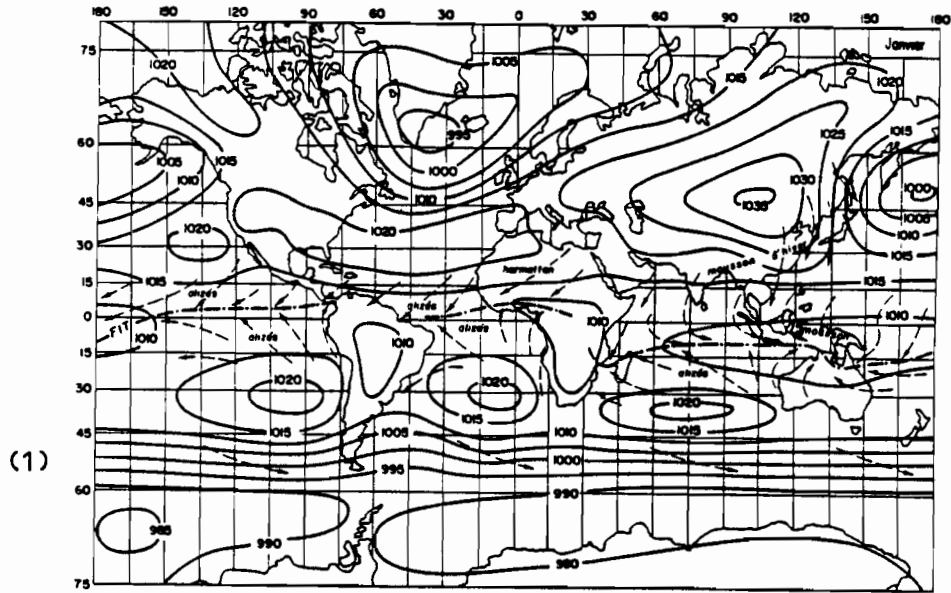
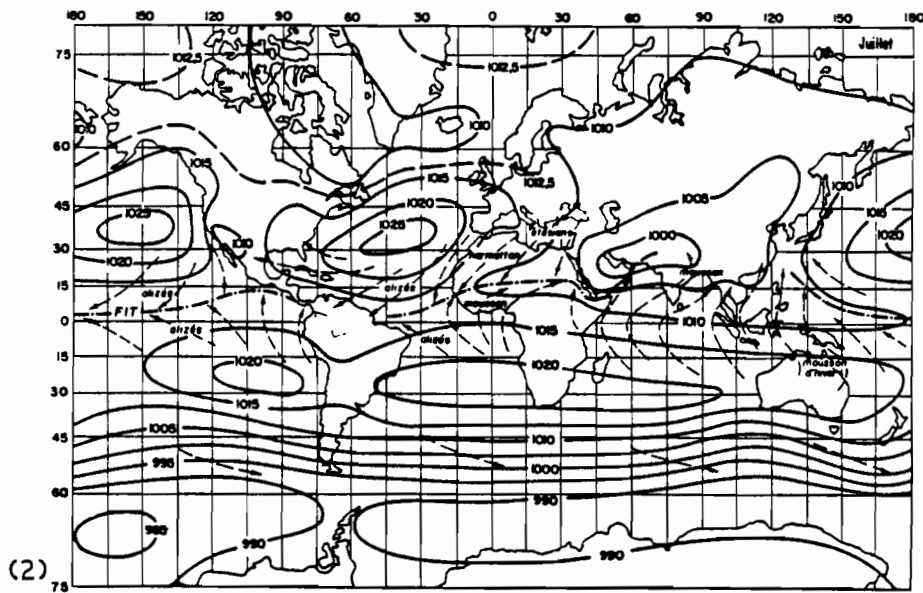


Fig. 3.28 - Conditions moyennes près du sol et circulation méridienne moyenne - (d'après HANN-SÜRING (1943) pour la pression

Quelques notions de base en météorologie sont indispensables à la bonne compréhension des phénomènes impliqués.



Presson moyenne au niveau de la mer (en mb) et vents réguliers, en janvier.  
La ligne marquée FIT est la position moyenne du Front Inter-tropical en janvier



Presson moyenne au niveau de la mer (en mb) et vents réguliers, en juillet.

Fig. 3.29 - Position de la zone de convergence intertropicale en Janvier (1) et Juillet (2).

- ELEMENTS DE METEOROLOGIE EN ZONE INTERTROPICALE -

(QUENEY, 1974)

La circulation atmosphérique générale est caractérisée par :

- une très forte dominance des déplacements horizontaux
- une grande variabilité en fonction du temps (importante évolution annuelle)
- une prédominance des gradients méridiens sur les gradients zonaux.

On ne peut donc envisager de situations météorologiques qu'en termes de circulation méridienne moyenne.

La dissymétrie entre les 2 hémisphères a pour conséquence un minimum polaire d'hiver plus bas dans l'H.S. que dans l'H.N. ; la troposphère équatoriale est nettement plus froide et plus haute en Janvier qu'en Juillet. La convergence intertropicale n'est que peu décalée par rapport à l'Equateur en Janvier (cf. Fig.3.29). Un élément déterminant dans la circulation générale provient dans une large mesure de la forme, de la vitesse et de l'évolution des courants d'Ouest des latitudes moyennes.

Aux latitudes comprises entre 30° N et 45° S se développe un système de vents réguliers. Ce sont :

- les grands vents d'Ouest des mers australes,
  - le système des alizés et des moussons
- (cf. Fig. 3. 29, 1 et 2)

L'établissement des systèmes moussoniques est assez brutal. On parle, en Mai, d'explosion de la mousson indienne. Le même phénomène est enregistré sur les côtes d'Afrique (Guinée) et sur le Nord de l'Australie. Sur les côtes du Golfe du Mexique, un système de vents humides proches d'une mousson a lieu en été (CASTAING et WEBER, 1984).

Entre les alizés de l'H.N. et ceux de l'H.S. déformés par les continents, on peut tracer une ligne de démarcation ou zone de convergence

intertropicale (ZCIT). La position du front intertropical oscille au cours de l'année à peu près en phase avec la déclinaison du soleil.

Ces systèmes généraux sont localement déformés par des perturbations tropicales (ondes d'Est ou "*easterly waves*" sur le Golfe du Mexique par exemple), ou encore par le phénomène d'"*Aérojete*" ou "*jet stream*" (El Niño, sur les côtes péruviennes) (QUENEY, 1974).

Cette propriété de la circulation générale d'osciller perpétuellement entre deux régimes extrêmes (flux d'Ouest rapide ou lent) permet d'émettre des hypothèses concernant les fluctuations climatiques au cours de l'Holocène par exemple.

#### 4. HYPOTHESES VIS A VIS DES PALEOCIRCULATIONS ATMOSPHERIQUES-

L'Amérique du Sud tropicale (Bolivie) peut servir d'illustration à ces phénomènes puisqu'elle se trouve dans une situation particulière.

Le climat de la région du lac Titicaca (16° latitude sud) est scindé en une saison des pluies centrée sur les mois chauds (été austral, décembre à mars) et une saison sèche et froide en hiver. Le régime des pluies estivales y est dicté par la descente de la ZCIT sur l'Altiplano. La situation hivernale est déterminée par la position et l'intensité du courant d'Ouest subtropical venant du Pacifique (KESSLER, 1974, 1981).

Au sein de cette circulation générale, des déformations peuvent apparaître. Elles sont liées :

- au relief des Andes, le long duquel un front froid polaire peut se glisser vers le Nord et atteindre parfois l'Equateur. Cette situation est assez fréquente en automne hiver et printemps.
- ou au renforcement en hiver de l'anticyclone atlantique dit de "Sainte-Hélène" jusqu'au pied des Andes entraînant de fortes chutes de neige sur l'Altiplano (44 mm entre le 9 et le 11 Août 1974) (SERVANT et VILLAROEL, 1979)

Par contre, il provoque une vague de sécheresse sur certaines parties amazoniennes (SOUBIES, 1979-80).

- ou encore, à l'installation d'un puissant courant de jet au-dessus des Andes, résultante de l'effet El Niño sur les côtes péruviennes comme en 1983.

L'effet de ce courant, est ressenti jusque sur les côtes brésiliennes (MARTIN et al., 1987). Sur l'Altiplano, 1983 a été une année particulièrement sèche (FRANCOU et PIZARRO, 1985) ; le lac Poopó était quasiment à sec (WIRRMANN, YBERT, communication personnelle).

L'Altiplano est donc le siège d'un régime climatique relativement complexe dû au balancement saisonnier de la ZCIT et à l'interférence de perturbations passagères. Les variations interannuelles du plan d'eau du lac Titicaca sont le reflet de cette situation particulière.

Ces situations météorologiques permettent d'entrevoir les mécanismes des variations holocènes. Celles-ci sont caractérisées par l'opposition entre deux régimes radicalement différents :

- entre 7500 et 6000 ans B.P. et après 1500-500 ans B.P. un climat tropical à saisons contrastées,
- entre 10 000 et 7 500 ans B.P. et entre 6000 et 1500 ou 500 ans B.P., un climat à saisons peu nuancées.

Les climats à saisons peu marquées résultent d'un décalage vers le Nord de l'anticyclone atlantique et son renforcement. La position et la force des anticyclones subtropicaux dépendent principalement de la valeur du gradient thermique Pôle - Equateur (ROGNON, 1976). Un refroidissement des pôles va entraîner un stationnement des flux d'Ouest (Westerlies) sur les Andes pendant toute ou grande partie de l'année. Ceci entraîne outre le renforcement des aérojets, le renforcement de la ceinture anticyclonique subtropicale. Vers 5000 ans B.P. le même phénomène est observé dans l'hémisphère Nord (Etats-Unis, bordure Sud du Sahara, Indes, Australie) ; la ceinture anticyclonique subtropicale était alors limitée à une bande étroite centrée sur l'Equateur. Cette hypothèse (refroidissement des pôles) est corroborée par un refroidissement du climat se manifestant en Europe : période sub-boréale (CHALINE, 1972) et une forte avancée glaciaire dans les Andes chiliennes entre 5500 et 4000 ans B.P. (MERCER, 1976).

Les climats à fort contraste saisonnier se marquent au contraire par un décalage vers le Sud en été des flux d'Ouest ; ils correspondent aux périodes les plus chaudes. Ceci va favoriser la descente de la ZCIT sur la

Bolivie. Le même phénomène est observé en Australie (ROGNON et WILLIAMS, 1977). Dans l'autre hémisphère, le décalage vers le Nord de la ZCIT (Juillet) a été repéré en Inde (SWAIN et al., 1983) au Sahara (ROGNON et WILLIAMS, 1977) par exemple. La période 7500-6000 ans B.P. correspond à un étalement en latitude de la zone intertropicale.

L'analyse des faunes d'Ostracodes (lac Titicaca, carotte TJ) permet de suggérer qu'au cours de cette période, la saisonnalité était plus forte qu'actuellement. Une étude palynologique aboutit à la même conclusion pour la région du Rajasthan (Inde) dans le même laps de temps (SWAIN et al., 1983).

Depuis quelques années, une méthode originale de prédictions climatiques a été mise en évidence (théorie de MILANKOVITCH). Depuis que le mouvement orbital est connu et prédictible, la durée des saisons est clairement définie ; celles-ci résultant en effet principalement de l'orbite elliptique et de l'inclinaison constante de l'axe de la planète par rapport à l'orbite.

L'approche astronomique par les calculs de l'obliquité ou l'inclinaison de l'axe de la Terre et de l'excentricité autour du plan de l'écliptique a permis de quantifier l'évolution climatique durant les 22 derniers millénaires (Fig. 3.30) (BOUVIER, 1983).

Il a été montré que l'extension de la circulation moussonique et son intensité (précipitations) ont culminé entre 9000 et 6000 ans B.P. dans la zone tropicale de l'hémisphère Nord (KUTZBACH et STREET-PERROTT, 1985).

Ainsi, durant cette tranche de temps pour l'hémisphère Nord :

- en juillet, l'accroissement de la radiation solaire est associé à une température des terres supérieures de 1,5 à 1,8° C, une augmentation des pluies moussonniques d'environ 20 %,
- en janvier, des températures plus basses (comparé à l'Actuel) (KUTZBACH et GUETTER, 1984).

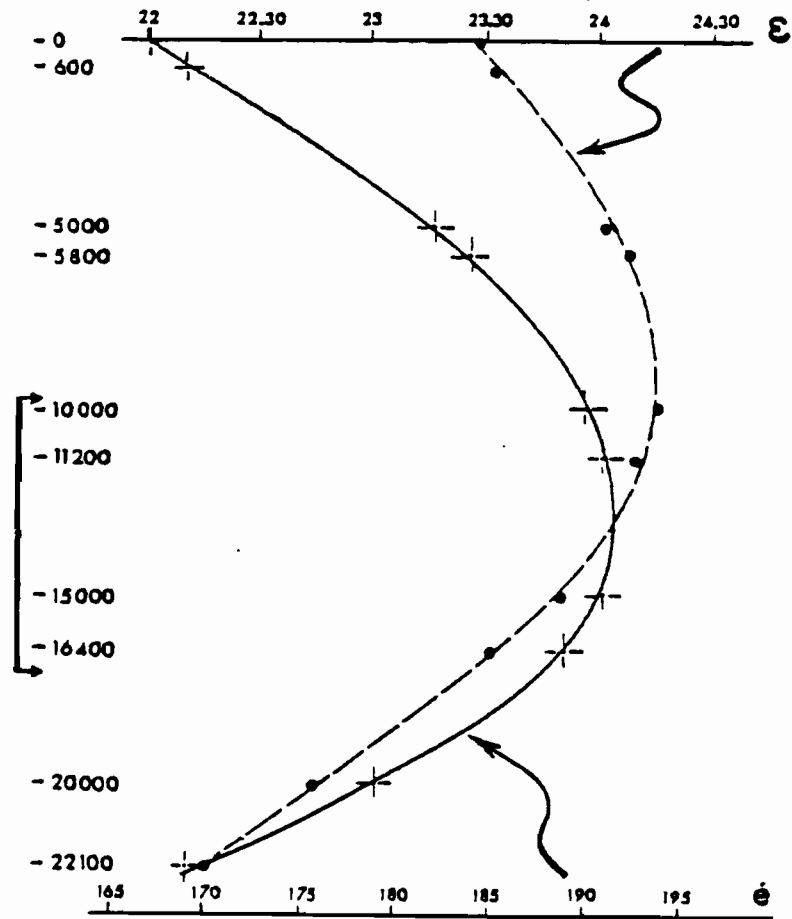


Fig. 3. 30 - Obliquité et excentricité durant les 22 derniers millénaires.

(Noter la quasi-simultanéité des valeurs maximum)

(d'après BOUVIER, 1983)

Passé 6000 ans B.P., les écarts de température entre l'été et l'hiver et les précipitations de la mousson décroissent jusqu'à la période actuelle. En contre partie, durant l'été austral, le même phénomène a dû logiquement se produire dans l'hémisphère Sud.

Ces modèles théoriques (approche astronomique) permettent de corroborer les hypothèses établies à partir de l'analyse des faunes d'Ostracodes (étude du polymorphisme) relatives au renforcement ou à l'atténuation des circulations.

- la période 7500-6000 ans B.P. correspond à une prépondérance des mécanismes atmosphériques des régions tropicales (qui s'étendent en latitude) ; elle est marquée au niveau des populations de *Limnocythere* par une extraordinaire variabilité phénotypique.
- la période 6000-1500 ou 500 ans B.P. est caractérisée par la dominance des mécanismes atmosphériques des régions tempérées ; la zone intertropicale est considérablement réduite ; cela se traduit par une réduction considérable du polymorphisme chez les *Limnocythere*.



- QUATRIEME PARTIE -  
-----  
SYSTEMATIQUE



La prospection des différents systèmes lacustres (Titicaca, Poopó, lacs de haute altitude) ainsi que l'analyse des différents sondages m'ont permis de réunir un très important matériel riche en Ostracodes. La plupart des espèces n'avaient jusqu'alors jamais été décrites.

La première étude menée sur les Ostracodes du lac Titicaca a été réalisée en 1876 par FAXON et portait sur une seule espèce : *Cypris donneti* BAIRD, 1850.

MONIEZ donne, quant à lui, la description d'un spécimen : *Cypris ? incarum*, MONIEZ 1889, retrouvé dans l'estomac d'un poisson.

En 1939, de BEAUCHAMP, à propos du matériel de la Percy Sladen Trust Expedition destiné à l'analyse des Rotifères et Turbellariés, écrit : "*Les Protozoaires, Cladocères et Ostracodes ont toujours été prédominants ...*" Et pourtant, il faut attendre plus de 30 ans pour qu'une nouvelle espèce d'Ostracodes du lac Titicaca soit décrite : *Limnocythere titicaca*, LERNER-SEGGEV, 1971. Un survol de l'ostracofaune du lac Huiñaimarca a été fait plus récemment (VARGAS, 1982).

La littérature ne fournit donc de renseignements que sur 3 espèces, auxquelles il convient d'ajouter *Chlamydotheca incisa*, CLAUS 1892, en provenance du plus grand lac d'altitude du monde, et ce malgré de nombreux travaux de biologistes tant français qu'américains.

Ceci est très étonnant surtout que, si l'on ne jette ne serait ce qu'un coup d'oeil sur un échantillon de sédiment carbonaté en provenance du lac Huiñaimarca par exemple, on est aussitôt frappé par le nombre impressionnant de valves d'Entomostracés au cm<sup>3</sup>.

La description des espèces a été faite d'après les travaux de systématique de MORKHOVEN (Van) 1963) et d'auteurs tels que DANIELOPOL ou DE DECKKER, description complétée par des observations personnelles. Les dimensions de la carapace sont données en millimètres.

Afin de rendre plus aisée la distinction des espèces par l'observateur, chaque description est illustrée par des vues latérales internes et externes ainsi qu'une vue dorsale de l'ostracode, complétée par de nombreuses photographies prises aux microscopes électroniques à balayage données en fin de volume.

Dans cette partie taxonomique, il est tenu compte d'une réalité biologique particulièrement marquée chez les Ostracodes : la variabilité intraspécifique peut être plus importante que la variabilité interspécifique.

Dans la deuxième partie, le genre *Limnocythere* du lac Titicaca a été scindé en 3 groupes principaux à l'intérieur desquels le polymorphisme, dont l'inducteur est le climat tropical, tient une grande place.

La systématique proposée est imprégnée de ces constatations.

Subclasse OSTRACODA LATREILLE 1806  
Ordre PODOCOPA MULLER 1894  
Super-famille CYPRIDACEA BAIRD 1845  
Famille CYPRIDIDAE BAIRD 1845

SOUS-FAMILLE CYPRIDINAE

Genre : *Chlamydotheca* SAUSSURE 1858  
Espèce type : *Cypris (Chlamydotheca) azteca* SAUSSURE, 1858  
*Chlamydotheca incisa* CLAUS 1892  
Planche I, photos 1 à 3, Fig. 4.1

- DIAGNOSE :

Taille : géante  
Forme en vue latérale : subovale légèrement renflée  
Forme en vue dorsale : ovale, aplatie à l'avant  
Degré de calcification : très faible  
Bord antérieur : plus fortement arrondi que le postérieur  
Bord dorsal : fortement arqué, le milieu constitue le sommet d'un triangle très ouvert  
Bord ventral : presque rectiligne  
Dimorphisme sexuel : mâles inconnus  
Dimensions : L = 2,2 - 2,6 mm  
H = 1,25-1,45 mm                      H/L = 0,55 - 0,57  
e = 1-1,1 mm  
Chevauchement : les deux valves sont identiques  
Surface latérale : lisse  
Bord marginal antérieur : plus large et plus arrondi que le bord marginal postérieur ; il forme une sorte de bec fin. A l'avant sur le bord ventral existe une incisure

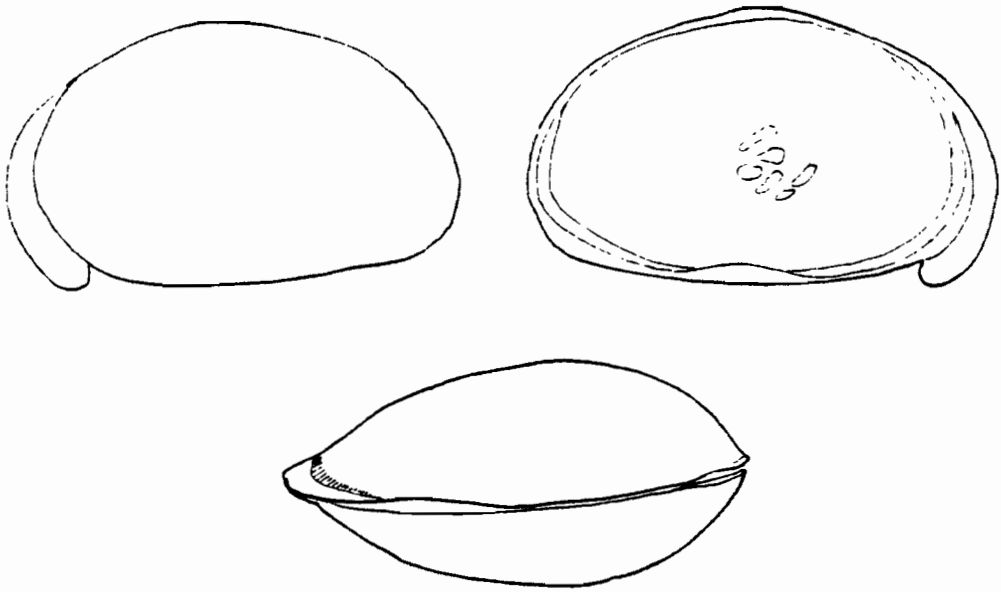


FIGURE 4.1. : *Chlamydotheca incisa*

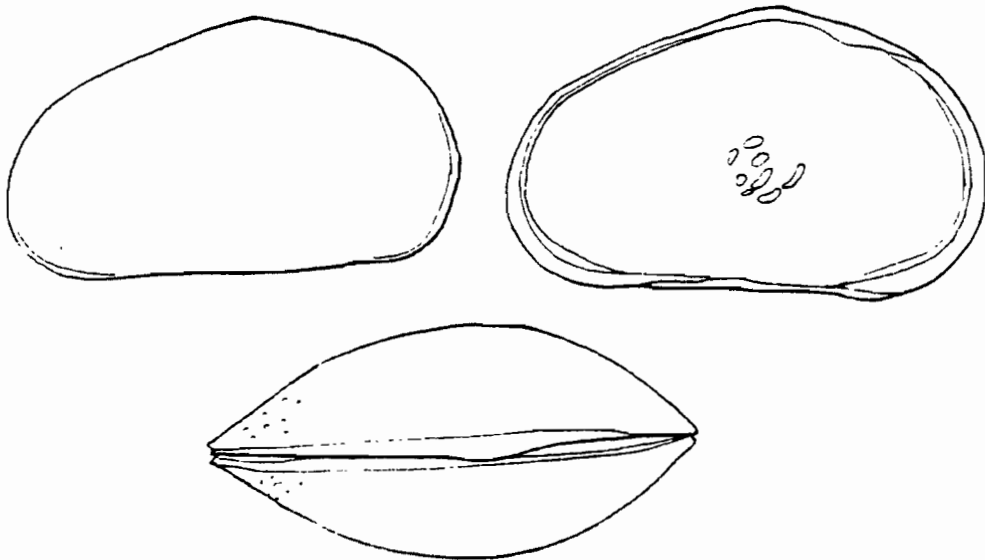


FIGURE 4.2. : *Chlamydotheca aff. riograndensis*

*Chlamydotheca aff. riograndensis* KOTZIAN 1974

Planche I, photos 4 à 6, Fig. 4.2

- DIAGNOSE :

Taille : grande

Forme en vue latérale : subtriangulaire ; hauteur maximale plus grande que la moitié de la longueur située légèrement en avant des impressions musculaires

Forme en vue dorsale : subovale

Degré de calcification : très faible

Bord antérieur : plus fortement arrondi que le postérieur

Bord dorsal : fortement arqué

Bord ventral ; subrectiligne

Dimorphisme sexuel : mâles inconnus

Dimensions : L = 1,6 - 1,9 mm

H = 0,92 - 1,15 mm      H/L = 0,57 - 0,605

e = 0,83 - 0,9 mm

Chevauchement : nul

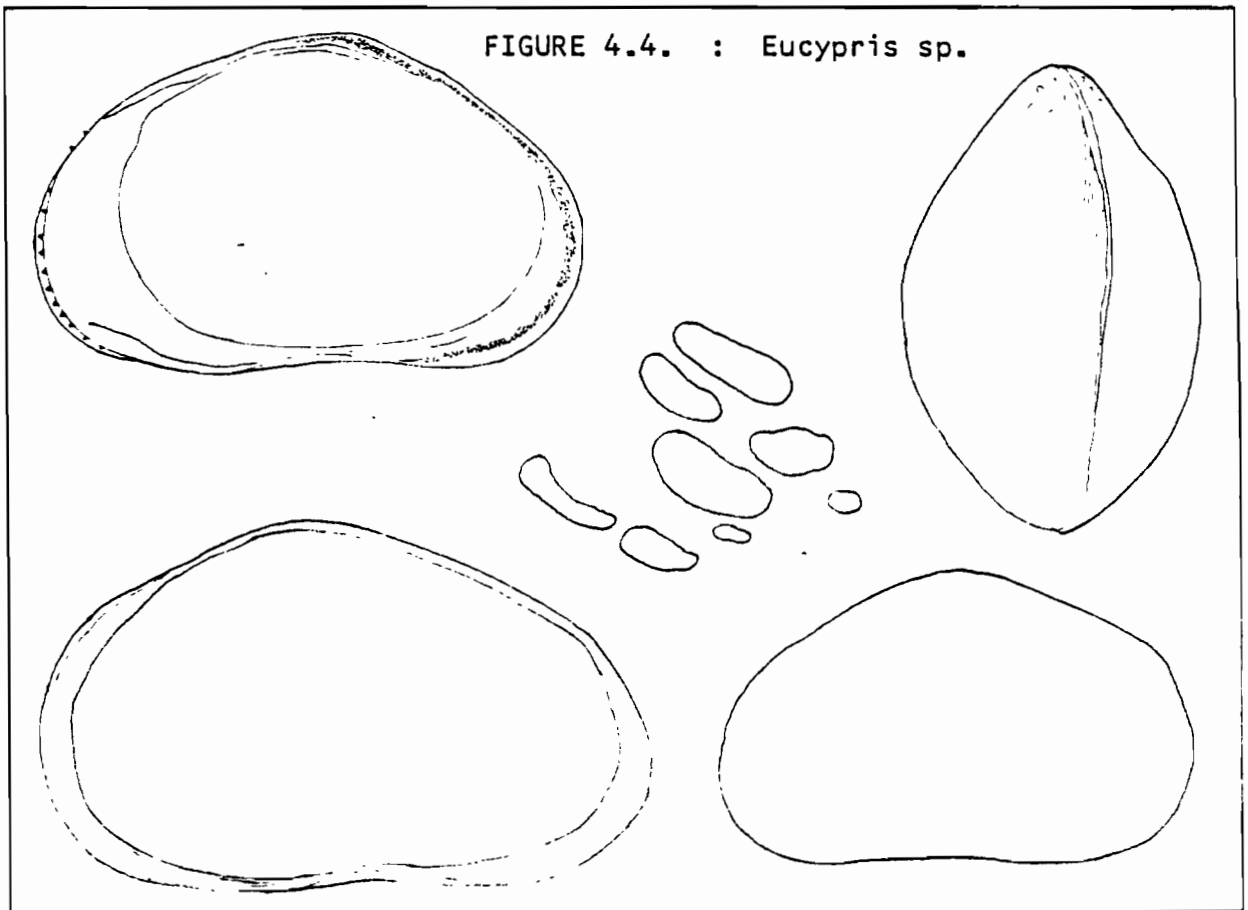
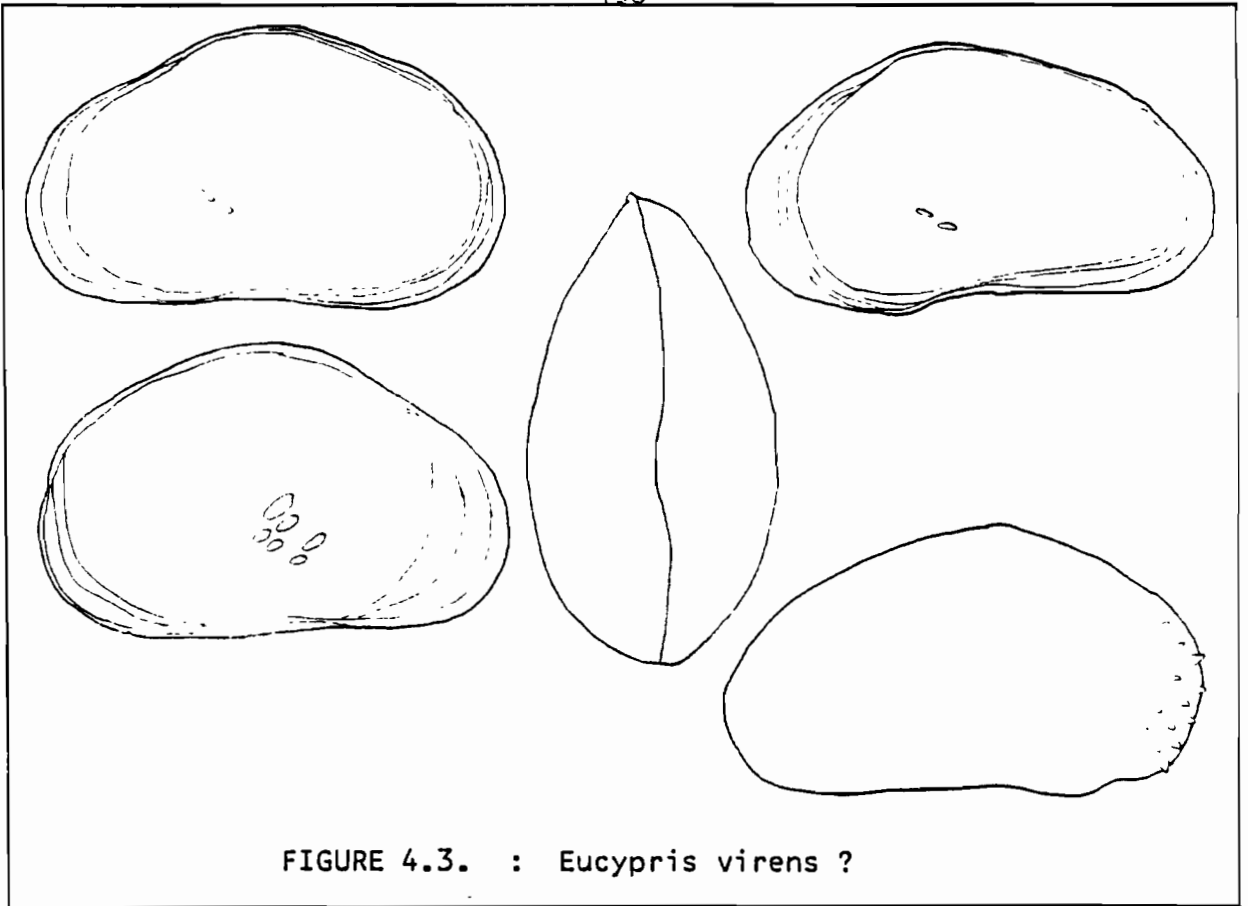
Surface latérale : couverte de manière clairsemée de soies fines et courtes lui conférant un aspect légèrement granuleux surtout à l'avant

Bord marginal antérieur : plus large que le postérieur, aplati

Remarque : notre espèce diffère de *Chlamydotheca riograndensis* KOTZIAN 1974 par une taille nettement plus petite 1,75 mm contre 2,54 mm.

- ECOLOGIE :

Le genre *Chlamydotheca* est caractéristique des régions néotropicales (HOFF, 1944). Les deux espèces du lac Titicaca vivent au milieu des plantes (Elodées, Myriophylles, ...) sur substrat fin dans des eaux souvent turbides (biozone 1). *C. riograndensis* a été rencontrée jusqu'à la limite des totoras ; *C. incisa* semble préférer les environnements très peu profonds (< 0,80 m) très proches du rivage.



Genre *Eucypris* VAVRA 1891  
Espèce-type *Eucypris virens* (JURINE, 1820)  
*Eucypris* sp.  
Planches 2, 3 et 4, Fig. 4.3 et 4.4

- DIAGNOSE :

Taille : grande

Forme en vue latérale : subrectangulaire

Forme en vue dorsale : ovoïde, légèrement aplatie à l'avant

Degré de calcification : bon

Bord antérieur : arrondi

Bord postérieur : plus pointu

Bord dorsal : nettement arqué, plus grande hauteur décalée vers l'avant

Bord ventral : sinueux, convexe juste derrière la partie concave de l'avant

Dimorphisme sexuel : non reconnu

Dimensions : L = 1,25 - 2,1

H = 0,78 - 1,2

H/L = 0,565 - 0,575

e = 0,75 - 1,3

Chevauchement : la valve droite recouvre légèrement la gauche

Surface latérale : se caractérise par la présence de protubérances en forme de verrues près du bord marginal antérieur.

- ÉCOLOGIE, REMARQUES : *Eucypris* est un genre cosmopolite, décrit en Australie (en Nouvelle-Zélande, en Afrique du Nord, en Europe, en U.R.S.S.) (De DECKKER, 1981a). De même que *Cypridopsis*, les *Eucypris* sont des formes qui présentent de fortes variations dans la morphologie de leurs carapaces d'un lieu de prélèvement à un autre (Pl. II et III).  
Toutes ces formes ne pourraient être que des variants écologiques d'une seule et même espèce *Eucypris virens* (MULLER, 1900 ; De DECKKER, 1981a) forme euryhaline (De DECKKER, 1983a).

Genre *Cypridopsis* BRADY 1867  
Espèce-type *Cypris (Cypridopsis) vidua* O.F. MUELLER, 1875  
*Cypridopsis* sp.  
Planches 5 et 6, Fig. 4.6

- DIAGNOSE :

Taille : moyenne

Forme en vue latérale : ovale, quelque peu triangulaire

Forme en vue dorsale : ovale à ovoïde

Degré de calcification : variable

Bord antérieur : largement arrondi

Bord postérieur : un peu plus étroit, légèrement obtus

Bord dorsal : fortement arqué, presque angulaire au milieu  
(plus grande hauteur)

Bord ventral : sinueux

Dimorphisme sexuel : ?

Dimensions : L = 0,90 - 0,95

H = 0,38 - 0,42

H/L = 0,63 - 0,64

e = 0,45 - 0,50

Chevauchement : valve droite recouvrant la gauche légèrement

Surface latérale : ponctuée à pseudo-réticulée

Bords marginaux antérieur et postérieur : sensiblement identiques

- Remarque : Les *Cypridopsis* sont des espèces très plastiques morphologiquement (KAESLER, 1975) ; ce qui pose le problème de détermination spécifique.

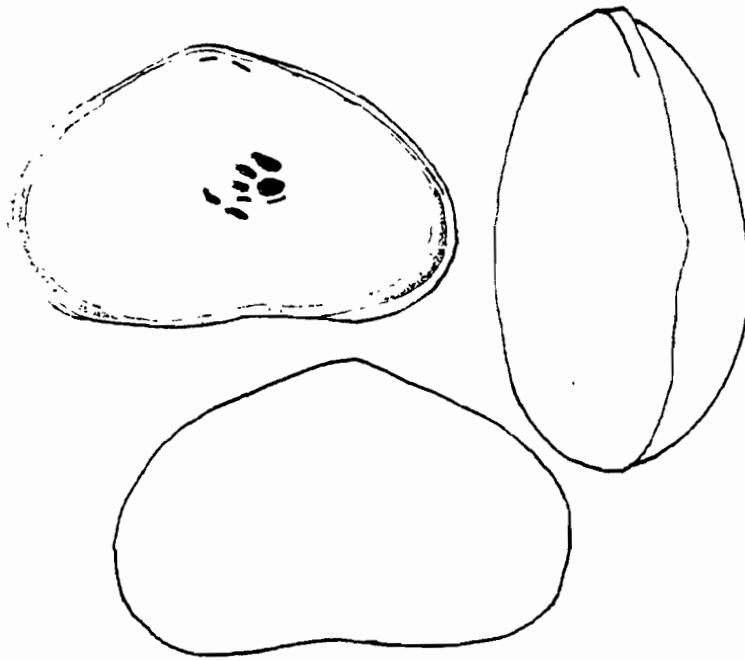
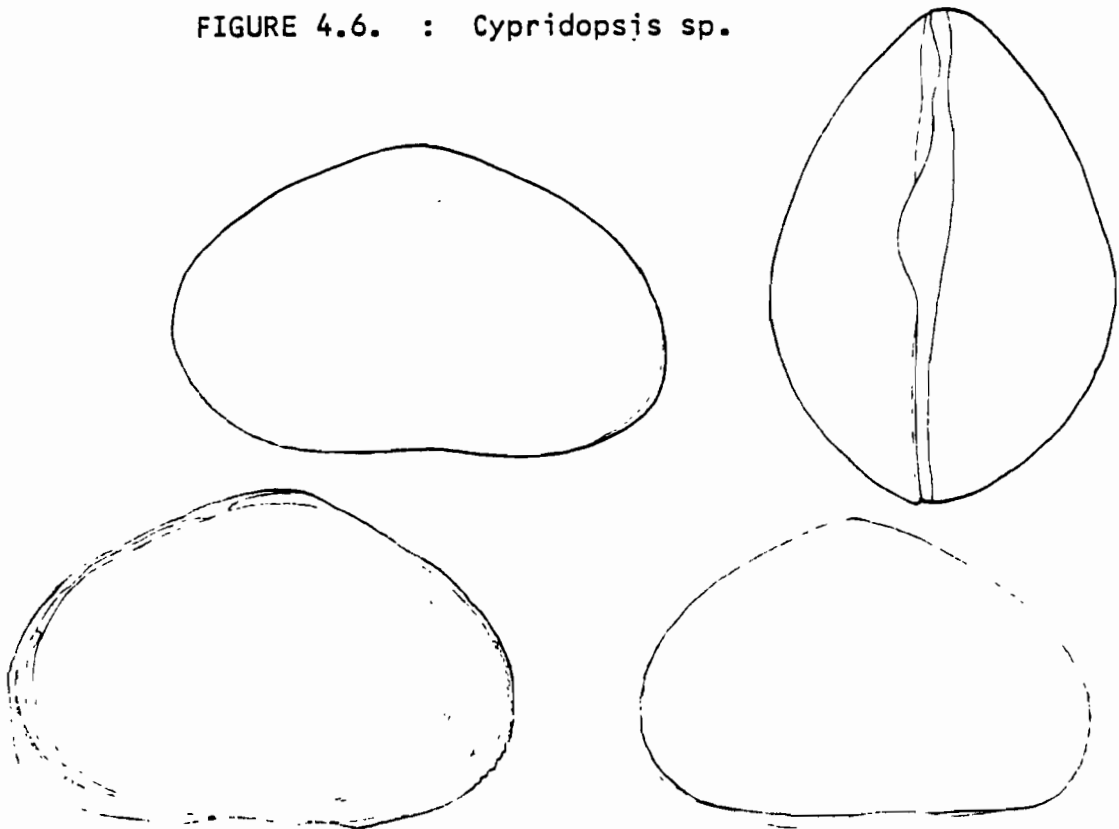


FIGURE 4.5. : *Cypridopsis* aff. *huaronensis*

FIGURE 4.6. : *Cypridopsis* sp.



Espèce : *Cypridopsis aff. Huaronensis*

DELACHAUX 1924

Planche 6, photos 8 à 10, Fig. 4.5

- DIAGNOSE :

Taille : petite

Forme en vue latérale : réniforme, rappelle presque la forme d'un coeur.

Forme en vue dorsale : ovale

Degré de calcification : très faible

Coloration de la carapace : jaune-brun variable

Bords antérieur et postérieur : fortement arrondis, légèrement pointu  
à l'avant

Bord dorsal : triangulaire (angle de 120°)

Bord ventral : concave

Dimorphisme sexuel : ?

Dimensions : L = 0,36 - 0,42

H = 0,23 - 0,26

H/L = 0,63 - 0,64

e = 0,22 - 0,24

Chevauchement : les deux valves s'emboîtent fortement, la gauche recouvrant la droite.

Surface latérale : lisse, exceptés les nombreux petits canaux de pores.

- Remarque : la forme du lac Titicaca diffère de celle du lac Huaron (Pérou, DELACHAUX, 1924) par une taille légèrement inférieure et par un contour quelque peu triangulaire.

Genre : *Potamocypris* BRADY 1868  
Espèce-type *Bairdia (Potamocypris) fulva* BRADY 1868  
*Potamocypris* sp. A  
(*zschokkei* KAUFFMANN 1900)  
Planche 7, photos 1 à 5 ; Fig. 4.7

- DIAGNOSE :

Taille : petite à moyenne

Forme en vue latérale : allongée

Forme en vue dorsale : ovale aplati

Degré de calcification : bon

Bords antérieur et postérieur : arrondis

Bord dorsal : fortement convexe

Bord ventral : concave

Dimorphisme sexuel : ?

Dimensions : L = 0,61 - 0,63

H = 0,38 - 0,40

H/L = 0,63 - 0,64

e = 0,32 - 0,34

Chevauchement : important, la valve droite recouvre la gauche ; c'est une des caractéristiques du genre.

Surface latérale : elle présente une multitude de petits trous, avec en parties antérieure, postérieure et ventrale, l'apparition d'un réticule.

- Remarque : Cette espèce de par sa forme et sa surface latérale, rappelle *P. zschokkei* (KAUFFMANN, 1900). Cette dernière montre une variabilité très marquée de sa carapace en vue latérale. Plusieurs "variétés" ont été distinguées (MEISCH, 1984). Notre forme se rapproche de celle appelée "E" (for elongate) ; la suivante pourrait n'être en réalité que la forme dite "C" (for compacte) Toujours est-il que *P. zschokkei* est une espèce sténotherme froide ; l'optimum de température se situe probablement autour de 9°C pour la forme parthénogénétique (MEISCH, 1984). Elle montre une préférence pour les eaux peu profondes (sources en particulier). *Zschokke* (1900) la signale dans les régions de haute montagne (Alpes, au-dessus de 2 000 mètres) ; elle a également été récoltée dans les Pyrénées (MARGALEF, 1947 et 1953).

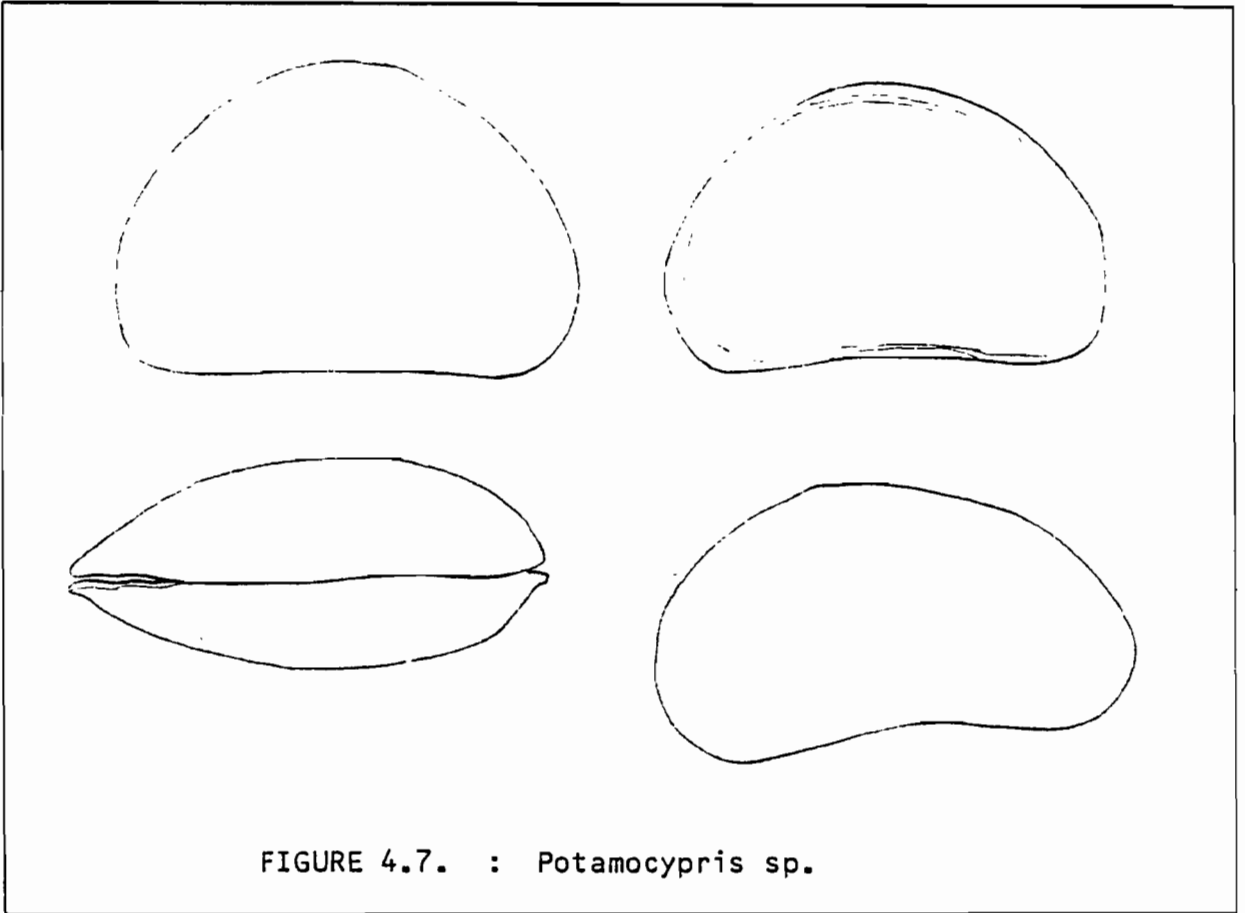


FIGURE 4.7. : Potamocypris sp.

Espèce *Potamocypris* sp. C (*zschokkei*, KAUFFMANN, 1900)

Elle diffère fortement de la précédente par sa forme compacte (demi-circulaire) mais possède les caractères distinctifs du genre *Potamocypris*.

- Remarque : le genre *Cypridopsella* KAUFFMANN 1900 a été mis en synonymie avec *Potamocypris*. SARS (1902) décrit 2 espèces de *Cypridopsella* (*hispida* et *nana*) d'Amérique du Sud. Il semble que ces espèces ne puissent être apparentées aux nôtres.

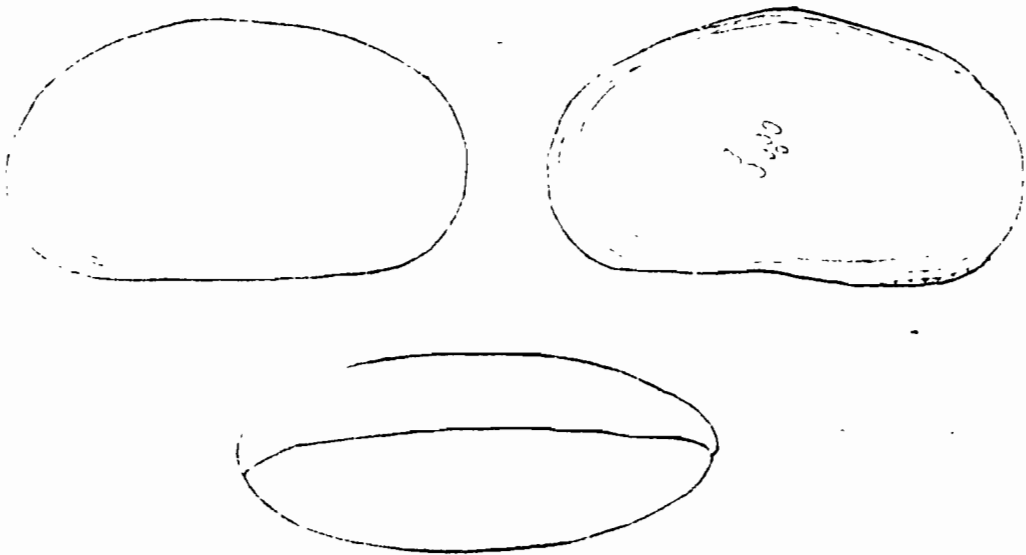


FIGURE 4.8. : Cyprinotus sp.

Genre *Cyprinotus* BRADY 1885  
Espèce-type *Cyprinotus cingalensis* BRADY 1886  
*Cyprinotus* sp.  
Planche 8, Fig. 4.8

- DIAGNOSE :

Taille : grande

Forme en vue latérale : subrectangulaire

Forme en vue dorsale : ovale comprimée

Degré de calcification : moyen à faible

Bords antérieur et postérieur : arrondis

Bord dorsal : quasi-rectiligne, très légèrement convexe

Bord ventral : rectiligne

Dimorphisme sexuel : non reconnu

Dimensions : L = 0,8 - 1

H = 0,46 - 0,57

H/L = 0,56 - 0,58

e = 0,3 - 0,38

Chevauchement : valve gauche plus grande que la droite, la dépassant à l'avant et sur le bord dorsal.

Surface latérale : généralement lisse , parfois légèrement rugueuse à l'avant

Bords marginaux antérieur et postérieur : larges et nettement arrondis.

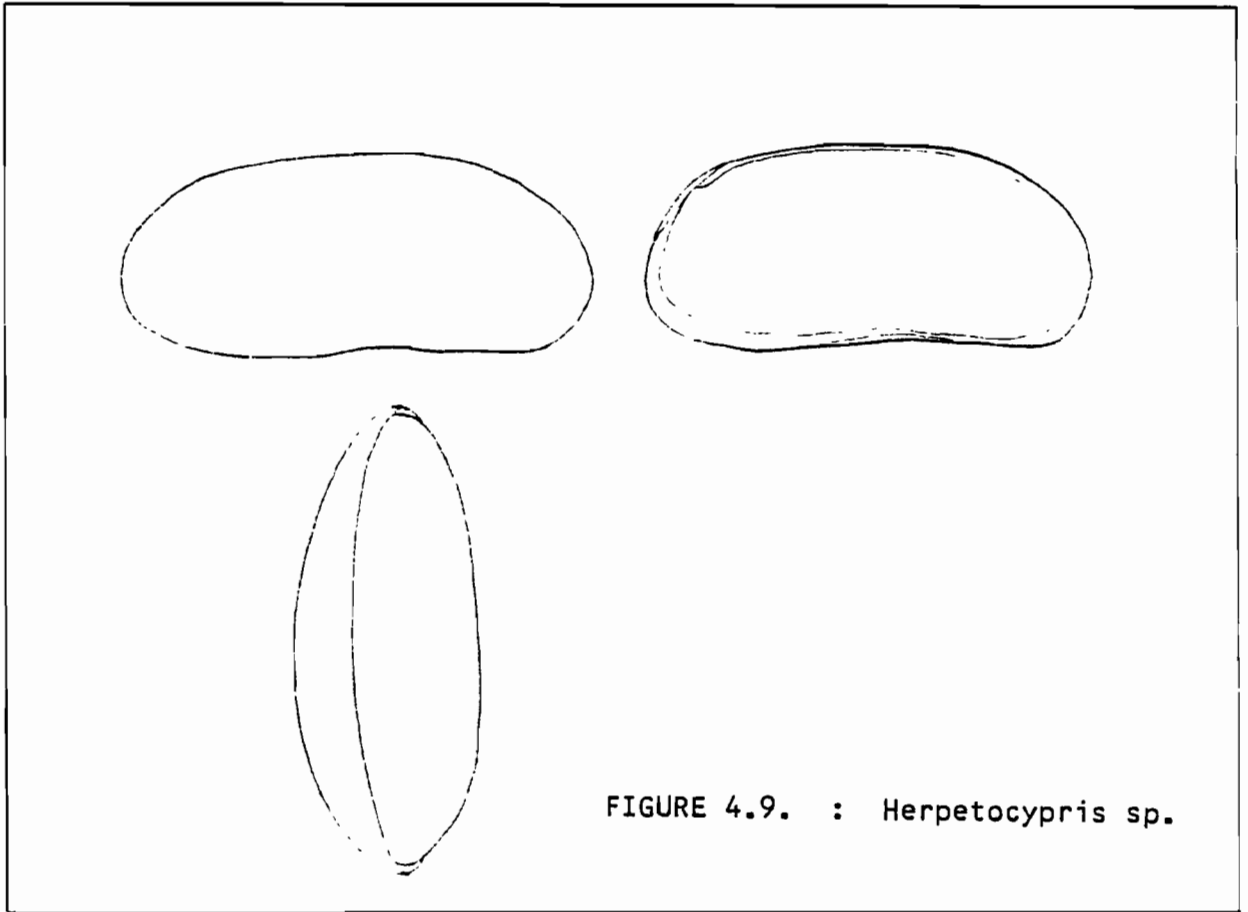


FIGURE 4.9. : *Herpetocypris* sp.

Genre *Herpetocypris* BRADY et NORMAN 1889  
Espèce-type *Cypris reptans* BAIRD 1835  
*Herpetocypris* sp.  
Planche I, photos 7 à 9, Fig. 4.9

- DIAGNOSE :

Taille : très grande

Forme en vue latérale : ovale étirée, très légèrement réniforme

Forme en vue dorsale : ovale

Degré de calcification : faible

Bords antérieur et postérieur : arrondis

Bord dorsal : droit

Bord ventral : très légèrement sinueux et concave

Dimorphisme sexuel : ?

Dimensions : L = 1,85 - 2,25 mm

H = 0,80 - 0,92 mm

H/L = 0,425 - 0,43

e = 0,73 - 0,76 mm

Chevauchement : la valve gauche, nettement plus grande que la droite  
l'enveloppe à l'avant et à l'arrière

Surface latérale : lisse

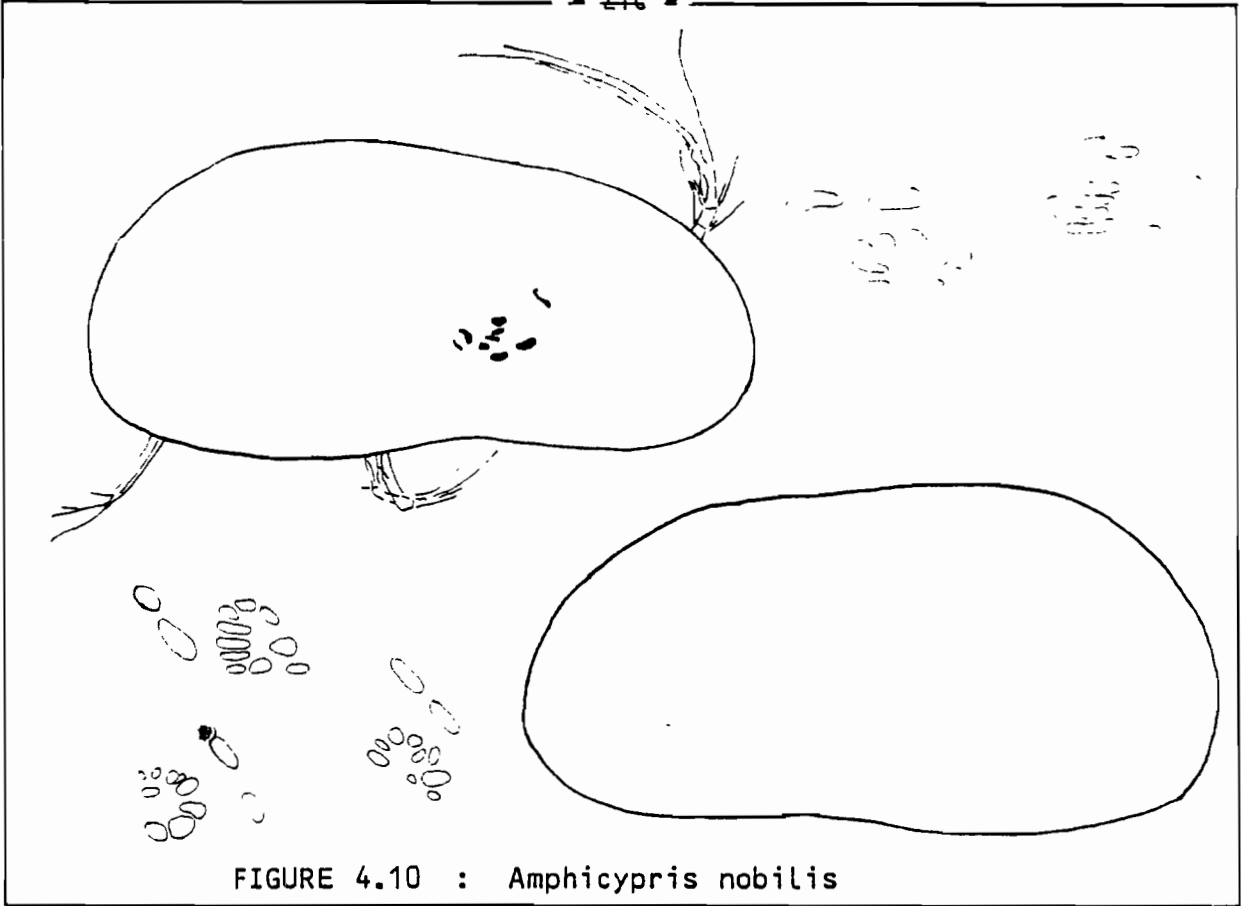


FIGURE 4.10 : Amphicypris nobilis

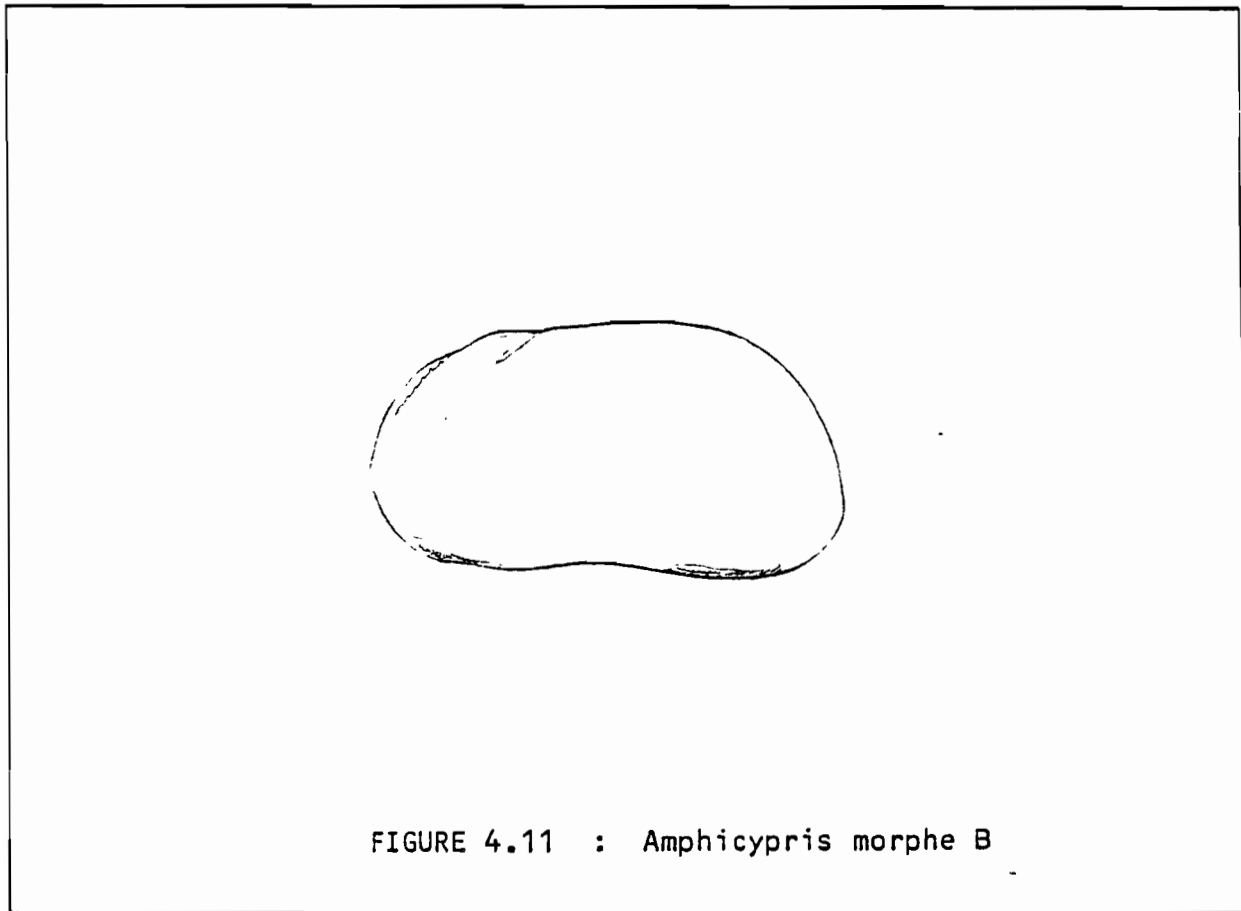


FIGURE 4.11 : Amphicypris morphe B

Genre *Amphicypris* SARS, 1902  
Espèce-type *Amphicypris nobilis* SARS, 1902  
*Amphicypris nobilis* SARS, 1902  
Planche 9, Fig. 4.10 et 4.11

- DIAGNOSE :

Taille : très grande

Forme en vue latérale : subellipticale

Forme en vue dorsale : valves compressées, plus grande convexité au milieu

Degré de calcification : variable

Bords antérieur et postérieur : arrondis vers le bas

Bord dorsal : rectiligne

Bord ventral : très légèrement concave dans la partie médio-antérieure

Dimorphisme sexuel :

- chez la femelle, plus grande hauteur en position postéro-médiane,
- chez le mâle, plus grande hauteur au milieu de la carapace

Dimensions : L = 1,90 - 2,30

H = 0,70 - 0,90

H/L = 0,47 - 0,51

e = 0,60 - 0,70

Chevauchement : la valve gauche, légèrement plus grande que la droite, la recouvre dorsalement

Surface latérale : lisse, exceptés les tous petits canaux de pores ; sur certains individus, des traces de dissolution sont nettement visibles

Bord marginal antérieur : arrondi, légèrement étendu vers le bas

Bord marginal postérieur : caractéristiques identiques ; quelque peu plus large chez les femelles

Charnière : simple rainure sur la valve gauche

*Amphicypris* morphe A :

De par la forme générale de sa carapace et les impressions des empreintes musculaires caractéristiques du genre, l'espèce prélevée dans les lagunes aux eaux oligohalines et dans le lac Uru-Uru se rapproche de *A. nobilis*. Elle s'en distingue toutefois, outre une taille supérieure par des bords ventral et dorsal quelque peu plus sinueux et par trois légères dépressions : 2 sur le bord marginal antérieur en bas et en haut, la troisième sur le bord ventral vers l'arrière. Ces dépressions sont soulignées par une rangée de toutes petites protubérances.

*Amphicypris* morphe B :

Cette forme est très proche de *A. sp. A* mais d'encore plus grande taille, et chez qui les caractères distinctifs entre *A. nobilis* et *A. sp. A* sont beaucoup plus marqués : sinuosité des bords, dépressions. De plus, sa surface latérale est grumeleuse surtout en position marginale antérieure.

Dimensions : L = 3,50 - 4 mm  
H = 1,90 - 2,1 mm

SOUS-FAMILLE CANDONINAE

Genre *Candonopsis* VAVRA 1891

Espèce-type *Candona kingsleü* BRADY et ROBERSON 1870

*Candonopsis* sp. A

Planche 11, photos 1 à 6, Fig. 4.12

- DIAGNOSE :

Taille : moyenne (variable)

Forme en vue latérale : réniforme déformée dans le tiers postérieur

Forme en vue dorsale : ovale

Degré de calcification : très faible à bon

Bord antérieur : arrondi, plus pointu que le postérieur

Bord dorsal : droit au milieu chez le mâle puis régulièrement courbe ;  
chez la femelle nettement convexe dans le tiers postérieur

Bord ventral : sineux, nettement concave dans le 1/3 antérieur

Dimorphisme sexuel : les femelles ont un bord dorsal fortement arqué,  
sinueux

Dimensions : L = 0,60 - 0,76

H = 0,33 - 0,38

H/L = 0,48 - 0,51

e = 0,45 - 0,50

Chevauchement : valves sensiblement identiques

Surface latérale : lisse, pouvant être transparente

Bord marginal antérieur : régulièrement arrondi, la zone marginale  
est très développée

Bord marginal postérieur : moins arrondi, presque anguleux

Empreintes musculaires : en rosette, très caractéristique

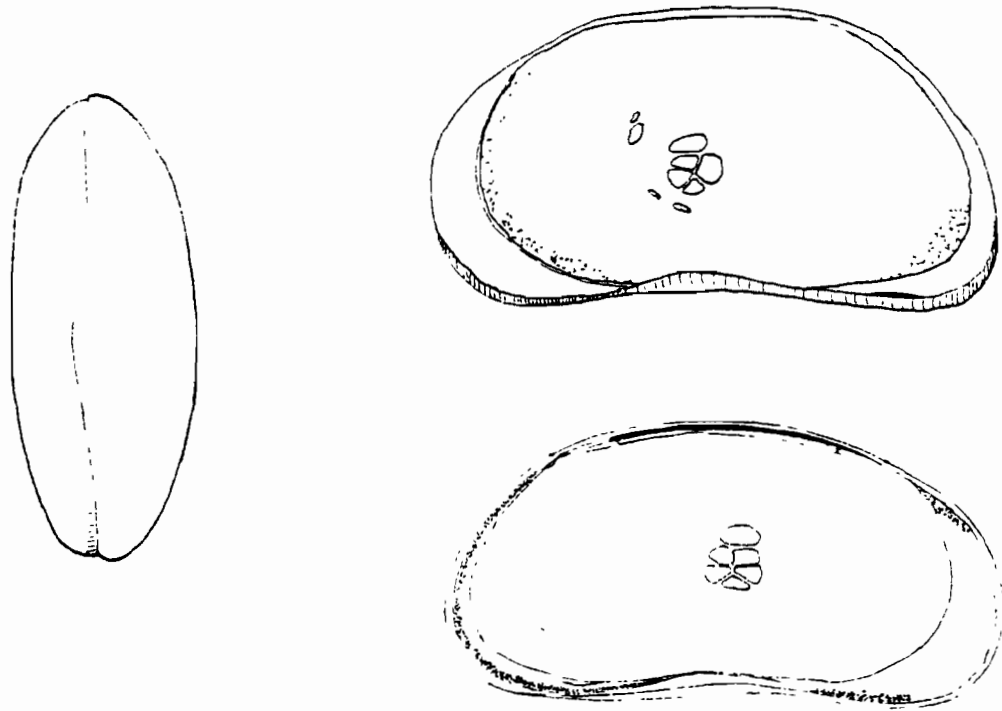
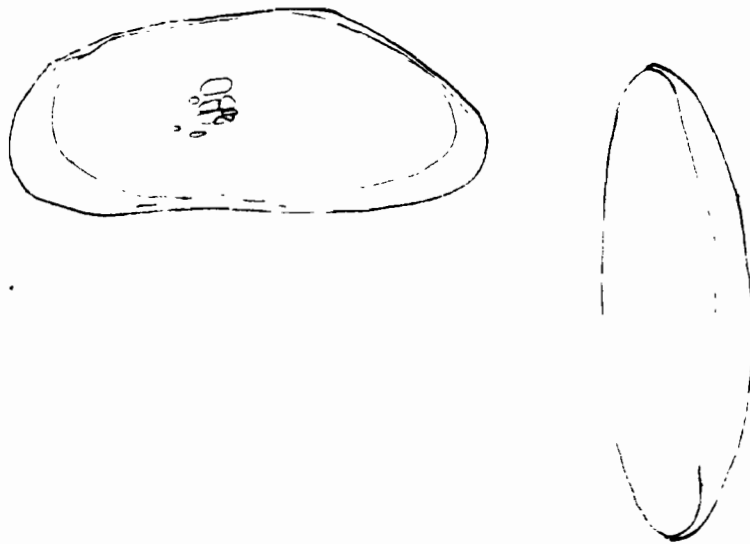


FIGURE 4.12 : *Candonopsis* sp. A

FIGURE 4.13 : *Candonopsis* sp. B



*Candonopsis* sp. B  
Planche 11, photos 7 à 10 ; Fig. 4.13

- DIAGNOSE :

Se différencie aisément de *C. sp. A* par :

sa forme en vue latérale : très étirée, rectangle tronqué à l'arrière

sa forme en vue dorsale : ovale très comprimée, ses bords dorsal et ventral : presque droits.

Ses dimensions, en particulier le rapport H/L :

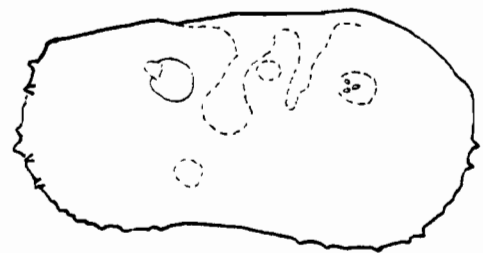
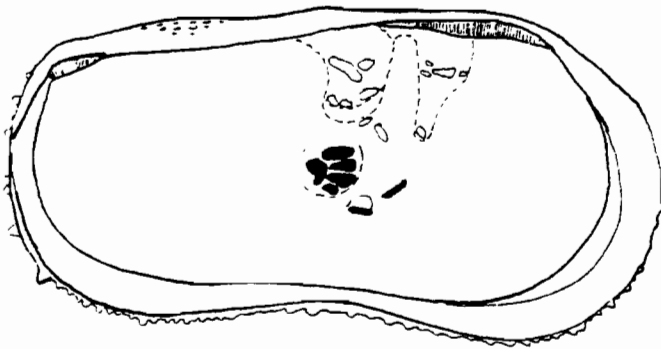
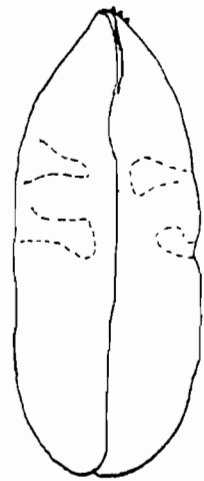
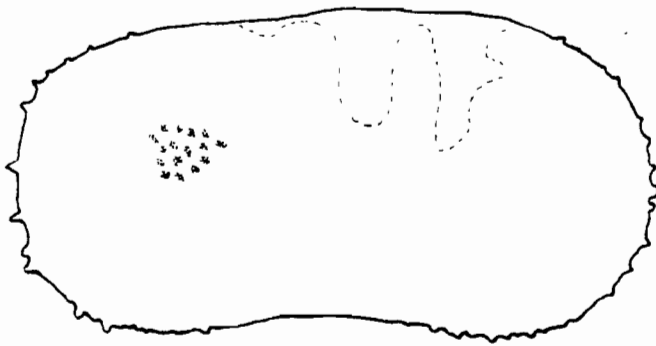
$$L = 0,63 - 0,65$$

$$H = 0,27 - 0,28$$

$$e = 0,20 - 0,205$$

$$H/L = 0,43 - 0,44$$

FIGURE 4.14 : *Ilyocypris* sp. f. simple



et f. nodée

Sous-famille ILYOCYPRIDINAE KAUFMANN, 1900

Genre *Ilyocypris* BRADY et NORMANN, 1889

Espèce-type *Cypris gibba* RAMDOHR, 1808

*Ilyocypris* sp.

Planche 12 ; Fig. 4.14

- DIAGNOSE :

Taille : moyenne à grande

Forme en vue latérale : quasi-rectangulaire avec des angles tronqués

Forme en vue dorsale : subelliptique à rectangulaire

Degré de calcification : en général bon

Bord antérieur : plus fortement arrondi que le bord postérieur

Bord dorsal : droit

Bord ventral : profondément incurvé vers l'intérieur en son milieu

Dimorphisme sexuel : les mâles, identiques d'aspect aux femelles, sont un peu plus petits

Dimensions : L = 0,800 - 0,880 (♀) - 0,750 - 0,820 (♂)

H = 0,420 - 0,450 (♀) - 0,410 - 0,430 (♂)

e = 0,200 - 0,230

H/L = 0,51 - 0,52

Chevauchement : valve gauche plus grande que la droite

Surface latérale : bien réticulée ; deux dépressions perpendiculaires au bord dorsal derrière l'oeil ; petites épines à l'avant et à l'arrière ainsi que sur le bord ventral.

- Remarques : sur certains individus (rencontrés dans 3 niveaux de la carotte S<sub>4</sub>), apparaissent à la surface des valves 2 nodos bien individualisés et 2 autres en formation.

Sur certains individus, sur le bord marginal en position postéro-ventrale apparaît une sorte de striation formée de 5 éléments. Ce phénomène a déjà été remarqué (VAN HARTEN, 1979).

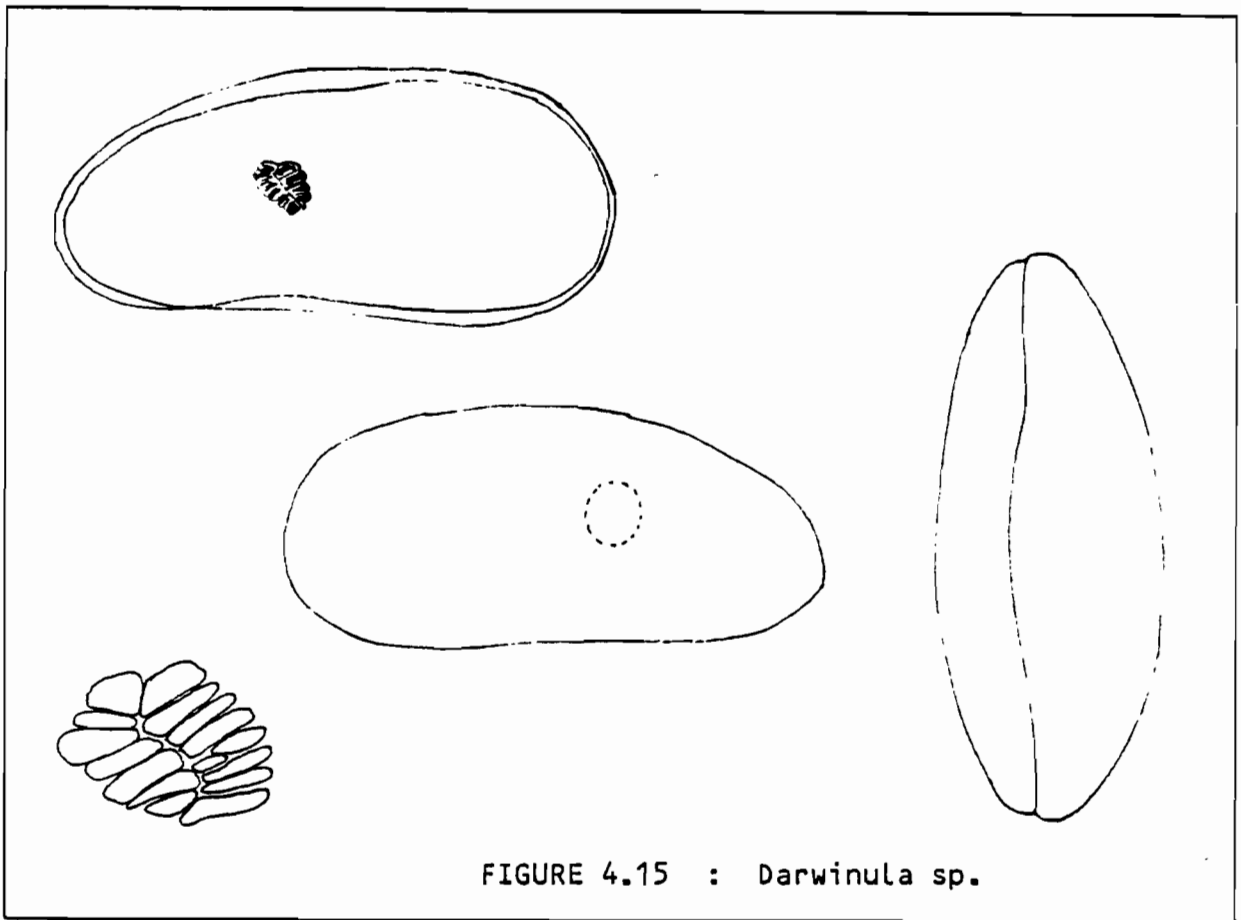


FIGURE 4.15 : Darwinula sp.

FAMILLE DARWINULIDAE BRADY ET NORMANN, 1889

Genre *Darwinula* BRADY et NORMANN, 1889

Espèce-type *Polycheles stevensoni* BRADY et ROBERTSON

*Darwinula* sp.

1870

Planche 13 ; Fig. 4.15

- DIAGNOSE :

Taille : moyenne à grande

Forme en vue latérale : oblongue allongée

Forme en vue dorsale : ovale, étirée chez le mâle

Degré de calcification : faible en général

Bords antérieur et postérieur : arrondis

Bords dorsal et ventral : très légèrement convexe et concave respectivement, presque rectilignes

Dimorphisme sexuel : les femelles sont beaucoup plus volumineuses (cavité incubatrice)

Dimensions : L = 0,70 - 0,86

H = 0,35 - 0,40

H/L = 0,44 - 0,48

e = 0,28 - 0,32

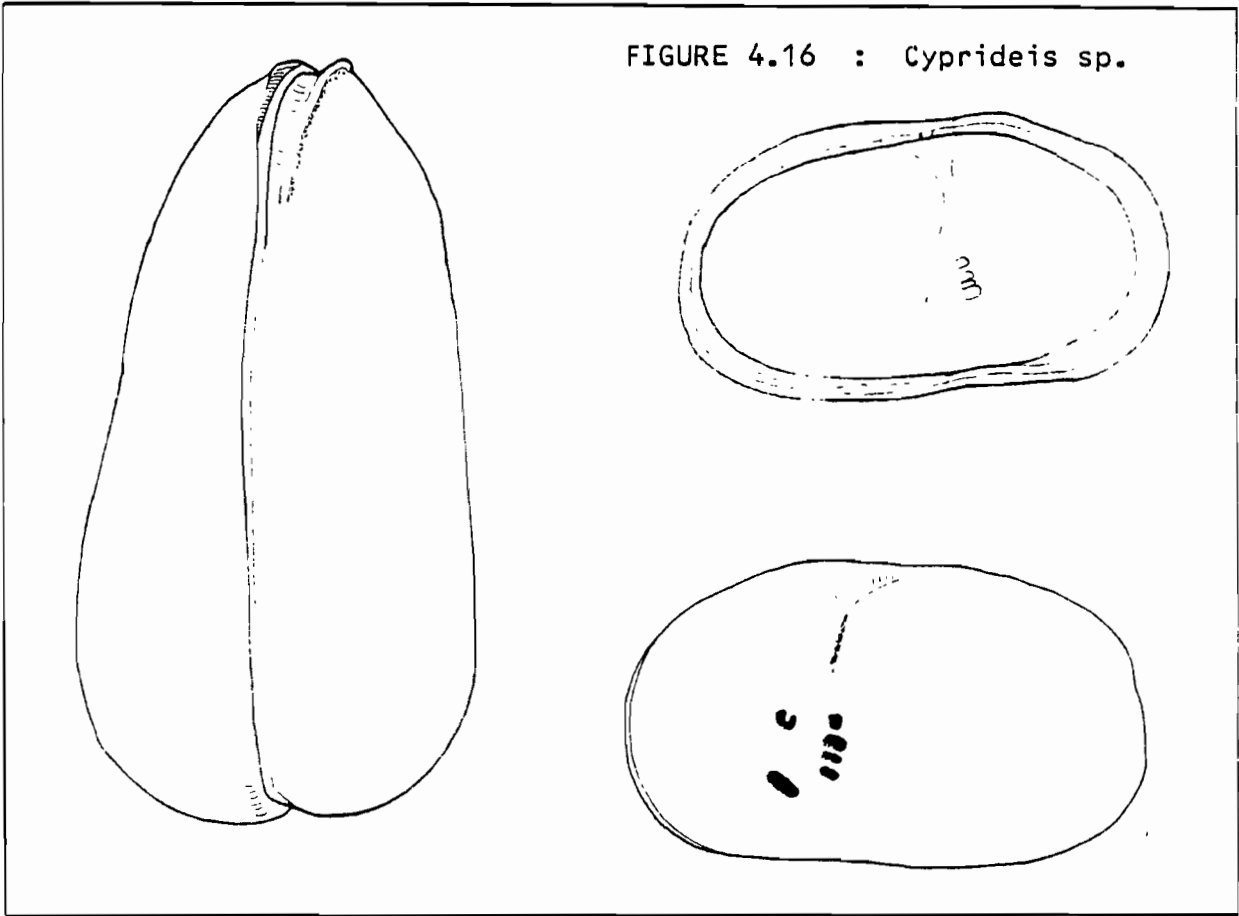
Chevauchement : la valve droite recouvre les bords de la gauche

Surface latérale : lisse, pouvant être transparente, avec les impressions des empreintes musculaires nettement visibles ; sur certains spécimens se développe 1 (ou 2) petite épine sur le bord postérieur

Bord marginal postérieur : plus arrondi que l'antérieur

- Remarque : le genre *Darwinula* comprend en général des espèces actuelles de dimensions moyenne à petite. Les formes d'Amérique du Sud ( $0,45 < L < 0,57$  mm) sont plus petites que l'espèce qui vit dans le lac Titicaca. Elles s'endistinguent par un nombre d'empreintes musculaires centrales plus petit... : de 6 à 12 (PINTO et KOTZIAN, 1961). Chez notre espèce leur nombre varie de 13 à 17.

Notre espèce pourrait se rapprocher de *D. incae* DELACHAUX, 1924. Cet auteur, qui a récolté ses spécimens dans le lac Huaron (Pérou) ne donne malheureusement pas de description des empreintes. De plus, chez cette dernière, la valve gauche est plus grande que la droite.



Famille CYTHERIDAE  
Sous-famille CYTHERIDEINAE  
Genre *Cyprideis* JONES, 1856  
Espèce-type *Candona (Cyprideis) torosa* JONES 1850  
*Cyprideis* sp.  
Planche 14 ; Fig. 4.16

- DIAGNOSE :

Taille : grande

Forme en vue latérale : ovale chez la femelle,  
ovale étirée, chez le mâle

Forme en vue dorsale : oblongue à presque triangulaire, plus renflée  
chez la femelle

Degré de calcification : bon

Bord antérieur : arrondi

Bord postérieur : arrondi, légèrement pointu chez le mâle

Bords dorsal et ventral : subparallèle, quasi-rectilignes

Dimorphisme sexuel : forme générale, rapport H/L

Dimensions : L = 1,00 - 1,10

H = 0,51 - 0,62

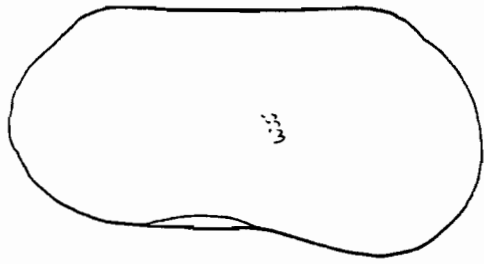
e = 0,525 - 0,535

H/L = 0,57 (♀) ; 0,52 - 0,53 (♂)

Chevauchement : valves subégales fortement encastrées l'une dans  
l'autre

Surface latérale : nombreuses punctuations allant jusqu'à une réticu-  
lation, nombreux canaux de pores, présence d'un  
sulcus typique du genre

FIGURE 4.17



Limnocythere morphe A (f. standard)

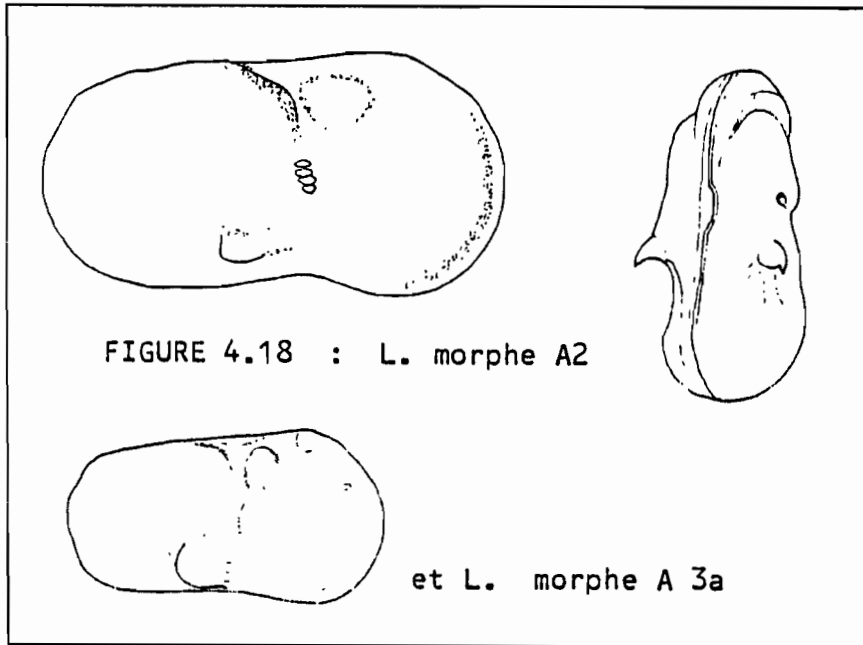


FIGURE 4.18 : L. morphe A2

et L. morphe A 3a

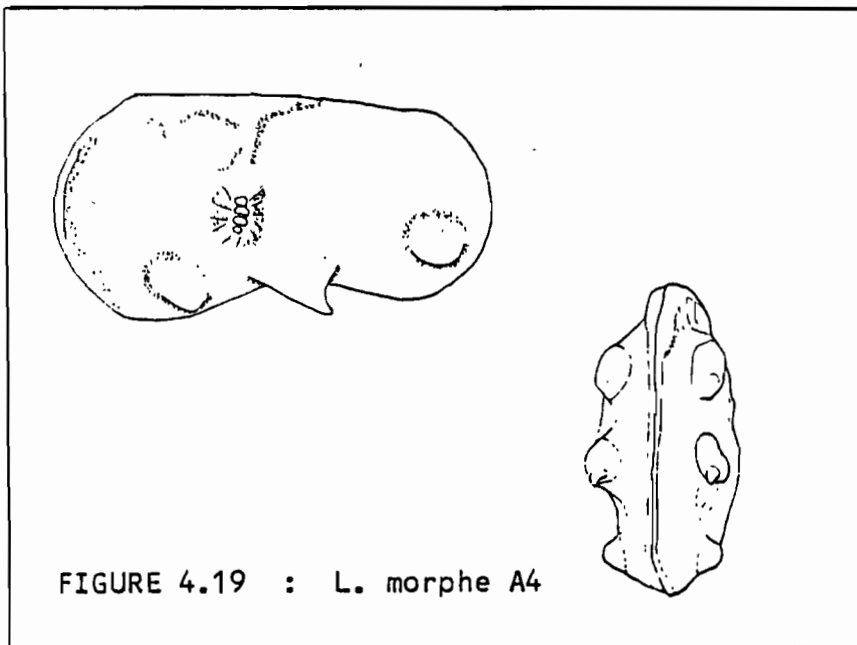


FIGURE 4.19 : L. morphe A4

Sous-famille LIMNOCYThERINAE KLIE, 1938

Genre *Limnocythere* BRADY 1867

Espèce-type *Limnocythere inopinata* (BAIRD 1843)

Les *Limnocythere* sont des espèces ayant une très forte flexibilité morphologique. Aux côtés de ces derniers, deux autres genres ont été décrits en Amérique du Sud :

- *Neolimnocythere* (DELACHAUX, 1928)

- *Pampacythere* (WHATLEY et CHOLICH, 1974)

Le genre *Pampacythere* diffère des autres genres par : (WHATLEY et CHOLICH, 1974)

- un nombre élevé de canaux de pores normaux (simples et criblés) très larges,

- un élément de charnière postéro-médian en lobe sur la valve gauche.

Les espèces créées par WHATLEY et CHOLICH, sont très proches de celle décrite par LERNER-SEGEEV (1971) et de *L. sp. Z* de par : le nombre de canaux, la charnière et le dimorphisme sexuel. La grande variabilité phénotypique des *Limnocythere* est vraisemblablement une des raisons pour lesquelles des espèces voire des genres sont créés de manière "abusive". La description des formes de *Limnocythere* donnée ici tient compte de cette réalité biologique. De nombreux "types" sont classés ici en tant que morphes et non élevés au rang d'espèces même si telle forme s'écarte plus de la forme "standard" que de telle autre morphe d'une autre espèce (voir par exemple les morphes A<sub>4</sub> et B<sub>4</sub>).

*Limnocythere sp. A 1* (forme standard)

Planches 14 et 15 ; Fig. 4.17

- DIAGNOSE :

Taille : (moyenne) à grande

Forme en vue latérale : subrectangulaire à très légèrement réniforme

Forme en vue dorsale : ovale

Degré de calcification : variable, en général faible  
Bords antérieur et postérieur : fortement arrondis, à fort relief  
Bord dorsal : rectiligne  
Bord ventral : très légèrement concave vers le tiers antérieur  
Dimorphisme sexuel : les mâles ont une forme rectangulaire en vue latérale plus allongée

Dimensions : L = 0,80 - 1,050  
H = 0,40 - 0,53                      H/L = 0,50 - 0,53  
e = 0,45 - 0,48

Chevauchement : les deux valves sont identiques

Surface latérale : en général finement réticulée ; il existe un sulcus au niveau des empreintes, du dessus vers l'avant ; sulcus oculaire bien visible

Bord marginal antérieur : plus large et plus arrondi que le bord marginal postérieur

*Limnocythere* morphe A 2 (Fig. 4.18)

Morphologiquement, elle est en tous points comparables à *L. sp. A*. Elle en diffère (de la précédente) par la présence d'une "épine" de taille très variable (en partant d'une simple déformation du réticule), toujours située au niveau de l'expansion latéro-ventrale. Ces spécimens sont en général plus agradés et mieux réticulés que les *L. sp. A 1*.

*Limnocythere* morphe A 3 (Fig. 4.18)

Toujours globalement identique à *L. sp. A*, cette morphe (*L. sp. A 3a*) en diffère par la présence sur les murs du réticule du test d'une multitude de minuscules protubérances dites microcônes. L'expansion latéro-ventrale est en règle générale plus prononcée.

Dans les sédiments fossiles (carottes TJ et TH) on rencontre une forme très proche (*L. sp. A 3b*) de cette dernière mais possédant des protubérances beaucoup plus développées (mésocônes). Tous les autres caractères morphologiques sont comparables à ceux de *L. sp. A* y compris le développement de l'expansion latéro-ventrale. Ses très nombreux "piquants" lui confèrent l'aspect d'un hérisson. Elle se rapprocherait de *Neolimnocythere erinacea*, DELACHAUX, 1924.

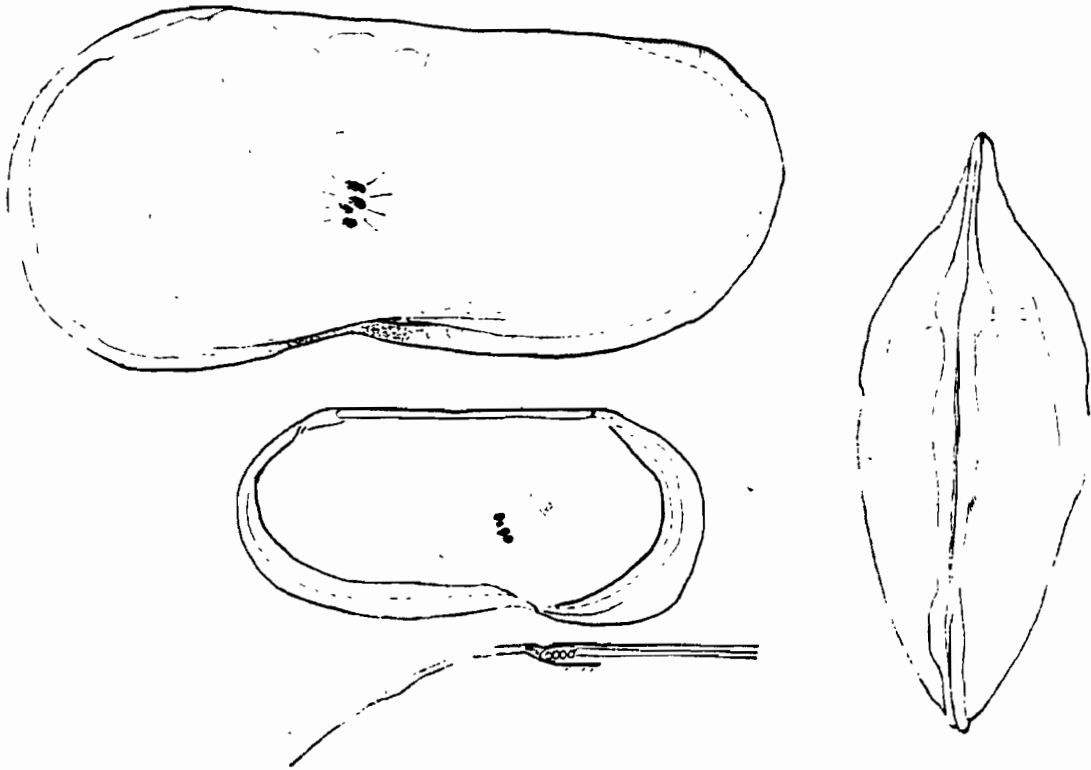


FIGURE 4.20 : *Limnocythere* morphe B1 (f. standard)

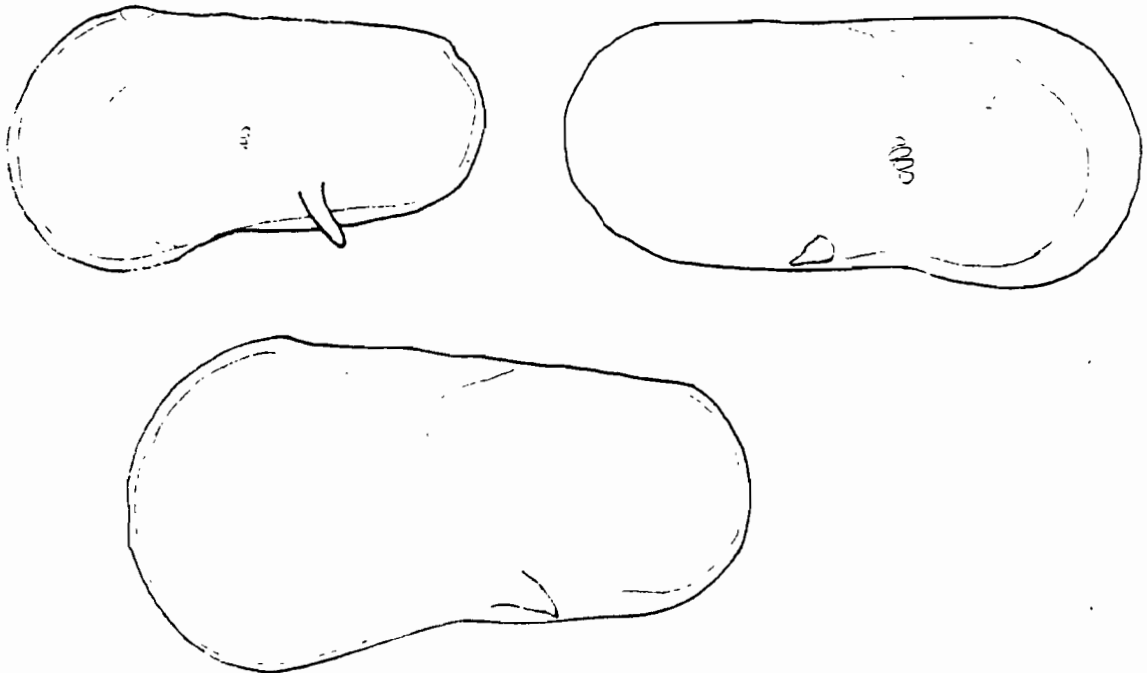


FIGURE 4.21 : *L.* morphe B2

*Limnocythere morphi* A 4 (Fig. 4.19)

Elle se distingue des autres formes du groupe A par la présence de 3 expansions calcaires en forme d'épines de rosiers ou de nodes suivant le stade de leurs développements. Les deux premières sont situées sur une ligne horizontale qui passerait par le premier tiers de la hauteur ; la troisième se trouve légèrement en-dessous de la moitié de la hauteur.

Cette morphe est très proche de *Neolimnocythere hexaceros*, DELACHAUX, 1924 n'en différant que par l'orientation de la troisième "épine".

*Limnocythere* sp. B 1 (Forme standard)  
Planches 16 à 20 (Fig. 4.20)

- DIAGNOSE :

Taille : grande (variable)

Forme en vue latérale : pseudo-rectangulaire, déformée (élargissement) à l'avant

Forme en vue dorsale : ovale déformée, étirée vers l'arrière, étranglée à l'avant prolongée par une zone plate formant une "sorte de bec"

Degré de calcification : variable, en général faible

Bord antérieur : arrondi décentré vers le bord ventral

Bord postérieur : arrondi, tronqué en position postéro-dorsale

Bord ventral : nettement concave au 1/3 antérieur

Bord dorsal : rectiligne

Dimorphisme sexuel : les mâles ont une allure plus étirée  
( $H/L \sigma < H/L \text{♀}$ )

Dimensions : L = 0,75 - 1,15

H = 0,40 - 0,60

H/L = 0,45 - 0,48

e = 0,38 - 0,42

Chevauchement : les deux valves sont identiques

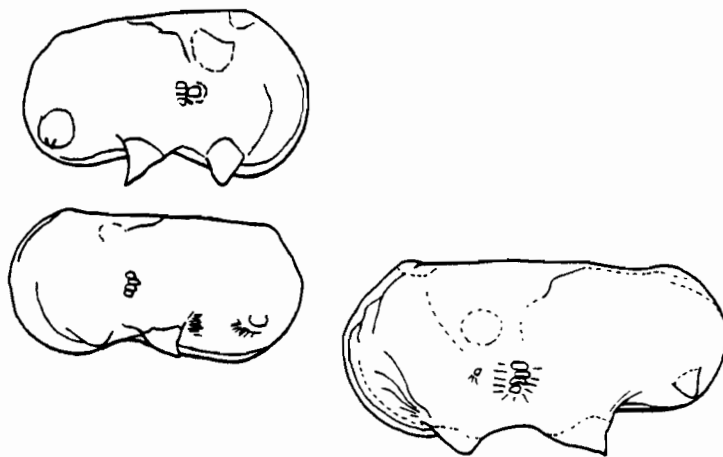


FIGURE 4.23 : L. morphe B 4a

FIGURE 4.24 : L. morphe B 4b

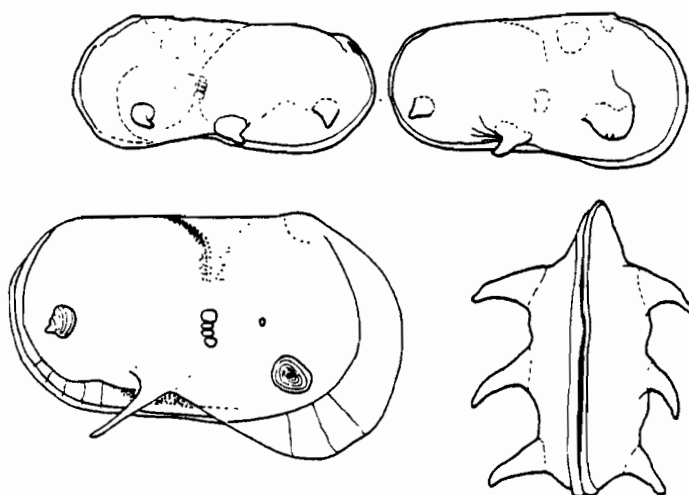
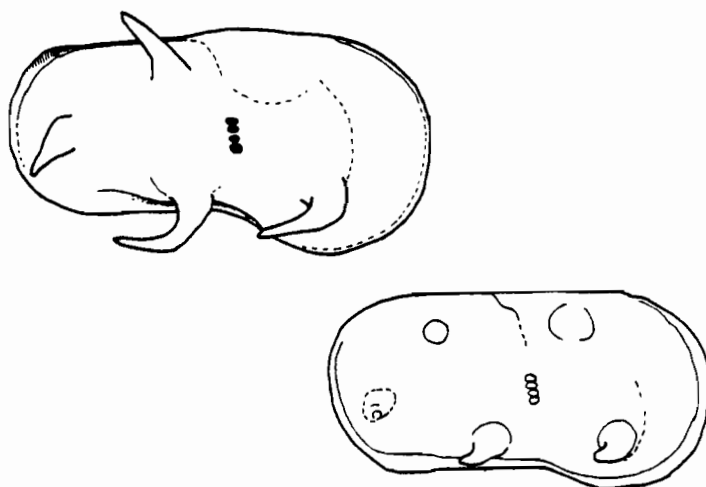


FIGURE 4.25 : L. morphe B 4c



Surface latérale : en général lisse, certains spécimens sont néanmoins bien réticulés ; possèdent comme les *L. sp. A* une dépression verticale au-dessus des empreintes musculaires centrales séparant une petite bosse lisse à l'avant de la partie postérieure renflée ; sulcus oculaire visible

Bord marginal antérieur : largement développé formant une sorte de "plage" quasi-plate ; moindre développement d'une telle structure sur le bord marginal postérieur et le long du bord ventral

N.B. Ce critère permet de différencier aisément les *L. sp. B* des *L. sp. A* il existe cependant des individus que l'on peut qualifier d'intermédiaires en ce sens qu'ils possèdent une légère extension de la zone marginale antérieure (*L. sp. B*) mais non plate, avec un relief assez fort (*L. sp. A*).

*Limnocythere* morphe B 2 (Fig. 4.21)

Elle diffère de la précédente par la présence d'une "épine" qui peut être de grande taille, au niveau de l'expansion latéro-ventrale.

*Limnocythere* morphe B 3a (Fig. 4.22)

Cette morphe se différencie des autres par : une taille petite, une expansion latéro-ventrale prononcée (formant presque une sorte de gros node) et enfin une multitude de microcônes à la surface de son test.

*Limnocythere* morphe B 3b

C'est le pendant dans ce groupe "B" des *L. sp. A* 3b fossiles. On les rencontre associés. Ce sont des individus de taille moyenne possédant de très nombreux piquants ou mésocônes.



FIGURE 4.22 : L. morphe B 3a

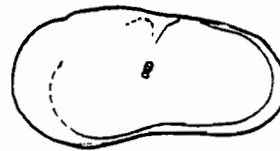
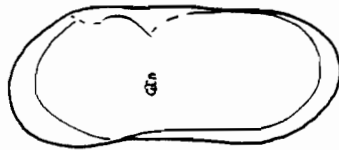
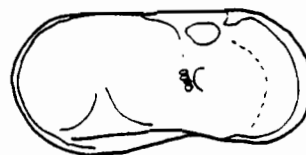


FIGURE 4.26 : L. morphe B6

FIGURE 4.27 : L. morphe B7



*Limnocythere morphe B 4a* (Fig. 4.23)

De même que dans le groupe "A" certains spécimens possèdent 3 expansions de forme identique.

*Limnocythere morphe B 4b* (Fig. 4.24)

Associées aux *L. sp. B 3b*, on note la présence de formes possédant 3 expansions mais ici de très grandes tailles constituant de véritables cornes.

*Limnocythere morphe B 4c* (Fig. 4.25)

Certaines développent même une quatrième "corne", dans les 2/3 de la longueur, en position grosso-modo au-dessus et derrière les empreintes musculaires centrales. Sur certaines morphes, seul le réticule est déformé à cet endroit.

*Limnocythere morphe B 5a*

Ces individus se différencient de *L. sp. B* par une taille nettement moindre et par un réticule bien développé. Ces formes sont uniquement fossiles

*Limnocythere morphe B 5b*

C'est la même que précédemment mais avec une petite épine au niveau de l'expansion latéro-ventrale ; toujours fossile.

*Limnocythere morphe B 6* (Fig. 4.26)

La taille permet de la dissocier de toutes les autres *L. sp. B* ; c'est une forme naine (♂ et ♀) entièrement lisse ; uniquement fossile. La longueur n'excède pas 0,6 mm, la hauteur 0,3 mm.

*Limnocythere sp. B 7 (ou Charaensis)* (Fig. 4.27)

Si elle possède tous les caractères généraux du groupe "B", elle se différencie pourtant très aisément de par :

- la taille (< 0,75 mm)
- la couleur de sa carapace : jaune-brunâtre

- l'extrême finesse de son test, la rendant quasi-transparente
- la présence d'un double réticule

Cette espèce ne semble, enfin, vivre uniquement que dans les végétaux du genre Chara, d'où son appellation.

Il est possible d'en faire une "espèce écologique".

*Limnocythere* sp. B 8

Dernière morphe du groupe "B" cette espèce n'a été récoltée que dans la lagune Kkotaña. Elle se rapproche beaucoup de *L. sp. B 7* mais en diffère par une meilleure calcification de la carapace et un réticule fin mais nettement visible.

*Limnocythere bradburyi* FORESTER 1985

Planche 21 ; Fig. 4.28

- DIAGNOSE :

Cette espèce se distingue des autres espèces de *Limnocythere* par la forme générale de sa carapace.

Taille : moyenne

Forme en vue latérale : rectangulaire

Forme en vue dorsale : ovale aplatie

Degré de calcification : très variable suivant le lieu de prélèvement

Bords antérieur et postérieur : fortement arrondis

Bord dorsal : droit à plus ou moins convexe

Bord ventral : légèrement concave

Dimorphisme sexuel : la carapace des mâles diffère de celle des femelles en vue latérale par un bord postérieur plus largement arrondi et un bord ventral plus concave et sinueux, les femelles ont une allure générale plus trapue

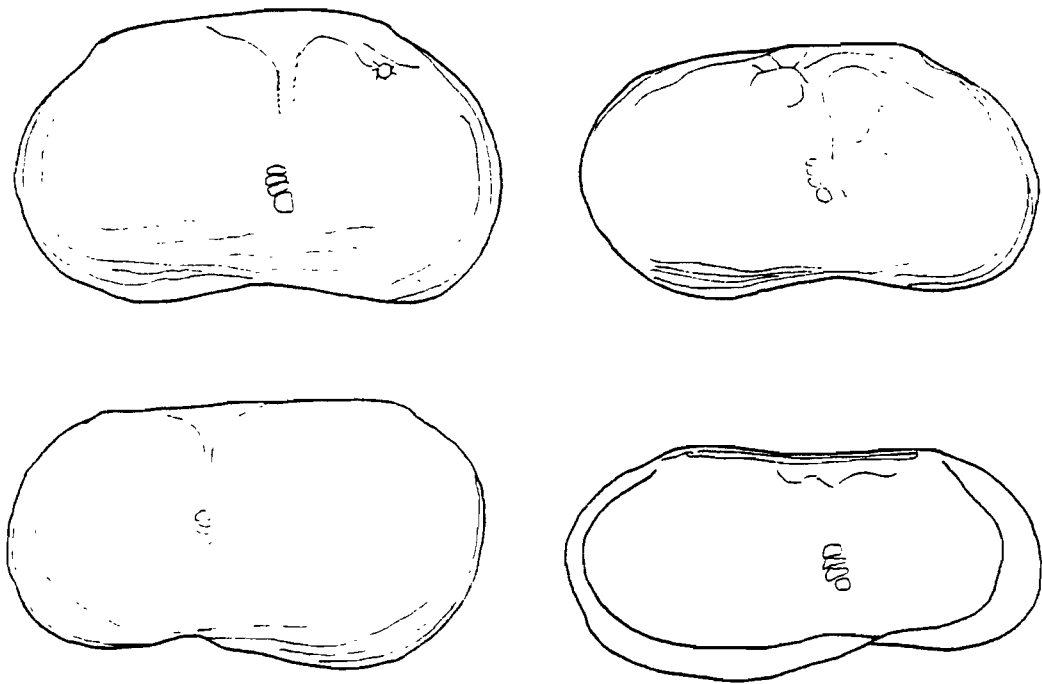


FIGURE 4.28 : *Limnocythere bradburyi*

Dimensions : L = 0,55 - 0,63  
H = 0,30 - 0,32 H/L = 0,50 - 0,54  
e = 0,19 - 0,21

Chevauchement : valves identiques

Surface latérale : le plus souvent lisse mais parfois bien réticulée ;  
bosses dépressions et sulci caractéristiques du  
genre *Limnocythere*

Bords marginaux postérieur et antérieur : également développés et arrondis

*Limnocythere titicaca* LERNER SEGEEV

Planche 23, Fig. 4.29

C'est la seule espèce de *Limnocythere* du lac Titicaca a avoir  
été décrite dans la littérature.

- DIAGNOSE :

Taille : variable (moyenne à grande)

Forme en vue latérale : subtrapézoïdale (femelle)  
trapézoïdale (mâle)

Forme en vue dorsale : ovale plus ou moins étirée

Degré de calcification : faible

Bords antérieur et postérieur : à peu près arrondis, bords postéro-  
dorsal tronqué chez la femelle

Bord dorsal : droit

Bord ventral : droit (femelle), légèrement concave (mâle)

Dimorphisme sexuel : marqué

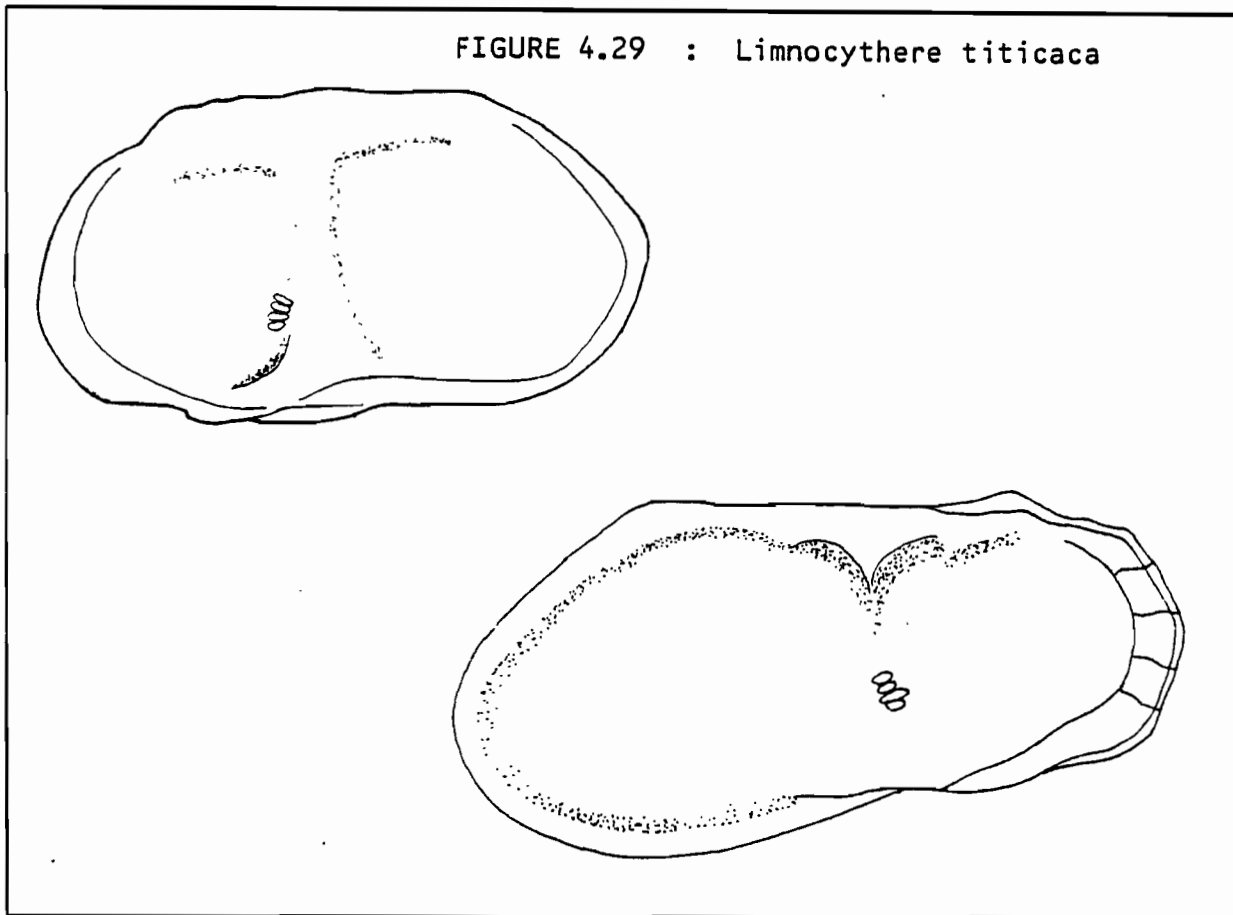
Dimensions : L = 0,65 - 0,82  
H = 0,30 - 0,41 H/L = 0,45 - 0,46 ♂  
e = 0,29 - 0,33 0,50 - 0,53 ♀

Chevauchement : la valve gauche recouvre la droite chez la femelle ;  
charnière hémimérodonte

Surface latérale : lisse ou très finement réticulée chez les petites  
formes

N.B. : un critère qui permet de différencier cette *Limnocythere* des autres  
(groupes "A" et "B") réside dans le fait que chez les mâles le maximum

FIGURE 4.29 : *Limnocythere titicaca*



de la hauteur est atteint à l'angle postéro-cardinal. Chez les autres espèces, la hauteur maximale est atteinte à l'angle antéro-cardinal.

*Limnocythere* sp. X

(Planche 24)

C'est ce dernier critère du maximum de hauteur atteint dans la partie postérieure qui suggère que les *L. sp. Y* et *L. sp. X* sont plus proches de *L. titicaca* que des autres espèces.

*L. sp. X* a été récoltée dans certaines lagunes bordières du Poopó (dont la lagune Kkotaña).

Elle se différencie de *L. titicaca* par sa forme en vue dorsale : ovale plus renflée et dépression au droit des empreintes musculaires centrales plus prononcée .

Dimensions : L = 6,20 - 7  
                   H = 3,00 - 3,20                   H/L = 0,47 - 0,48  
                   e = 3,10 - 3,30

*Limnocythere* sp. Y

(Planche 22, Fig. 4.31)

Cette petite espèce s'écarte de toutes les autres par sa forme en vue latérale et la présence de cornes (5 bien formées). Elle possède un réseau réticulaire très fin.

Dimensions : L = 0,6 - 0,75  
                   H = 0,3 - 0,36  
                   H/L = 0,48 - 0,49

*Limnocythere* sp. Z

(Planche 22, Fig. 4.31)

- DIAGNOSE :

De taille moyenne à petite, entièrement lisse, elle se rapproche à la fois de *L. bradburyi* et des *L. titicaca* . Leurs formes en vue latérale permettent de les différencier : *L. sp. Z* avec un bord dorsal régulièrement

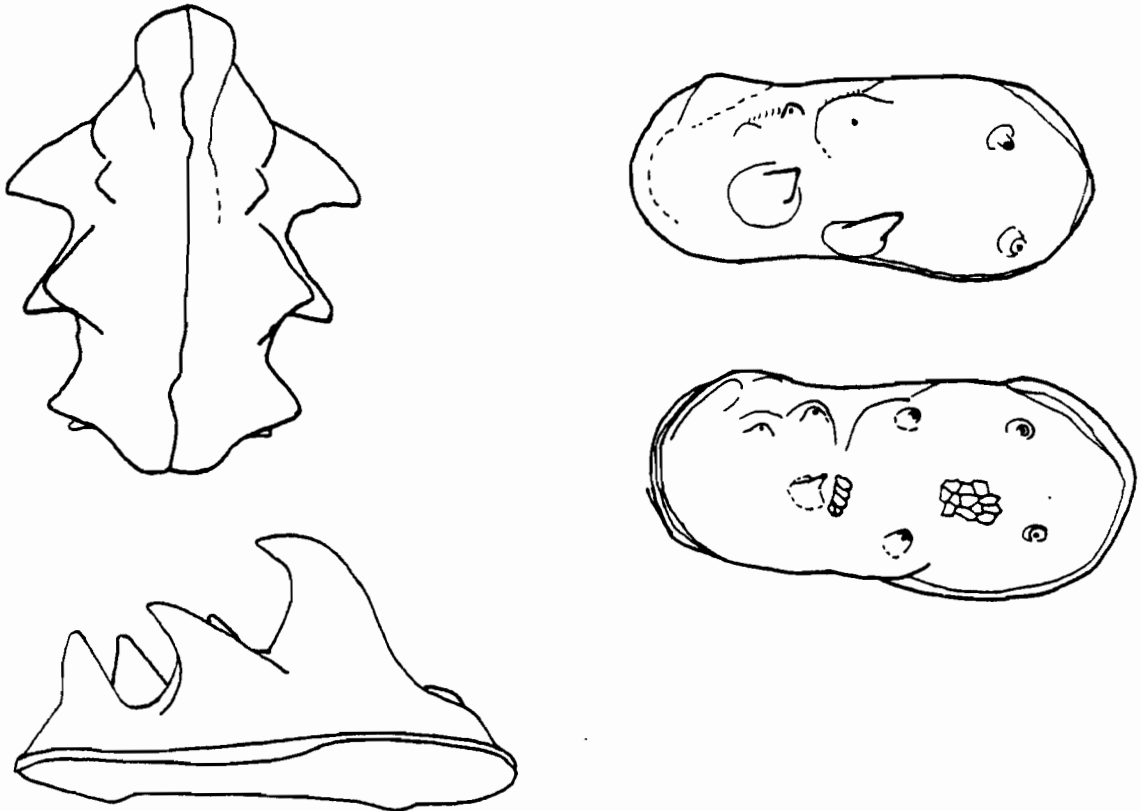


FIGURE 4.30 : *Limnocythere* sp. Y

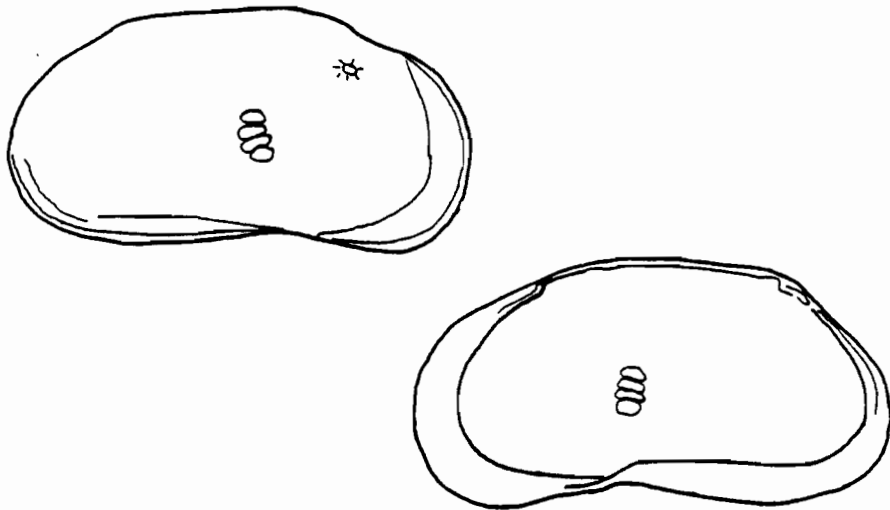


FIGURE 4.31 : *Limnocythere* sp. Z

convexe et un bord ventral concave ainsi que des bords antérieur et postérieur arrondis vers le bas, a une forme caractéristique qui rappelle un peu une banane.

Dimensions : L = 0,59 - 0,68

H = 0,27 - 0,33

e = 0,24 - 0,26

H/L = 0,47 - 0,48

<<<>>

## II - EVOLUTION DES FAUNES

Le climat tropical a pour effet de stimuler la diversité spécifique (SANDERS, 1968). Une exception existe à cette règle générale : le lac Titicaca (WIDMER et al., 1975 ; COLLOT, 1980 ; LAUZANNE, 1982). Que ce soit dans les mondes végétal (macrophytes, phytoplancton) ou animal (poissons, mollusques, ostracodes, zooplancton), le nombre des espèces demeure faible. Ceci est certainement une résultante de l'altitude élevée (RICHERSON et al., 1977).

On remarque par contre, la forte variabilité intraspécifique chez diverses espèces appartenant à des genres comme :

- *Orestias* (poissons)
- *Littoridina* (gastéropode)
- *Limnocythere* (ostracodes)

Un nombre restreint d'espèces a été capable d'investir ce lac de très haute altitude mais en revanche, certaines espèces, dont le patrimoine génétique a pu s'exprimer librement par absence de compétition, ont fourni un nombre important de variants écologiques adaptés à tel environnement et/ou à tel type de nourriture. Ces variants qui occupent des niches écologiques distinctes dans l'espace (races géographiques), le temps (races saisonnières) ou différent par leur comportement races éthologiques (mode de nutrition...) atteignent finalement le rang d'espèces (LAUZANNE, 1982).

Il est difficile de préciser le rang d'espèce, les variants polymorphes pouvant être très différents du type "normal" de la population (MAYR, 1974).

Le remarquable polymorphisme observé chez les *Limnocythere* semble témoigner d'une réponse des organismes aux contraintes successives (saisons ou changement climatique) de l'environnement. Ce genre d'Ostracodes présente l'avantage d'une grande variabilité écotypique (COLIN et DANIELOPOL, 1980)

et d'une aire de répartition vaste. Sur l'Altiplano bolivien, ce genre est présent dans quasiment tous les milieux limniques et depuis longtemps comme en témoigne leur abondance dans les sondages. La variabilité phénotypique actuelle et passée des *Limnocythere* servira d'exemple d'illustration dans ce chapitre consacré au polymorphisme.

#### 1. LE POLYMORPHISME DES LIMNOCYTHÈRE ACTUELS.

L'étude de la répartition actuelle des faunes d'Ostracodes montre clairement que la variabilité phénotypique à l'intérieur d'une espèce s'exprime au maximum au sein d'un environnement particulier : celui où les paramètres physiques, chimiques et biologiques ont la variabilité la plus grande au fil d'une année. Pour les raisons invoquées antérieurement (3ème partie ), cet environnement ne se trouve pas, dans le lac Titicaca, dans la zone littorale ou phytale s.s. (WETZEL , 1983 ; POLUNIN, 1984, COHEN, 1985) mais légèrement au-delà de l'herbier à Chara (biozone 4). Les accumulations massives de carapaces d'Ostracodes ou de Mollusques constatées au niveau de cette biozone, laissent supposer que des quantités considérables d'énergie (très fortes productions primaire et secondaire) ont été mises en jeu. L'énergie provient de la dégradation des substances organiques aux origines multiples : en premier les macrophytes suivis des phyto et zooplanctons. Les arrivées de matières organiques en biozone 4 sont sous le contrôle indirect du climat (cycle saisonnier).

Dans le chapitre "systématique", j'ai défini quatre groupes principaux de *Limnocythere* :

- L. groupe "A"
- L. groupe "B"
- L. *titicaca*
- L. *bradburuy*

La dernière espèce a une répartition très large : elle a été décrite au Mexique, aux Etats-Unis et une forme très voisine vit en Australie dans les mêmes milieux instables à l'échelle annuelle. *L. titicaca* n'a, à ma connaissance, pas été décrit en dehors de l'Amérique du Sud (DELACHAUX, 1924 ; LERNER-SEGEEV, 1971). Dans les environnements actuels de l'Altiplano, ces 2 espèces apparaissent peu polymorphes :

- variations de taille,
- variations de l'épaisseur des tests et de l'épaisseur des murs du réticule des formes agradées

Les *Limnocythere* qui appartiennent aux groupes "A" et "B" sont en contrepartie très polymorphes. Nous avons vu que le polymorphisme s'exprime de la même manière chez les individus appartenant au groupe "A" que chez ceux du groupe "B".

Les espèces des groupes "A" et "B" sont morphologiquement très proches. Elles se distinguent essentiellement par le développement de leurs bords marginaux. Chez les *Limnocythere* du groupe "B", la zone marginale antérieure et l'incisure antéro-ventrale du bord ventral sont fortement développées. Je pense que les *L.* groupes "A" et "B" ont un ancêtre commun ; la spéciation a eu lieu par différenciation du mode de nutrition, je rejoins ici les idées de COLIN et DANIELOPOL, 1980.

- les espèces appartenant au groupe "A" seraient des microphages mangeurs de détritiques s.s. ("deposit feeders"). Le type standard est caractérisé par une carapace grande, massive et faiblement réticulée.
- les espèces du groupe "B" seraient des filtreurs ("filter feeders"). Le type standard se signale par un aspect fin, une carapace lisse, grande et une zone antérieure très large.

Ces distinctions peuvent être démontrées par l'examen des appendices (DANIELOPOL, en cours).

Toutes les deux sont des espèces très polymorphes ayant conservé de grandes facultés d'adaptation. Les différentes expressions du polymorphisme quant aux types architecturaux des tests d'Ostracodes sont la réticulation, la nodation et la spinosité ; il convient d'adjoindre la "cônation" : formation de petites structures en formes de cônes en principe sur les murs du réticule. Tous ces types de structures sont reconnus chez les *Limnocythere* du lac Titicaca. Les morphes des groupes "A" et "B" ont été décrites dans la troisième partie (Systématique) et reprises dans le chapitre II.B de la deuxième partie en les replaçant dans leur environnement à l'instant de leur dernière mue. Le modèle présenté n'est qu'une approximation de la réalité biologique : plusieurs morphes peuvent évidemment coexister.

Une étude fine montre qu'en fait, en certains cas, il est difficile de ranger tel individu ou tel autre dans telle ou telle catégorie. Ceci vient du fait qu'il existe toute une gamme de morphes intermédiaires entre chaque "type".

1.a - HYPOTHESE VIS-A-VIS DE L'EVOLUTION D'UN NODE :

De très nombreux variants existent entre les *Limnocythere* forme ancestrale A1 et forme A2 (ou B et B2) ou avec la forme A4 (ou B4). Cette constatation d'évolution entre une forme simple et une forme à épine (ou à trois épines) permet de définir un schéma d'évolution d'un type particulier d'architecture : le node.

Les premières étapes d'évolution ont déjà été décrites (TÖLDERER FARMER, 1985). Je me propose de les compléter (Fig. 4.32).

- Stade 1 : simple déformation du réticule.
- Stade 2 : déformation de la carapace accentuant la déformation du réticule.
- Stade 3 : node s.s. bien différencié.
- Stade 4 : grossissement du node.
- Stade 5 : déformation du node en "épine de rosier"
  
- Stade 6 : développement de 3 macro-épines (uniquement fossile)
- Stade 7 : développement de 4 méga-épines.

Ce schéma d'évolution peut être bloqué au niveau du stade 2. Les *Limnocythere* sp. A 2 (ou B 2) ont une carapace très peu déformée (par rapport aux formes ancestrales) et, à l'endroit où se différencie normalement un node (stade 3) se développe une épine unique dont la taille est très variable.

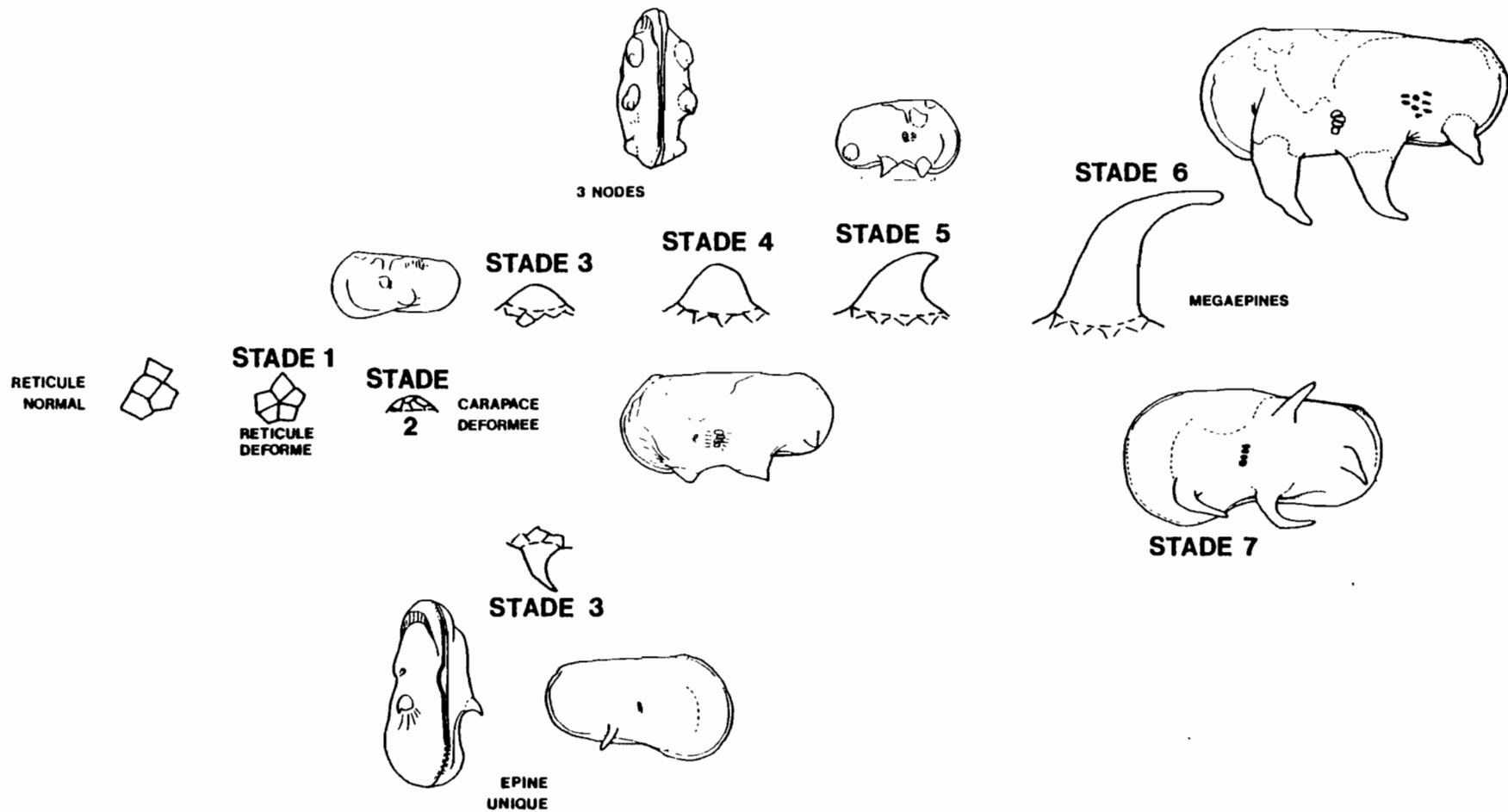


FIGURE 4.32 : Les différents stades de passage du node à l'épine (chez les Limnocythere)

## 2. LE POLYMORPHISME DES LIMNOCYTHERE FOSSILE.

Pour l'auteur qui se consacre à l'évolution d'un groupe d'organisme, l'idée principale est "de rechercher dans une succession verticale, échantillonnée avec une grande précision, tous les intermédiaires passant graduellement d'une espèce à une autre ou plusieurs autres " (ROGER, 1977).

Cette étude sur le lac Titicaca et sa faune d'Ostracodes ne porte que sur une tranche de temps relativement brève à l'échelle géologique : de 7 500 ans B.P. à aujourd'hui. A cette restriction près, la succession verticale se rapprochant le plus des conditions idéales est celle de la carotte TJ (baie de Yunguyo, Grand Lac). L'analyse de cette série fossile permet de compléter les observations quant à l'évolution d'un node en épine (stades 6 et 7) et de définir l'extraordinaire variabilité du genre *Limnocythere* beaucoup plus importante entre 7 500 et 6 000 ans B.P. qu'actuellement (Fig.4.33).

Cette extraordinaire variabilité phénotypique concerne :

- la taille
- la réticulation (agradation/dégradation)
- la nodation et la spinosité
- la microcônation
- le nombre même des morphes

En revanche, entre 6 000 et 1 500 ou 500 ans B.P., le polymorphisme des *Limnocythere* se réduit à une ou deux morphes : la morphe ancestrale "A" (et "B") et la morphe notée "A 2" (à une seule épine de faible taille).

Il ressort que dans l'environnement, deux groupes de facteurs indissociables exercent une pression sélective sur le phénotype :

- les facteurs climatiques (contraste saisonnier)
- les facteurs biotiques et concernant l'habitat (nourriture, zone idoïne : biozone 4)

Entre 7 500 et 6 000 ans B.P., sous climat influencé par un fort contraste entre l'été (chaud et pluvieux) et l'hiver (froid et sec), le polymorphisme est paroxysmal (au maximum 10 morphes sont reconnues).

Entre 6 000 et 1 500 ou 500 ans B.P., sous climat à contraste saisonnier fortement atténué, le polymorphisme se réduit à 2 morphes au maximum

De 1 500 à 500 ans B.P. à l'Actuel, sous climat à nouveau de type tropical à contraste saisonnier marqué, le polymorphisme observé comprend 5 morphes dans chaque groupe.

Il ressort que la variation saisonnière adapte les individus aux transformations de l'environnement suivant les saisons en fonction de leur propre cycle de vie. Chez les *Limnocythere* dont les générations se succèdent rapidement (LISTER, 1985), les changements saisonniers de l'environnement induisent des générations de morphes saisonnières. En revanche chez les *Candonopsis* ou les *Darwinula* organismes à cycle de vie "long", deux stocks d'individus s'individualisent : une population d'individus de grande taille et une de petite taille.

Les causes de ces variations de taille, parce qu'elles affectent toutes les espèces d'Ostracodes, résultent d'un facteur général de l'environnement tel que la température et/ou la qualité et la quantité de la nourriture.

#### - HYPOTHESES VIS À VIS DU POLYMORPHISME DES OSTRACODES -

Je vais dissocier les variations phénotypiques repérables sur tous les Ostracodes (taille) de celles traduites uniquement sur les *Limnocythere* (agradation - dégradation, cônation, nodation et spinosité). Dans le second groupe de polymorphes il est possible de dissocier deux types de variations :

- le premier affecte la surface de la carapace seule (agradation-dégradation, cônation)
- le second s'accompagne d'une déformation de la carapace (nodation et spinosité).

Un même phénotype peut présenter ces 2 types de variations.

##### a) - Les variations de taille :

Parmi les facteurs majeurs responsable de la taille des Ostracodes, les auteurs ont souligné le rôle de divers facteurs du milieu. Il est possible de citer :

- la relation positive avec les éléments nutritifs dissous (PEYPOUQUET, 1977)
- le rôle de la température (POKORNY, 1969 ; BURNS, 1979 ; HART, 1981)
- le rôle de la prédation "taille-sélective" et de l'"efficacité de la taille" dans la compétition pour l'exploitation des ressources (BROOKS et DODSON, 1965 ; BARBAULT et BLANDIN, 1986)

En réalité, ces facteurs sont difficilement dissociables les uns des autres ; il est impossible de déterminer celui qui joue un rôle déterminant. Par exemple si l'on considère le genre *Amphicypris*. Un fort gradient croissant de taille est observé entre les individus récoltés dans le lac Titicaca et ceux provenant des petites lagunes du Sud. Il est difficile de savoir de l'absence de compétition pour la nourriture ou de l'étendue de l'habitat disponible ou de l'absence de prédation par les poissons, lequel est déterminant.

b) - Les variations de la structure du réticule :

Les fortes variations qui affectent le réticule des *Limnocythere* :

- agradation : épaissement des valves et du réticule
- dégradation : la carapace fine tend à devenir lisse

ne traduisent certainement que l'évolution du chimisme à l'interface : variations du pH, de l'alcalinité et de la concentration en ions  $Ca^{++}$ . Les stades juvéniles n'enregistrent pas tous les stades d'évolution entre les formes agradées et les dégradées. Leurs carapaces sont quasiment toutes dégradées voire lisses. Le coût énergétique que doit fournir l'animal au cours de sa croissance jusqu'au stade adulte est peut être tel qu'il ne peut construire aux différentes mues qu'une carapace au minimum. L'apparition de petites structures coniques sur le réticule de certains Ostracodes est difficile à interpréter. ABE et CHOE (1983) ont émis l'hypothèse d'un rôle de protection des parties vitales de l'animal (soies) par ces petites structures en milieu chargé en éléments détritiques.

Cette hypothèse est confortée par l'observation de nombreuses frustules de diatomées ou de détritiques fins sur les valves de *Limnocythere* sp. A 3 (ou B 3). Le fait que les *Ilyocypris* typiques des milieux turbides développent également de telles architectures renforce l'hypothèse.

c) - Les variations de la structure de la carapace  
(nodation et spinosité)

"La nodation apparaît comme une réaction physiologique à un facteur causal en liaison avec les apports terrigènes dissous de matériel organique en partie dégradé (complexes humiques) et de composés siliceux" (TÖLDERER-FARMER, 1985).

Dans le cas du lac Titicaca, il ne semble pas qu'il y ait de relation directe entre apports terrigènes et organismes nodés mais plutôt une relation indirecte. Les composés organiques allochtones (amenés par le ruissellement ou les rivières) sont piégés dans les zones littorales des lacs (WETZEL, 1983) au niveau des herbiers à totoras et à *Chara*. Le recyclage de ces éléments par dégradation bactérienne ou ingestion directe par le benthos des détritiques issus des plantes semble être le facteur causal quant à l'apparition du caractère nodé (ou épineux) sur les valves de *Limnocythere*. Les *Ilyocypris*, qui vivent dans la zone des apports directs et indirects par les totoras, développent également sur certains individus des nodes.

Le fait que les juvéniles soient affectés par ce type de construction architecturale particulière conforte l'hypothèse de la causalité de la qualité de la nourriture ingérée et non exclusivement un facteur externe comme le chimisme des eaux à l'interface eau-sédiment.

L'importance des composés siliceux dans le processus de nodation (TÖLDERER-FARMER, 1985) doit être remis en cause. En effet, l'apparition des formes à mégaépines ou "cornes") et le développement des organismes siliceux (diatomées et surtout des éponges) sont asynchrones (cf. carotte Tj

La prolifération des éponges est en relation avec l'accroissement en  $\text{SiO}_2$ , la présence de matière organique, la conductivité des eaux et le taux d'apports (JEWELL, 1935 in "Freshwater ecology"). Si l'hypothèse proposée par TÖLDERER-FARMER était entièrement exacte, les deux phénomènes devraient logiquement être synchrones.

- CONCLUSION -

LE POLYMORPHISME INDUIT PAR L'ENVIRONNEMENT  
A CARACTERE SAISONNIER (CLARK, 1976):  
UN CAS DE PASSAGE OBLIGE VERS LA SPECIATION

Les faunes et paléofaunes du lac Titicaca se sont avérées être un exemple idéal pour la mise en évidence du lien étroit existant entre le climat, l'hydrologie et le polymorphisme.

Les variations dans le temps des caractères saisonniers (opposition entre l'été et l'hiver), en créant une grande hétérogénéité du milieu à l'interface eau-sédiment, expliquent la forte variabilité phénotypique de certaines espèces d'Ostracodes (*Limnocythere* en particulier) (cf. Deuxième partie, Chapitre II B). A une échelle de temps plus longue (cycles inter annuels de 10,6 ans), les variations des facteurs externes (quantité des apports) et internes (dimensions de l'habitat disponible) soulignent les importantes fluctuations des populations qui concernent leur densité, leur qualité (variations interspécifiques et intraspécifiques) et leur diversité. A l'échelle géologique, les changements climatiques interviennent. Une diminution du contraste saisonnier entraîne une chute du nombre de morphes présentes dans le milieu, suite à celle de l'hétérogénéité temporelle du milieu ; et inversement. Entre 7 500 ans B.P. et 6 000 ans B.P., un nombre très important de morphes est observé ; le détonateur d'une telle diversité intraspécifique chez les *Limnocythere* des groupes A et B est la variabilité de l'environnement au fil d'une année partagée entre des étés chauds et pluvieux et des hivers froids et secs. L'inducteur (au sens de CLARK, 1976) des formes à épines est la matière organique (cf. 2ème paragraphe, phase 3b). L'équilibre des carbonates est fonction de l'inter-relation existant entre la température et la dégradation de la matière organique provenant des macro et microphytes (pH). Les températures élevées en favorisant la précipitation des carbonates vont déterminer des formes d'Ostracodes à tests épais et bien réticulés (Phase 2). Par contre-coup de l'accroissement de l'activité organique et de la dégradation de la M.O. par les bactéries, l'interface eau-sédiment devient sous-saturante vis à vis de la précipitation des carbonates. Les morphes résultantes seront dégradées

(phase 4). Un même type de formes peut résulter d'environnements d'eaux froides où la bioprécipitation des carapaces d'Ostracodes est rendue plus difficile par la température faible et/ou en milieux confinés où le renouvellement de l'oxygène dissous des eaux est rendu difficile, comme l'hypolimnion du lac actuel ou la période 6 000 - 1 500 ou 500 ans B.P.

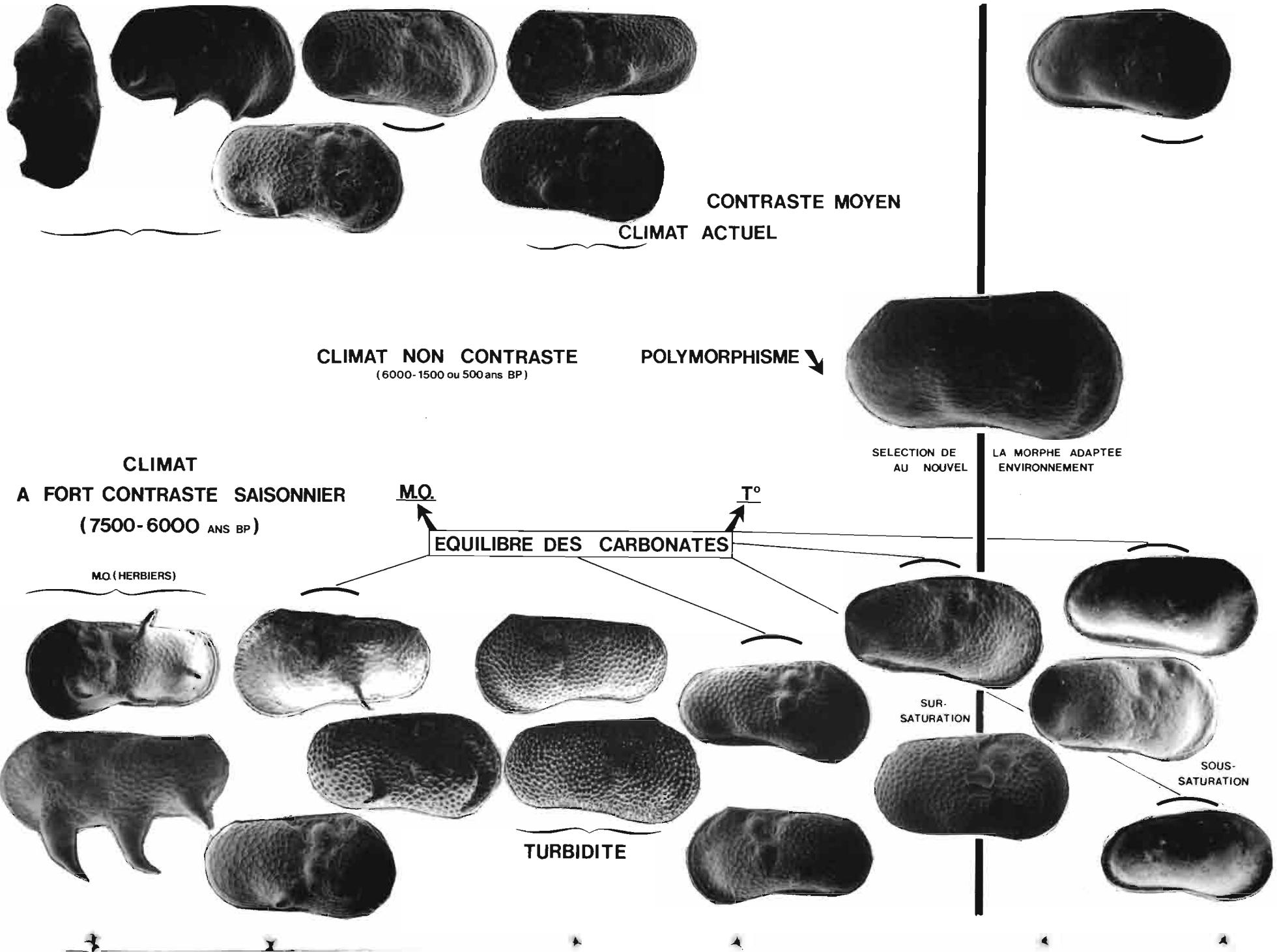
En périodes de fort contraste saisonnier, toutes les situations climatiques sont rencontrées au cours d'une année ; la gamme de morphes correspond à cette succession de situations :

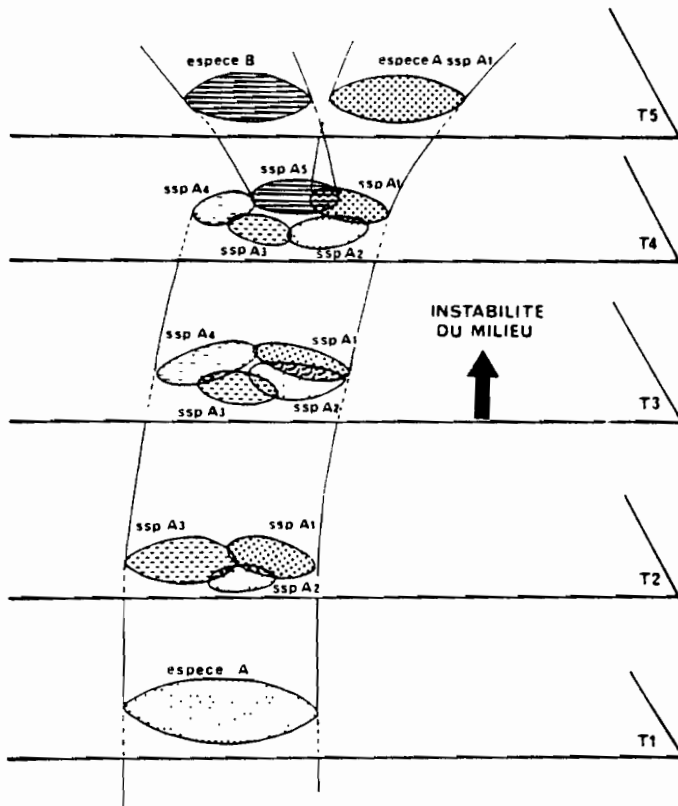
- réchauffement printanier, maximum de température en été, refroidissement automnal et minimum en hiver,
- bonne oxygénation et pH élevés (très alcalins) au printemps, stress en fin d'été (dégagement de CO<sub>2</sub>, pH bas) à l'interface eau-sédiment,
- périodes de crues avec d'importants apports de matières nutritives et d'eaux turbides induisant des morphes à micro ou mésocônes (phase 3a) suivies d'une longue période d'étiage.

Chaque morphe apparaît être adaptée à un microenvironnement-temps précis (Fig. 3.33). Un changement climatique faisant suite va sélectionner dans la gamme de variants les morphotypes qui sont les mieux adaptés à ces caractéristiques. Entre 6 000 et 1 500 ou 500 ans B.P. le climat qui s'installe sur la région du Titicaca est de type froid à pluies fines bien réparties au long d'une année. Les apports au lac sont faibles. Les niches alimentaires se réduisent. Les spécimens les mieux pourvus face à cette situation sont les *Limnocythere* sp. A 1 (forme standard) (> 90 % de l'ensemble des *Limnocythere*) aux côtés desquels survivent quelques morphes A 2 (forme à 1 épine peu développée) (Fig. 3.33).

Un des stades conduisant à une spéciation semble donc passer par un niveau à fort développement du polymorphisme. Le modèle donné par CHALINE (1984), qui correspond à des chaînes de modèles de DUMBELL (Fig. 4.34) s'avère conforme à cette hypothèse à une différence près ; il n'est pas tenu compte ici de sous-espèces mais de différentes morphes au sein d'une seule et même espèce. Dans un cas comme le nôtre, la phase 1 dite de désorganisation d'une séquence de spéciation allopatrique polyphasée (CHALINE, 1984) correspondrait à cette phase de maximum de morphes. Il est très net que cette phase ne correspond pas toujours à une "réduction drastique d'effectif" (CHALINE, 1984). Bien au contraire, puisque un milieu changeant est exploité au maximum en tous temps, par une succession de morphes saisonnières (CLARK, 1976) avec bien évidemment 2 restrictions, il est nécessaire d'avoir :

- une espèce ayant de grandes capacités d'adaptation,
- un milieu viable pour cette espèce ; un exemple actuel peut être donné : en fin d'été par chute du taux d'oxygène dissous à l'interface, les *Limnocythere* meurent en masse ; par contre, ces conditions semblent suffire aux *Candonopsis*.





### Les chaînes de sous-espèces

Au sein des espèces polytypiques, il existe parfois des chaînes de sous-espèces dont les extrémités lorsqu'elles deviennent sympatriques ne sont plus interfécondes entre elles. Elles correspondent à des chaînes de modèles de Dumbbell et prouvent que l'accumulation de petites différences génétiques intraspécifiques peut aboutir au même résultat que les phases 1 et 2a de la spéciation péripatrique polyphasée. Ce modèle aboutit à une cladogenèse.

Fig. 3.34 - Les chaînes de sous-espèces -  
(in CHALINE, 1984)

La non-observation, dans la plupart des cas, de cette phase de fort polymorphisme au sein d'une ou plusieurs espèces est une conséquence de sa localisation précise dans l'espace. Il a été montré que le seul lieu où on pouvait l'observer était celui où l'impact climatique saisonnier était tel qu'il engendrait des variations saisonnières (à l'échelle d'une année) au sein de la masse d'eau (biozone 4) sans toutefois que cette action se traduise en termes de présence-absence de faune (biozone 1). Dans la plupart des milieux cette zone correspond à un environnement (zone littorale) peu profond en dessous du niveau des variations saisonnières du plan d'eau. En raison de la colonisation de la zone littorale s.s. par des herbiers à totoras et à *Chara* dont on a vu l'action néfaste sur la faune (2ème partie) dans le lac Titicaca, la zone clef se trouve légèrement décalée bathymétriquement. Une confirmation en est donnée par l'analyse de la faune de la carotte TH (- 12 m plus profond que la carotte TJ) où le phénomène de forte variabilité intraspécifique n'est pas observable.

La résolution de bien des problèmes de spéciation passe par la découverte de cet environnement-clef (LETE, 1987).

En conclusion, les Ostracodes (certaines espèces) possèdent l'énorme avantage sélectif de pouvoir répondre aux variations saisonnières de l'environnement par la production d'organismes au phénotype le mieux approprié à la saison donnée. Cette faculté donne à ces animaux la possibilité de pouvoir réagir face à une importante variation de l'environnement, due par exemple à un changement climatique, assurant ainsi la pérennité de l'espèce. C'est vraisemblablement une des raisons pour lesquelles les Ostracodes n'ont cessé de proliférer et de se diversifier depuis le Cambrien. Pour ce groupe animal, le polymorphisme induit par l'environnement à caractère saisonnier ("environmentally cued polymorphism", CLARK, 1976) est certainement une des voies, si ce n'est la principale, de la spéciation.

<<<>>

CONCLUSION GENERALE

>>><<<



Au terme de cet ouvrage, il s'avère utile de rappeler les objectifs principaux qui devaient être atteints à savoir :

- *la détermination spécifique des Ostracodes des milieux lacustres actuels de l'Altiplano bolivien,*
- *la relation existant entre la composition de la faune et l'environnement,*
- *une reconstitution des paléoenvironnements holocènes du lac Titicaca à travers l'évolution des faunes fossiles.*

## I- LA RELATION OSTRACODE - ENVIRONNEMENT - CLIMAT

### INVENTAIRE DES ESPECES D'OSTRACODES

L'analyse des nombreux prélèvements effectués dans des milieux aquatiques variés (lac Titicaca, lacs Poopó, Uru-Uru et milieux associés, lacs et mares des vallées glaciaires d'Hicchu Kkota et d'Oveyhuyo) a permis d'établir une systématique qui n'avait pas été entreprise jusqu'alors. La description de chaque espèce ne tient compte que des parties fossilisables de l'organisme (carapace) seules accessibles au paléontologiste. L'étude des parties molles de certaines espèces est actuellement en cours (D. DANIELOPOL).

L'originalité de la systématique proposée provient essentiellement du fait que le "type" n'est pas considéré seul ; il est largement tenu compte de la variabilité phénotypique, en particulier pour les espèces très polymorphes telles que *Limmocythere*, *Cypridopsis* ou encore *Eucypris*.

#### LA RELATION OSTRACODE - ENVIRONNEMENT : UNE APPROCHE ECOLOGIQUE

Cette étude a permis d'établir une première constatation, trop souvent oubliée : l'étude d'un groupe d'organismes particulier ne doit être envisagée qu'à partir de celle de l'écosystème s.l. L'animal ne doit en aucun cas être dissocié de façon arbitraire de son environnement. Ce dernier est le résultat d'un jeu complexe d'interactions entre facteurs abiotiques et facteurs biotiques.

Même si la plupart des facteurs biotiques (comme par exemple : la compétition inter-ou intraspécifique, la prédation, ...) ne sont pas accessibles en l'état actuel des connaissances, on ne peut ignorer qu'ils existent et jouent un rôle essentiel dans la structure et la dynamique des populations animales et végétales.

A ces restrictions près, les populations d'Ostracodes de l'Altiplano bolivien sont en étroite relation avec leur environnement dont les facteurs déterminants ne sont pas toujours les mêmes selon le lieu de prélèvement. Tous soulignent l'impact fondamental du climat particulier de cette partie des Andes à savoir un climat tropical, aux effets atténués par l'altitude élevée, marqué par :

- *une saison des pluies centrée sur les mois d'été, moyennement chaude*
- *une saison sèche centrée sur les mois d'hiver marquée par de très importants écarts thermiques entre le jour et la nuit.*

L'opposition entre les deux saisons conditionne la répartition temporelle des communautés benthiques :

Dans les milieux de très haute altitude (vallées d'Hicchu Kkota et d'Oveyhuyo), la faune ne peut s'implanter qu'en été lorsque la température augmente stimulant la croissance des végétaux, entraînant ainsi la consommation du CO<sub>2</sub> libre des eaux et donc l'augmentation du pH qui devient alcalin.

Dans les milieux lacustres du Poopó s.l., les Ostracodes se développent du début de l'été (mise en eau) à l'automne (assèchement total ou augmentation trop forte de la concentration des eaux en sels). Salinité et temporarité jouent un rôle de facteur limitant. Les seules espèces susceptibles de conquérir de tels milieux sont des formes à cycle de vie court et/ou euryhalines.

Dans le lac Titicaca, la densité du benthos augmente considérablement lorsque le milieu s'enrichit en éléments nutritifs (saison des pluies) ; la température a son action minimisée par la haute altitude du bassin (3810 m) et par l'action thermorégulatrice du lac. L'activité du zoobenthos calcaire décroît vers la fin de l'été ou le début de l'automne lorsque les conditions deviennent sous saturantes vis à vis de la précipitation des carbonates par surcroît de matière organique. Seules quelques espèces peu exigeantes d'un point de vue de l'oxygénation (comme *Candonopsis* et peut-être *Darwinula*) vivent toute l'année. Ce sont des animaux à cycle de vie long.

Pour des raisons physico-chimiques (pH, oxygénation et circulation), une exception existe: les habitants de l'hypolimnion contrairement à ceux de l'épilimnion ont un maximum d'abondance en hiver.

L'étude conjointe de l'environnement et de la biocénose permet de définir les liens existant entre les deux. En première analyse, les populations d'Ostracodes sont assujetties à la biozonation des végétaux fixés (macrophytes) et donc à la nature du substrat et à la profondeur d'eau (deuxième partie). La réalité, c'est la diversité et la complexité des micro-environnements. Un examen plus attentif met en évidence certains facteurs locaux de l'environnement :

- *la morphologie de la cuvette lacustre (pente)*
- *la proximité d'une rivière*
- *la qualité des eaux amenées par la rivière*

La topographie conditionne l'étalement ou le resserrement des biozones ; elle peut favoriser ou au contraire freiner les mouvements internes des masses liquides, en hiver en particulier, séparant des zones bien oxygénées de zones confinées.

La proximité d'une rivière : les arrivées d'eaux turbides en période de crue inhibent la croissance de certaines plantes à développement lent ; les apports d'éléments nutritifs (complexes humiques) créent des conditions de vie éminemment favorables au développement du zoobenthos dans les zones libres (totoraie clairsemée).

La qualité des eaux amenées et donc la nature du bassin versant conditionnent grandement les phénotypes de certaines espèces d'Ostracodes (TOLDERER-FARMER, 1985). Dans le lac Titicaca, leur impact est tel que des espèces (*Cyprideis*) sont inféodées à des zones bien précises au débouché de certains affluents. Par contre coup de ces apports d'eaux chargées en sels ( $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ ), certains phénotypes de *Limmocythere* (nodés) ne sont pas rencontrés.

#### LA RELATION POLYMORPHISME - ENVIRONNEMENT

En détaillant de plus près la faune (espèces polymorphes : *Limmocythere*), il est possible de définir un schéma temporel d'apparition des morphotypes dans un cycle annuel. Ce schéma permet de suivre très précisément l'évolution des conditions physico-chimiques à l'interface eau-sédiment.

On comprend tout de suite l'intérêt d'une telle démarche dans la définition d'un paléoenvironnement. Un phénotype particulier est donc relié à un facteur de l'environnement.

L'inducteur (au sens de Clark, 1976) peut être :

- la température,
- les apports terrigènes ou issus des macrophytes ou des microphytes
- l'activité photosynthétique des végétaux,
- la dégradation de la matière organique

et donc, *L'EQUILIBRE DES CARBONATES A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT.*

Les variations pluriannuelles du climat de l'Altiplano dues :

- à la descente en latitude de la zone de convergence intertropicale entraînant des périodes humides,
- à l'influence d'El Nino et/ou au renforcement de l'anticyclone atlantique sur le Brésil induisant des périodes sèches,

interfèrent sur ce modèle.

La première situation est soulignée par le développement de la biocénose, des Ostracodes et l'épanouissement du polymorphisme chez les *Limmocythere* en particulier.

La seconde engendre une situation globalement néfaste à la faune et à la flore par réductions de l'habitat disponible et des apports. La densité des Ostracodes chute fortement, le polymorphisme chez les *Limnocythere* se réduit (deux morphes au maximum) ; seuls les *Cyprinotus* semblent favorisés par l'augmentation de la concentration des eaux en sels dissous.

S'il est donc possible de définir l'influence de l'environnement et plus précisément le facteur inducteur du climat sur le phénotype de l'Ostracode dans l'écosystème actuel, on pourra, grâce à un actualisme raisonné, redéfinir le paléomilieu et le paléoclimat local par l'étude des faunes passées (associations et variants phénotypiques).

## II- LA DEFINITION DES PALEOENVIRONNEMENTS A L'Holocène : IMPLICATIONS CLIMATIQUES

L'analyse des paléofaunes a permis de retracer les évolutions hydrologiques distinctes des trois entités morphologiques du système lacustre Titicaca :

- *Le Grand Lac*
- *le Petit Lac* : . *la cuvette Ouest*  
                  . *la fosse de Chua*

En considérant leurs caractéristiques propres, les évolutions paléohydrologiques sont une conséquence des changements climatiques survenus au cours de l'Holocène. L'apport des renseignements tirés de l'interprétation des variations du polymorphisme (en quantité et qualité) chez les *Limnocythere* est indiscutable et très précieux.

Sans aller jusqu'à donner une quantification des phénomènes climatiques mis en jeu (température, évaporation et précipitations), il est possible de suivre précisément l'évolution du climat de la région du lac Titicaca à l'Holocène :

La période 10 000 - 7 500 ans BP, demeure la moins connue (voir Servant, 1987) du fait notamment de l'absence de faune benthique. Il est toutefois évident que le lac Titicaca est dans une phase importante de décrue (Wirrmann et Oliveira Almeida, 1987 ; Wirrmann et Mourguiart, 1987).

La période 7 500 - 6 000 ans BP, correspond à un climat tropical marqué à saisons fortement contrastées. La zone de convergence intertropicale descend régulièrement sur la Bolivie en été, entraînant un réchauffement et des précipitations à caractère orageux plus importantes qu'actuellement.

La période 6 000 - 4 500 ans BP, est marquée par un changement radical du climat : les précipitations sont plus uniformément réparties au long de l'année et n'ont plus leur intensité, ce sont des pluies fines ou neigeuses (SERVANT et FONTES, 1984). Le lac Titicaca reste sensiblement à la même côte.

La période 4 500 - 3 600 ans BP, correspond à une phase "mineure" de décrue du lac sur fond climatique identique au précédent. Il est possible que cette période de relative sécheresse sur la Bolivie et le Brésil soit une conséquence d'un phénomène "El Niño" répété, phénomène qui expliquerait également l'augmentation des précipitations plus au Sud, sur les Andes chiliennes ayant entraîné une avancée des glaciers (MERCER, 1976). Une étude des paléoenvironnements de la côte péruvienne devrait permettre de vérifier cette hypothèse : les années "El Niño" se marquent en effet dans ces zones désertiques par des pluies diluviennes.

La période 3 600 - 1500 ou 500 ans BP, se distingue des deux précédentes par des incursions passagères de la ZCIT sur l'Altiplano bolivien bien marquées au niveau des faunes, des flores, des écoulements superficiels ou encore des taux de sédimentations.

La période allant de 1 500 ou 500 ans BP, à l'Actuel correspond à la situation météorologique actuelle marquée par d'importantes variations du niveau du plan d'eau (maximum aux alentours du XVII<sup>e</sup> siècle) résultantes de la descente de la ZCIT, de la remontée sur le continent de l'anticyclone atlantique et des épisodes "El Niño".

L'un des objectifs du programme GEOCIT qui était une reconstitution qualitative des paléoenvironnements holocènes du lac Titicaca est donc atteint.

Une étude interdisciplinaire, en cours, devrait déboucher sur une évaluation quantitative de quelques paramètres paléoclimatiques tels que :

- *les paléotempératures à partir des fonctions de transfert Diatomées/Températures (SERVANT-VILDARY et ROUX),*
- *les bilans paléohydrologiques (rapport Evaporation/Précipitations)*

### III- LE POLYMORPHISME CHEZ LES OSTRACODES (AU SENS DE CLARK, 1976) :

#### "PASSAGE OBLIGE" VERS LA SPECIATION

Le dernier point de cette conclusion est plutôt une porte ouverte sur des investigations futures. La mise en évidence de la relation entre le polymorphisme et l'environnement ("environmentally cued polymorphism", CLARK 1976) de manière précise à savoir MORPHE-INDUCTEUR permet d'entrevoir l'extraordinaire faculté qu'ont les Ostracodes à l'adaptation aux environnements instables saisonnièrement et par là, à faire face à toutes les situations à venir (changement climatique). L'analyse des différentes

expressions de la variabilité phénotypique chez les *Limmocythere* (nodes-épines, microcônes, réticules) a permis :

- de préciser le facteur causal (matière organique allochtone, équilibre des carbonates à l'interface eau-sédiment) amendant les observations de TOLDERER-FARMER (1985)
- de suivre tous les stades d'évolution d'un node à une macroépine, remettant ainsi en cause les hypothèses quant à l'origine ou la fonction de ce type architectural particulier.

Il a, de plus, été montré que le passage à un très haut degré de polymorphisme, au sein d'une espèce possédant de grandes possibilités d'adaptation, ne peut se faire qu'à deux conditions :

- sous climat tropical à contraste été-hiver (chaud-froid, humide-sec) prononcé,
- au sein d'un environnement bien précis (zone idoine) fonction des conditions du milieu.

Lorsque ce stade est atteint, l'environnement sélectionne les morphes les mieux adaptées. Nous avons vu ce qu'il en était pour la période holocène (troisième partie : le Grand Lac, Discussion). La connaissance des "inducteurs" dans l'environnement permet même de prédire les morphotypes qui seront sélectionnés à partir d'une situation climatique donnée.

Pour que le chapitre consacré à la spéciation fût complet, il eût été indispensable de disposer d'informations beaucoup plus anciennes, d'une série géologique plus importante. La découverte d'une coupe au Sud du Lac Titicaca (Wirmann, 1986) dont la base est évaluée aux environs de 30 000 ans BP et son étude devraient permettre de combler en partie cette lacune.

BIBLIOGRAPHIE

>>><<<

## B I B L I O G R A P H I E

---

- ABE K., 1983  
Population structure of *Keijella bisanensis* (OKUBO) (Ostracoda),  
(Crustacea).  
*Reprinted from Journal of the Faculty of Science, University of  
Tokyo Sec. II, vol. 20, n° 5, pp. 443-488, December 26, 1983.*
- ABE K., CHOE K.L., 1985  
Variation of *Pistocythereis* and *Keijella* species in Gamagyang  
bay, south coast of Korea.
- ALLEN E.D., SPENCE D.H.N., 1982  
The differential ability of aquatic plants to utilize the inorganic  
carbon supply in freshwaters.  
*New Phytologist, 87, 269-283.*
- ASHTON P.J., 1985  
Seasonality in Southern Hemisphere freshwater phytoplankton  
assemblages.  
*Hydrobiologia 125, 179-190, (1985).*
- BABINOT J.F., COLIN J.P., 1976  
*Sarlatina* n.gen. (Ostracode) : sa position dans l'évolution des  
*Cyprideidini* Kollmann, 1960.  
*Abh. Verh. naturwiss. Ver Hamburg (NF) 18/19 (Suppl.) 161-174, Hambourg.*
- BALLIVIAN O., RISACHER F., 1981  
Los salares del altiplano boliviano metodos de estudio y estimacion  
economica.  
*Universidad mayor de San Andres ORSTOM, Paris.*
- BALLIVIAN O., BLES J.L., SERVANT M., 1978  
El plio-cuaternario de la région de la Paz (Andes orientales, Bolivia).  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol., vol. X, n° 1, 101-113.*

- BAO-REN H., LIU-FA Y., YUN-QI F., 1985  
Ostracodes from surface deposits of recent lakes in Xizang.  
*Acta micropalaeontologica sinica*, vol. 2, n°. 4, Déc. 1985.  
(En chinois).
- BARBAULT R., BLANDIN P., 1986  
La notion de stratégie adaptative : sur quelques aspects énergétiques,  
démographiques et synécologiques.  
in : *Recherches d'écologie théorique*. Maloine S.A. éd. Paris.
- BARREAU I., 1984  
Influence des zones latérales sur le milieu estuarien : cas de la  
silice dissoute en Gironde.  
Thèse 3ème cycle, Université de Bordeaux I.
- BATE R.H., 1970  
A new species of *Hemicypris* (Ostracoda) from ancient beach sediments  
of Lake Rudolf, Kenya.  
*Palaeontology*, 13, 289-296, pl. 52.
- BATE R.H., 1972  
Fossil and living *Hemicypris* (Ostracoda) from Lake Rudolf, Kenya.  
*Palaeontology*, vol. 15, Part. 1, 184-185.
- BEADLE L.C., 1974  
The inland waters of tropical Africa.  
*An introduction to tropical limnology*, Longman, Lond., 365 p.
- BENSON L.V., 1978  
Fluctuation in the level of pluvial Lake Lahontan during the  
last 40.000 years.  
*Quaternary Research* 9, 300-318 (1978).
- BENSON R.H., 1972  
Morphologie stability in Ostracoda.  
in : *Biology and Paleobiology of Ostracoda*.  
*Bulletins of American Paleontology*, vol. 65, 13-46, 1975.
- BERTELS A., 1972  
Ostracode ecology during the Upper Cretaceous and Cenozoic in  
Argentina.  
*BAP.*, vol. 65, 317-254, 1975.
- Biogeography and ecology in South America.  
*Monographia Biologicae*.  
Editor P. Van Oye Gent. vol. 18.  
Dr. W. Junk N.V. Publishers. The Hague 1968, vol. 1 et 2.
- BLANDIN P., 1986  
Evolution des écosystèmes et stratégies cénotiques.  
in *recherches d'écologie théorique*. Maloine S.A., éd. Paris.  
p. 221-235.

- BODERGAT A.M., 1979  
Teneurs relatives en phosphore, potassium et aluminium dans des carapaces d'ostracodes actuels. Intérêt écologique (Analyse à la microsonde électronique).  
*VII International Symposium on Ostracodes, Béoograd, 1979, p. 261-264.*
- BOLTT R.A., 1969  
The benthos of some southern African Lakes. Part. II. The epifauna and infauna of the benthos of Lake Sibaya.  
*Trans. r. Soc. S. Afr., 38 : 249-269.*
- BOULANGE B., RODRIGO L.A., VARGAS C., 1978  
Morphologie, formation et aspects sédimentologiques du lac Poopo (Bolivie).  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol., vol. X, p. 69-78, 1978.*
- BOULANGE B., AQUIZE JAEN E., 1981  
Morphologie, hydrographie et climatologie du lac Titicaca et de son bassin versant.  
*Revue d'hydrobiologie tropicale, Paris, 14 (4), 269-287, 1981.*
- BOULANGE B., VARGAS C., RODRIGO L.A., 1981  
La sédimentation actuelle dans le lac Titicaca.  
*R.H.T., cahiers O.R.S.T.O.M., Paris, 14 (4) : 299-309 (1981).*
- BOUVIER J.M., 1983  
Approche astronomique de l'écologie humaine préhistorique : reconstitutions des insolation au Würm récent en Périgord.  
*Actes Coll. AGSO Bordeaux, Mai 1983, Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine, Bordeaux n° 34, p. 27-35, 7 fig.*
- BREHM (von) V., 1924  
Entomostraken aus der Laguna Junin.  
*Gesammelt von Graf Stein v. Rosen (Expedition N. Nordenskjöld).. Meddelanden från Göteborgs Musei Zoologiska Avdelning, Goteborgs, 34, 1-23, 26 figs.*
- BREHM (von) V., 1934  
Über südamerikanische Ostrakoden des Zoologischen Staatsinstitutes und Museums in Hamburg.  
*Zoologischer Anzeiger, Leipzig, 108, 74-85, 14 figs.*
- BROOKS J.L., DODSON S.I., 1965  
Predation, body size and composition of plankton.  
*Science 150, 28-35.*
- BRUTON M.N., 1985  
The effects of suspensoids on fisk.  
*Hydrobiologia 125, 221-241, (1985).*
- BRYSON R.A., SWAIN A.M., 1981  
Holocene variations of monsoon rainfall in Rajasthan.  
*Quaternary research 16, 135-145, (1981).*

- BURKE K., DUROTOYE A.B., WHITEMAN A.J., 1971  
A dry phase south of the Sahara 20.000 years ago.  
*W. afr. J. Archaeol.*, 1 : 1-8.
- BURNS C.W., 1979  
Population dynamics and production of *Boeckella dilatata* (Copepoda : Calanoida) in Lake Hayes, New Zealand.  
*Arch. Hydrobid. (Suppl.)* 54 : 409-465.
- BURROWS C.J., 1979  
A chronology for cool-climate episodes in the southern hemisphere 12000-1000Yr BP.  
*Palaeo*<sup>3</sup>, 27 (1979), 287-347.
- BUTZER K.W., ISAAC G.L., RICHARDSON J.L., WASHBOURN-KAMAU C., 1972  
Radiocarbon dating of East African lake levels.  
*Science*, 10 March 1972, vol. 175, n° 4027, p. 1069-1076.
- CADET D., 1986  
El Nino : un enfant naturel qui cache ses origines.  
*La recherche* n° 180, vol. 17, p. 1108-1111, septembre 1986.
- CALIFANO L., DOHRN P., MONTALENTI G., PURI H.S., 1964  
Ostracods as ecological and palaeoecological indicators.  
*Pubblcazioni della stazione zoologica di Napoli*, vol. 33 supplemento  
*Simposio internazionale sotto gli auspici della Fondazione Antonia e Rinaldo Dohrn presso la stazione Zoologica di Napoli*, 1963.
- CAMERON S.P., LUNDIN R.F., 1976  
Environnemental interpretation of the Ostracode succession in Late Quaternary sediments of pluvial lake Cochise, Southeastern Arizona.  
*Sixth Intern. Ostracod Symposium Saalfelden*, p. 335-352.
- CARBONEL P., PINSON J., 1979  
Les *Cyprideis* témoins de l'évolution des sels en milieu laguno-aride sous climat semi-aride.  
*Proceedings of the VII International Symposium on Ostracodes. Taxonomy, biostratigraphy and distribution of ostracodes*, p. 211-217.
- CARBONEL P., 1980  
Les ostracodes et leur intérêt dans la définition des écosystèmes estuariens et de plateforme continentale. Essais d'application à des domaines anciens.  
*Thèse Doct. Etat* n° 646, Univ. Bordeaux I, 342 p.
- CARBONEL P., PEYPOUQUET J.P., 1983  
Ostracode as indicators of ionic concentrations and dynamic variations : Methodology (Lake Bogoria) Kenya).  
*Applications of ostracoda (R.F. MADDOCKS) Univ. Houston Geosc.* 1983, p. 264-276.

- CARBONEL P., PEYPOUQUET J.P., 1983  
Ostracoda as indicators of ionic concentrations and dynamic variations : methodology (Lake Bogoria, Kenya).  
in : *Applications of Ostracoda* (R.F. Maddocks, ed.).  
*Univ. Houston Geosc.*, 1983, p. 264-276.
- CARBONEL P., COLIN J.P., DANIELOPOL D.L., LOFFLER M., NEUSTRUEVA I.Y., 1983  
The paleoecology of limnic ostracods a review of some major topics.  
*Proc. 1er Congrès de Paléoécologie Lyon, résumé p. 27, et Paléo<sup>3</sup>, Amsterdam, 90 p., 27 fig. (sous presse).*
- CARBONEL P., MOURGUILART P., PEYPOUQUET J.P., VARGAS C., 1985  
Ostracods in the lake Huinay marca Bolivia as indicators of late Quaternary paleohydrology.  
*IV Int. Symp. Paleolimnology, Ossiach, Austria.*
- CARBONNEL G., 1972  
Le facteur lisse chez certains ostracodes tertiaires : un index de paléotempérature.  
*BAP, vol. 65, 285-302, 1975.*
- CARBONNEL G., 1986  
Les ostracodes des "estuaires tropicaux" de l'Actuel (Sénégal et Gambie) : application au Néogène (molasse franco-suisse).  
*Paléo<sup>3</sup>, 57, (1986), p. 213-240.*
- CARMOUZE J.P., ARZE C., QUINTANILLA J., 1978  
Circulación de materia (agua-sales disueltas) através del sistema fluvio-lacustre del Altiplano : la regulación hidrica é hidroquímica de los lagos Titicaca y Poopo.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol., vol. X, n° 1, 49-68.*
- CARMOUZE J.P., AQUIZE JAEN E., 1981a  
La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires.  
*Rev. Hydrobiol Tropicale 14 (4) : 311-328 (1981).*
- CARMOUZE J.P., ARCE C., QUINTANILLA J., 1981b  
Régulation hydrochimique du lac Titicaca et l'hydrochimie de ses tributaires.  
*R.H.T. 14 (4) 329-348 (1981).*
- CARMOUZE J.P., AQUIZE E., ARZE C., QUINTANILLA J., 1983  
Le bilan énergétique du lac Titicaca.  
*Rev. Hydrobiol. trop., 16, (2) : 135-144.*
- CARMOUZE J.P., ARZE C., QUINTANILLA J., 1984  
Le lac Titicaca stratification physique et métabolisme associé.  
*Rev. Hydrobiol. trop. 17, (1), 3-11 (1984).*
- CARMOUSE J.P., ARCE C., QUINTANILLA J., 1984  
Les bilans hydrique, hydrochimique et énergétique du lac Titicaca.  
*Verh. Internat. Verein. Limnol. 22 : 1244-1245, Stuttgart, Oktober 1984.*

- CARNEY H.J., 1984  
Productivity population growth and physiological responses to nutrient enrichments by phytoplankton of Lake Titicaca, Peru-Bolivia.  
*Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22 : 1253-1257, Stuttgart, Oktober 1984.
- CARTER R.M., CARTER L., JOHNSON D.P., 1986  
Submergent shorelines in the S.W. Pacific : evidence for an episodic post-glacial transgression.  
*Sedimentology*, vol. 33, n° 5, p. 629-650, Oct. 1986.
- CARVALHO M.L., 1982  
Influence of predation by fish and water turbidity on a *Daphnia gessneri* population in an Amazonian floodplain lake, Brazil.  
*Hydrobiologia*, 113, 243-247, (1984).
- CASANOVA J., 1986  
Les stromatolites continentaux : paleoecologie, paleohydrologie, paleoclimatologie. Application au rift Gregory.  
*Thèse De d'Etat-Sciences, Université d'Aix-Marseille II.*
- CERLING T.E., 1979  
Paleochemistry of Plio-Pleistocene lake Turkana, Kenya.  
*Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 27, 247-285, (1979).
- CERLING T.E., 1986  
A mass-balance approach to basin sedimentation : constraints on the recent history of the Turkam basin.  
*Palaeo<sup>3</sup>*, 54, (1986) : 63-86.
- CHALINE J., 1984  
Le concept d'évolution palyphasée et ses implications.  
*Geobios*, n° 17, fasc. 6, p. 783-795, 5 fig., Lyon, décembre 1984.
- CHIVAS A.R., DE DECKKER P., SHELLEY J.M.G., 1985  
Strontium content of ostracods indicates lacustrine palaeosalinity.  
*Nature*, vol. 316, p. 251-253, 18 July 1985.
- COHEN A., 1979  
Evolution of late tertiary-modern benthic communities in the lake Turkana basin, northern Kenya.  
*Cordilleran section, San José, California, Abstracts* p. 72-73.
- COHEN A.S., 1980  
Benthic faunal diversity controls in lake Turkana, Kenya.  
*The Geological society of America Abstract.*
- COHEN A.S., 1981  
Palaeolimnological research at lake Turkana, Kenya.  
*Palaeoecology of Africa* 13 : 61-82.
- COHEN A.S., DUSSINGER R., RICHARDSON J., 1983  
Lacustrine palaeochemical interpretations based on eastern and southern african ostracods.  
*Paleo<sup>3</sup>*, 43 (1983) : 129-151.

- COHEN A.S., 1984  
Effect of zoobenthic standing crop on laminae preservation in tropical lake sediment, lake Turkana, East Africa.  
*Journal of Paleontology*, U. 58, n° 2, p. 499-510, 6 fig., March 1984.
- COHEN A., JOHNSON M., 1986  
Dispersal and brooding behavior as factors in the evolution of lacustrine species swarms : evidence from lake Tanganyika.  
*Abstract from fourth North American paleontological convention, August 12-15, 1986.*
- COLIN J.P., DANIELOPOL Dan L., 1980  
Sur la morphologie, la systématique, la biogéographie et l'évolution des ostracodes *Timiriaseviinae* (Limnocytheridea).  
*Paleobiologie continentale*, vol. XI, n° 1, : 1-51, 20 fig., 16 pl., 1980.
- COLLOT D., 1979  
Végétation acuatica del valle de Hicchu Kkota. Comparacion con el valle de Ovejhujo.  
*in : Limnologia de los lago Khara-Kkota y Khotia - Convenio UMSA-ORSTOM*, p. 23-26.
- COLLOT D., 1980  
Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, la Poopo, lac des vallées d'Hicchu Kkota et d'Ovejhujo).  
*Travaux réalisés au cours du VSNA en Bolivie, doc.dact.*, 115 p., inédit.
- CORREGE Th., 1986  
Etude des variations de populations d'Ostracodes :  
- en milieu limnique (lac Titicaca)  
- en milieu marin (Trempe, Espagne).  
*Rapport de stage en Laboratoire (I.G.B.A.)*, 64 p., Univ. Bordeaux I.
- COULTER G.W., 1965-1966  
Hydrological processes in Lake Tanganyika.  
*Fish. Res. Bull. Zambia* 4 : 119 p., 1965-1966.
- COVEY C., 1984  
L'orbite de la Terre et les périodes glaciaires.  
*Pour la Science*, Avril 1984, p. 22-31.
- DAJOZ R., 1975  
Précis d'écologie.  
3ème édition, Gauthier-Villars éd., 1975, 549 p.
- DALMAYRAC B., LAUBACHER G., MAROCCO R., 1978  
Géologie des Andes péruviennes.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol.*, vol. X, n° 1, p. 153-175.
- DANEILOPOL Dan L., 1968  
*Microdarwinula N.G.* et quelques remarques sur la répartition de la famille Darwinulidae Br et Norm. (Crustacea, Ostracoda).  
*Annales de Limnologie*, t. 4, fasc. 2, 1968, p. 153-174.

- DANIELOPOL D.L., 1969  
Notes sur la morphologie et la systématique de la sous-famille des *Limnocytherinae* Sars (Crustacea, Ostracoda).  
*Ann. Spéol. (Moulis)* 24, 1.
- DANIELOPOL D.L., 1970  
Une nouvelle espèce du genre *Darwinula* des eaux souterraines de Roumanie et quelques remarques sur la morphologie des *Darwinulidae* (Ostracoda-Podocopida).  
*Trav. Inst. Spéol. "Emile Racovitza", t. IX, p. 135-149, Bucarest, 1970.*
- DANIELOPOL Dan L., 1972  
Remarques sur la diversification morphologique de trois nouvelles espèces d'*Elpidium* (Ostracoda) à Cuba.  
*BAP, vol. 65, 47-60, 1975.*
- DANIELOPOL Dan L., 1980  
On the carapace shape of some European freshwater interstitial *Candoninae* (Ostracoda).  
*Proc. biol. soc. wash., 93, (3), 1980, p. 743-756.*
- DEAN W.E., PLATT BRADBURY J., ANDERSON R.Y., BARNOSKY C.W., 1984  
The variability of Holocene climate change : Evidence from varved Lake sediments.  
*Science, vol. 226, n° 4679, 1191-1194, 7-12-1984.*
- DE DECKKER P., 1976  
The distribution of the "giant" ostracods (Family : *Cyprididae* Baird, 1845) endemic to Australia.  
Sixth Intern. Ostracod Symposium, Saalfelden, p. 285-294.
- DE DECKKER P., 1981a  
Ostracoda from Australian Inlan Waters-notes on taxonomy and ecology.  
*Proceedings of the Royal Society of Victoria* 93, 43-85.
- DE DECKKER P., 1981b  
Taxonomic notes on some australian ostracods with description of new species.  
*Zoologica scripta, vol. 10, 37-55.*
- DE DECKKER P., 1981c  
Taxonomy and ecological notes of some ostracods from Australian Inland waters.  
*Trans. R. Soc. S. Aust., 105 (3), 91-138.*
- DE DECKKER P., 1982  
Australian aquatic habitats and Biota : their suitability for palaeolimnological investigations.  
*Transactions of the Royal Society of South Australia., vol. 106, Pt. 3, p. 145-153.*

- DE DECKKER P., WILLIAMS W.D., 1982  
Chemical and biological features of Tasmanian salt lakes.  
*Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 33, 1127-1132.
- DE DECKKER P., 1983a  
Notes on the ecology and distribution of non marine ostracods in Australia.  
*Hydrobiologia*, 106, 223-234.
- DE DECKKER P., 1983b  
Australian salt lakes : their history, chemistry and biota a review.  
*Hydrobiologia*, 105, 231-244.
- DE DECKKER P. 1983c  
Terrestrial ostracods in Australia papers from the conference on the biology and evolution of Crustacea.  
Edited by J.K. Lowry in : Australian Museum Memoir 18, 87-100 p.
- DEEVEY E.S., BRENNER M., BINFORD M.W., 1983  
Paleolimnology of the Peten lake district Guatemala.  
III. Late Pleistocene and Gambbian environments of the Maya area.  
*Hydrobiologia* 103, 211-216, (1983).
- DEGENS E.T., VON HERZEN R.P., WONG H.K., 1971  
Lake Tanganyika : water chemistry, sediments, geological structure.  
*Naturwissenschaft*, 58, 229-241.
- DELACHAUX T., 1928  
Faune invertébrée d'eau douce des hauts plateaux du Pérou (région de Huancavelica, département de Junin). (Caianides, Ostracodes, Rotateurs nouveaux).  
*Travail du Laboratoire de Zoologi de l'Université de Neuchâtel*  
p. 45, 77-73 fig.
- DELORME L.D., 1969  
Ostracodes as Quaternary paleoecological indicators.  
*Canadian Journal of Earth Sciences*, vol. 6, n° 6, p. 1471-1476.
- DELORME L.D., 1971  
Freshwater ostracodes of Canada. Part. V. Families *Limnocytheridae*, *Loxoconchidae*.  
*Canadian journal of zoology*, vol. 49, n° 1, 1971.
- DEVILLERS C., 1986  
Génétique, ontogénèse et sélection dans le déterminisme du changement évolutif.  
*B.C.R.E.D.P. 10, Soc. Nat. Elf., Aquitaine Production*, p. 313-321.
- DONGUY J.R., 1985  
Contribution à la connaissance des variations climatiques de l'océan Pacifique tropical.  
*Thèse Université de Bordeaux I, inédit.*

- DRABKOVA V.G., 1983  
Bacterial decomposition of organic matter in lacustrine sediments.  
*Hydrobiologia*, 103, 99-102, (1983)
- DUCASSE O, ROUSSELLE L., 1979  
L'approche populationniste chez les *Hammatocythere* du Paléogène aquitain : une manière de suivre leurs réponses aux fluctuations du milieu, incidences taxinomiques et biostratigraphiques.  
*VII International symposium of Ostracodes, Beograd, 1979, p. 185-191.*
- DUMONT H.J., 1978  
Neolithic hyperarid period preceded the present climat of the Central Sahel.  
*Nature* 274 : 356-358.
- DUMONT H.J., 1982  
Reliet distribution patterns of aquatic animals : another tool in evaluating late Pleistocene climate changes in the Sahara and Sahel.  
*Palaeoecology of Africa*, 14 : 1-24.
- DUMONT H.J., VERHEYS H.M., 1984  
The nature and origin of the crustacean zooplankton of Sahelian Africa with a note on the Limmomedusa.  
*Hydrobiologia* 113, 313-325 (1984).
- DUPONT B., DELIBRIAS G., 1970  
Datation par le carbone 14 d'un niveau sédimentaire de l'archipel du Lac Tchad.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol. (1970), II, 1, 43-47.*
- DUSSART B., 1966  
Limmologie. L'étude des eaux continentales.  
*Géologie, Ecologie, Aménagement, Paris, Gauthier-Villars, 677 p.*
- DUSSART B.H., FERNANDO C.H., MATSUMURA-TUNDIST T., SHIEL R.J., 1984  
A riview of systematics, distribution and ecology of tropical freshwater zooplankton.  
*Hydrobiologia* 113, 77-91 (1984).
- ECHOLS D.J., PRICE L.G., RAGLE M.A., 1972  
Variations in fresh-water Ostracode populations from lakes in St. Louis County, Missouri.  
*B.A.P., vol. 65, 167-172, 1975.*
- ELLENBERG H. 1979  
Mam's influence on tropical mountain ecosystems in South America.  
*Journal of Ecology (1979), 67, 401-416.*
- ELSER J.J., KIMMEL B.L., 1986  
Alterations of phytoplankton phosphorus status during enrichment experiments : implications for interpreting nutrient enrichment bioassay results.  
*Hydrobiologia* 133, 217-222, (1986).

- ERHART H., 1973  
Iténéraires géochimiques et cycle géologique du silicium.  
*Doin, Editeurs, 1973.*
- EUGSTER H.P., 1966  
Sodium Carbonate-Bicarbonate minerals as indicators of P.CO<sub>2</sub>.  
*Journal of Géophysical Research, vol. 71, n°14, 3369-3377, 1966.*
- EUGSTER M.P., HARDIE L.A., 1978  
Saline lakes.  
*in : Lakes : chemistry, geology, physics A. LERMAN Edit. Springer  
verlag Publ., New York, Chap. 8, p. 237-293, 47 figs., 11 tabl.*
- EUGSTER H.P., JONES B.F., 1979  
Behavior of major solutes during closed-basin brine evolution.  
*American Journal of Science, vol. 279, June 1979, p. 609-631.*
- FARKAS H.K. (von) 1958  
Über einige Süßwasser-Ostracoden von Südamerika.  
*Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, t. L.,  
Series nova IX, p. 307-312.*
- FAXON W., 1876  
4. Crustacea. In : Exploration of lake Titicaca by Alexander  
Agassiz and S.W. Garman.  
*Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge 3 (16) 361-375.*
- FONTES J.C., BOULANGE B., RODRIGO L.A., 1981  
Carbone -14, carbone -13 et oxygène -18 dans les sédiments carbonatés  
du lac Titicaca. Premières estimations des vitesses de sédimentation  
et essai de paléoclimatologie.  
*C.R. Acad. Sc. Paris. t. 293 (6 juillet 1981), Série II, p. 53-56.*
- FORESTER R.M., 1983  
Relationship of two lacustrine ostracode species to solute compo-  
sition and salinity : implications for paleohydrochemistry.  
*Geology, v. 11, p. 435-438, August 1983.*
- FORESTER R.M., 1985  
*Limnocythere bradburyi n.sp.*: a modern ostracode from central  
Mexico and a possible Quaternary paleoclimatic indicator.  
*Journal of Paleontology, vol. 59, n° 1, p. 8-20, January 1985.*
- FORESTER R.M., 1986  
Determination of the dissolved anion composition of ancient lakes  
from fossil ostracodes.  
*Geology, v. 14, p. 796-798, sept. 1986*
- FRANCOU B., PIZARRO L., 1985  
El Niño y la sequia en los altes andes centrales (Peru y Bolivia)  
*Bull. Int. Fr. Et. And. XIV, n° 1-2, 1-18.*

- FULTON W., 1983  
Qualitative and quantitative variation in the macrobenthic fauna of the original lake and new lake areas of Great Lake and Arthur's Lake, Tasmania.  
*Aust. J. mar. Freshwat. Res.* 34 : 787-803.
- FUCHS V.E., 1936  
Extinct Pleistocene mollusca from lake Edward, Uganda, and their bearing on the Tanganyika problem.  
*J. Limn., Soc. (Zool.)*, 40, 93-106.
- GALAT D.L., LIDER E.L., VIGG S., ROBERTSON S.R., 1981  
Limnology of a large, deep, North American terminal lake, Pyramid Lake, Nevada, U.S.A.  
*Hydrobiologia* 82, 281-317 (1981).
- GASSE F., FONTES J.C., ROGNON P., 1974  
Variations hydrologiques et extension des lacs holocènes du désert Danakil.  
*Palaeo<sup>3</sup>*, 15, (1974) : 109-148.
- GASSE F., 1980  
Late quaternary changes in lake-levels and diatom assemblages on the south-eastern margin of the Sahara.  
*Palaeoecology of Africa* 12 : 333-350.
- GAUDANT J., 1983  
L'ichthyofaune des milieux confinés: intérêt pour l'étude paléolimnologique.  
*in : La vie dans les milieux confinés actuels et anciens. Sciences géologiques, Bull.* 36, 4, Strasbourg 1983.
- GERMAIN H., 1981  
Flore des Diatomées-Diatomophycées eaux douces et eaux saumâtres.  
*Collection "Faunes et flores actuelles" Société nouvelle des éditions Boubée, 11 place Saint Michel 75006 Paris.*
- GILSON H.C. (ed.), 1939-40, 1955  
Reports of the Percy Sladen Trust Expedition.  
*Trans. Limn. Soc. Lond.* 1 (er. 3) 1-357.
- GILSON H.C., 1964  
Lake Titicaca.  
*Verh. Internat. Verein. Limnol.* 15 : 112-127.
- GOLUBIC S., SCHNEIDER J.  
Carbonate dissolution.
- GOUZE Ph., ARGOLLO J., SALIEGE J.F., SERVANT M., 1986  
Interprétation paléoclimatique des oscillations des glaciers au cours des 20 derniers millénaires dans les régions tropicales ; exemple des Andes boliviennes.  
*C.R. Acad. Sc. Paris, t. 303, série II, n° 3, 1986, p. 219-224.*

- GUÉRLESQUIN M., 1981  
Contribution à la connaissance des characées d'Amérique du Sud.  
(Bolivie, Equateur, Guyane française).  
*R H T.*, 14, (4), 381-404, (1981).
- HAAG R.W., 1979  
The ecological significance of dormancy in some rooted aquatic plants.  
*Journal of Ecology* (1979), 67, 727-738.
- HAAS F., 1957  
Eine neue endemische Schnecke aus dem Titikaka-See.  
*Arch. Moll.*, Band 86, n° 4/6, 137-139, Frankfurt am Main 28/12/57.
- HAKANSON L., 1982  
Bottom dynamics in lakes.  
*Hydrobiologia*, 91, 9-22, (1982).
- HAMILTON-TAYLOR J., WILLIS M., 1984  
Depositional fluxes of metals and phytoplankton in Windermere as  
measured by sediment traps.  
*Limnol. Océanogr.*, 29, (4), 695-710, 1984.
- HARDIE L.A., EUGSTER H.P., 1970  
The evolution of closed basin-brines.  
*Mineral Soc. Amer. Spec. Pap.* 3, p. 273-290.
- HASTENRATH S., KUTZBACH J.E., 1983  
Paleoclimatic estimates from water and energy budgets of East African  
lakes.  
*Quaternary Research* 19, 141-153, (1983).
- HART R.C., 1979  
The invertebrate communities : zooplankton, zoobenthos and littoral  
fauna.  
*In B.R. Allanson (ed.), Lake Sibaya, W. Junk, The Hague : 108-161.*
- HART R.C., 1981  
Population dynamics and demography of an estuarine (*Pseudodiaptomus  
hessei*) in Lake Sibaya, a subtropical freshwater coastal lake.  
*J. Limnol. Soc. sth. Afr.*, 7, 13-23.
- HART R.C., 1985  
Seasonality of aquatic invertebrates in low-latitude and Southern  
Hemisphere inland waters.  
*Hydrobiologia* 125, 151-178, (1985).
- HELMENS K.F., KUHR P., 1986  
Middle and Late Quaternary vegetational and climatic history of the  
Panamo de Agua Blanca (Eastern Cordillera, Colombia).  
*Palaeo*<sup>3</sup>, vol. 56, n° 3/4, p. 291-336, sept. 1986.

- HERMAN P.M.J., HEIP C., 1982  
Growth and respiration of *Cyprideis torosa* Jones 1850 (Crustacea, Ostracoda).  
*Oecologia (Berl)* (1982) 54, 300-303.
- HEUSSER C.J., 1981  
Palynology of the last interglacial-glacial cycle in midlatitudes of Southern Chile.  
*Quaternary Research* 16, 293-321, (1981).
- HEUSSER C.J., 1983  
Late-Glacial-Holocene Climate of the District of Chile.  
*Quaternary Research* 22, 77-90, (1984).
- HILLAIRE-MARCEL C., RISER J., ROGNON P., PETIT-MAIRE N., ROSSO J.C., SOULIE-MARCHE I., 1983  
Radiocarbon chronology of Holocene hydrologic changes in Northeasters Mali.  
*Quaternary Research* 20, 145-164, (1983).
- HILLER D., 1972  
Untersuchungen zur Biologie und zur ökologie limnischer Ostracoden aus der umgebung von Hamburg.  
*Arch. Hydrobiol./Suppl.* 40, 4, 400-497, Stuttgart, zember 1972.
- HILTERMANN H., 1966  
Klassifikation rezenter Brack-und Salinar-wässer in ihrer Anwendung für fossile Bildungen.  
*Z. dtsh. geol. gesell. Stuttgart*, t. 115, n° 2-3, p. 464-496.
- HOFF C.C., 1943  
Seasonal changes in the Ostracod fauna of temporary ponds.  
*Ecology, Durham N.C.*, 24, p. 116-118.
- HOFF C.C., 1944  
The origin of Neartic fresh-water Ostracods.  
*Ecology, Brooklyn, NY*, 25 (3), 369-372.
- HOFMAN E.A., 1966  
Ecologie des Ostracodes actuels et novocaspiens de la mer Caspienne.  
*Moscou 1966. (En Russe)*.
- HUANG BAO-REN, YANG LIU-FA, FAN YUN-QI, 1985  
Ostracodes from surface deposits of recent Lakes in Xizang.  
*Acta Micropalaeontologica Sinica*, vol. 2, n° 4, Dec. 1985.
- HURLBERT S.H., BERRY R.W., LOPEZ M., PEZZANI S., 1976  
Lago Verde and Lago Flaco : Gypsum-bound lakes of the Chilean altiplano.  
*Limnology and Oceanography*, vol. 21, (5), p. 637-645, sept. 1976.

- HUTCHINSON G.C., LOFFLER H., 1956  
The thermal stratification of lakes.  
*Proc. Nat. Acad. i.*, 42, 84-86.
- HUTCHINSON G.E., 1957  
A treatise on Limnology.  
*Geography, Physics and Chemistry.*  
John Wiley et Sons, Inc., New York, London, Sydney.
- ILTIS A., 1984  
Algues du lac Titicaca et des lacs de la vallée d'Icchu Khota (Bolivie).  
*Cryptogamie, Algologie*, v. 2-3, 85-108.
- ILTIS A., RISACHER F., SERVANT-VILDARY S., 1984  
Contribution à l'étude hydrobiologique des lacs salés du sud de l'Altiplano bolivien.  
*Rev. Hydrobiol. trop.* 17, (3), 259-273.
- IMBERGER J., 1985  
Thermal characteristics of standing waters : an illustration of dynamic processes.  
*Hydrobiologia* 125, 7-29, (1985).
- ISHIZAKI K., 1975  
Morphological variation in *Leguminocythereis ? hodgii* (Brady), Ostracoda (Crustacea), from Japon.  
*Bull. Amer. Paleont.*, v. 65, n° 282, p. 247-262, 1975, *Biology and Paleobiology of Ostracoda*.
- JACKEL D., 1979  
Run-off and fluvial processes in the Tibesti mountains as indicators of climatic history in the central Sahara during the late Pleistocene and Holocene.  
*Palaeoecology of Africa* 11, 13-44.
- JOHNSON G.D., RAYNOLDS R.G.H., 1976  
Late cenozoic environments of the Koobi-Fora formation : the upper member along the western Koobi-Fora ridge.  
*In Coppens Y., Howell F.C., Isaac G.L., Leakey F.F. (eds). Earliest Man and environments in the lake Rudolf basin stratigraphy, Paleocology and Evolution, Chicago/London : University of Chicago Press, 79-93.*
- JOHNSTON M., COHEN A., 1986  
Modes of lacustrine speciation as revealed by patterns of variability in two endemic gastropods from lake Tanganyika.  
*N. Amer. Paleo. Convention, A 22, Abst.*, 1986.
- JONASSON P.M., 1978  
Zoobenthos of lakes.  
*Verh. int. Ver. Limnol.*, 20, 13-37.

- JONES D.H., 1986  
The effect of afforestation on fresh waters in Tayside, Scotland.  
Zooplankton and other microfauna.  
*Hydrobiologia* 133, 223-235, (1986).
- JONES B.F., RETTIG S.L., EUGSTER H.P., 1967  
Silica in alkaline brines.  
*Science*, vol. 158, p. 1310-1314, 22 august, 1967.
- KAESLER R.L., 1975  
Morphology of *Cypridopsis vidua* (O.F. MULLER) : Variation with environment.  
*BAP*, vol. 65, 225-244, 1975.
- KEEN M.C., 1972  
The paleobiology of some upper Palaeogene fresh-water ostracodes  
*BAP*, vol. 65, 271-284, 1975.
- KELTS K., HSU K.J., 1978  
Freshwater carbonate sedimentation.  
*in Lakes : chemistry, geology, physics*, p. 295-323, Ed. : Abraham Lerman, 1978.
- KESSLER A., MONHEIM F., 1968  
Der Wasserhaushalt des Titicacasees nach neueren Messergebnissen.  
*Erdkunde, Arch. für wisseur geogr.*, 22, (4) : 275-283.
- KESSLER A., 1963  
Über Klima und Wasserhaushalt des Altiplano (Bolivien-Peru) während des Hochstaudes der letzten Vereisung.  
*Erdkunde*, 17, 165-173.
- KESSLER A., 1970  
Über dem Jahresgang der potentiellen Verdunstung in Titicaca-Becken  
*Arch. Met. geoph. Bioklimatol. Ser. B*, 18 : 239-252.
- KEYSER D., 1976.  
Ecology and zoogeography of recent brackish-water ostracoda (Crustacea) from South-West Florida.  
*Sixth Intern. Ostracod Symposium, Saalfelden*, p. 207-222.
- KIDWELL S.M., 1986  
Models for fossil concentrations : palobiologic implications.  
*Paleobiology*, 12, (1), p. 6-24.
- KIEFER F., 1957  
Freilebende Ruderfusskrebse (Crustacea, Copepoda) des Titicacasees.  
*Veröff. Zool. Staatssamml. Munchen* 4, 125-150.

- KIRK J.T.O., 1985  
Effects of suspensoids (turbidity) on penetration of solar radiation in aquatic ecosystems.  
*Hydrobiologia* 125, 195-208, (1985).
- KIRKISH M.H., TAYLOR M.J., 1984  
Micrometeorological measurements at Lake Titicaca (Peru-Bolivia)  
*Verh. internat. Verein. Limnol.*, 22, 1232-1236; Stuttgart, Oktober 1984.
- KISS R., 1959  
Quelques ostracodes nouveaux et intéressants de la région de l'extrémité Nord du lac Tanganyka.  
*Rev. Zool. Bot. Afr.*, LIX, 1-2.
- KRSTIC N., 1974  
Variability of *Candoninae* adductor scars.  
*Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg, (NF) 18/19, (Suppl.)*, 309-314, Hamburg 1976.
- KOTZIAN S.C.B., 1974  
New Fresh-water Ostracodes of the genus *Chlamydotheca* from Brazil. Ecology, Geographic Distribution and Stratigraphical Position.  
*Anais da Academia Brasileira de Ciências*, vol. 46, (1974), N° 3/4, p. 423-467.
- KUIPER J.G.J., HINZ W., 1983  
Zür Fauna der kleinmuscheln in den Anden (Bivalvia : Sphaeriidae).  
*Archiv für Molluskenkunde* 114, (1983) 4/6, 137-156, Frankfurt am Main, 2.3.1984.
- KUNZEL F., KESSLER A., 1986  
Investigation of level change of Lake Titicaca by maximum entropy spectral analysis.  
*Arch. Met. Geoph. Biol., Ser. B.* 36, 219-227, (1986).
- KUTZBACH J.E., GUETTER P.J., 1984  
Sensitivity of late glacial and holocene climates to the combined effects of orbital parameter changes and lower boundary condition changes : " snapshot " simulations with a general circulation model for 18, 9 and 6 ka BP.  
*Annals of Glaciology*, 5, 85-87, 1984.
- KUTZBACH J.E., STREET-PERROTT F.A., 1985  
Milankovitch forcing of fluctuations in the level of tropical lakes from 18 to 0 kyr BP.  
*Nature*, vol. 317, 130-134, 12 september 1985.
- LABOURG P.J., 1986  
Structure et évolution de la macrofaune invertébrée des écosystèmes lagunaires aménagés du bassin d'Arcachon. Application du concept de stratégie cénotique.  
*in recherches d'écologie théorique. Maloine S.A. éd. Paris*, p. 279-295.

- LALOU C., 1957  
Formation expérimentale des carbonates dans le milieu marin.  
Nouveaux résultats obtenus dans des cultures de longue durée.  
*Revue de géographie physique et de géologie dynamique.* (2)  
vd. 1, fasc. 2, p. 93-98, 5 fig., Paris, 1957.
- LALOU C., 1957  
Studies on bacterial precipitation of carbonates in sea water.  
*J. Sed. Petrol.*, 27, 190-195.
- LAVENU A., 1978  
Néotectonique des sédiments Plio-Quaternaires du Nord de l'Altiplano  
bolivien (région de La Paz - Ayo-Ayo-Umala).  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol.*, vol. X, n° 1, 115-126.
- LAVENU A.  
Origine et évolution néotectonique du lac Titicaca.  
*Revue d'H.T. cah. O.R.S.T.O.M.*, 14, (4), 289-297, (1981).
- LAVENU A., FORNARI M., SEBRIER M., 1984  
Existence de deux nouveaux épisodes lacustres quaternaires dans  
l'Altiplano péruvo-bolivien.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol.*, vol. XIV, n° 1, 1984 : 103-114.
- LAUZANNE L., FRANC J., 1979  
Las truchas de los lagos del valle de Hicchu Kkota.  
in : *Limnologia de los lagos Kkara-Kkota y kkotia - Convenia  
UMSA-ORSTOM*, p. 27-37.
- LAUZANNE L., 1982  
Les Orestias (Pisces, Cyprinodontidae) du Petit lac Titicaca.  
*Rev. Hydrobiol. trop.* 15, (1), 39-70.
- LAZZARO X., 1981  
Biomasses, peuplements phytoplanctoniques et productivité primaire  
du lac Titicaca.  
*Rev. Hydrobiol. trop.* 14 (4), 349-380.
- LERNER-SEGGEV R., 1971  
*Limnocythere titicaca* new species (Ostracoda, Cytheridae)  
from Lake Titicaca, Bolivia.  
*Crustaceana (Leiden)*, 25, (1), 88-94.
- LEVEQUE C., DEJOUX D., LAUZANNE L., 1979  
La faune benthique du lac Tchad : Ecologie, peuplements et bio-  
masses.  
*Document préparé pour S.I.L., U.N.E.P. Workshop on African Lim-  
nology, Univ. Nairobi, 1979.*

- LIEBAU A., 1972  
The left-right variation of the ostracode ornament.  
*B.A.P.*, vol. 65, 77-86, 1975
- LIEBAU A., 1976  
Carapace ornamentation of the ostracoda Cytheracea : principles of evolution and functional significance.  
*Sixth. Intern. Ostracod Symposium, Saalfelden*, p. 107-120.
- LIKENS G.E., 1985  
An experimental approach for the study of ecosystems.  
*Journal of Ecology (1985)*, 73, 381-396.
- LINDROTH S., 1956  
Taxonomic and zoogeographical studies of the ostracod fauna in the inland waters of East Africa.  
*Zool. Bidrag Uppsala*, 30, 43-156.
- LIVINGSTONE D.A., 1980  
Environmental changes in the Nile headwaters. In : M.A.S. Williams et H. Faure (eds), *The Sahara and the Nile*.  
*Balkema, Rotterdam*, 339-360.
- LOFFLER H., 1961  
Zur Systematik und Okologie der chilemischen Süßwasserentomostraken.  
*Beiträge zur neotropischen fauna. II. Band. Heft 3.*, p. 143-222.
- LOFFLER H., 1963  
Zur ostrakoden und copepoden fauna ekuadors.  
*Arch. Hydrobiol.*, 59, 2, 196-234, Stuttgart, April 1963.
- LOFFLER H., 1964  
The limnology of tropical high-mountain lakes.  
*Verh. Internat. Verein. Limnol. XV*, 176-193, Stuttgart, buar 1964.
- LOFFLER H., 1972  
The evolution of ostracode faunas in alpine and prealpine lakes and their value as indicators.  
*BAP.*, vol. 65, 433-444, 1975
- LOFFLER H., 1973  
Tropical high mountain lakes of new Guinea and their zoogeographical relationship compared with other tropical high mountain lakes.  
*Alpine et Arctic Res.* 5, A 193-A 198.
- LOFFLER H., 1983  
Changes of the benthic fauna of the profundal zone of Traunsee (Austria) due to salt mining activities.  
*Hydrobiologia* 103, 135-139, (1983).

- MABERLY S.C., SPENCE D.H.N., 1983  
Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants.  
*Journal of Ecology* (1983), 71, 705-724.
- MACAN T.T., 1963  
Freshwater ecology.  
*M.A. Dh.C. Longmans.*
- MacFADDEN B.J., SILES O., ZEITLER P., JOHNSON N.M., CAMPBELL K.E.Jr., 1983  
Magnetic polarity stratigraphy of the Middle Pleistocene (ENSENADAN)  
Tarija formation of Southern Bolivia.  
*Quaternary Research*, 19, 172-187 (1983).
- MacGREGOR Don L.;, 1969  
The reproductive potential, life history and parasitism of the  
freshwater ostracod *Darwinula stevensoni* (Brady and Robertson).  
*in : Symposium de Hull*, p. 194-221.
- MAC LACHLAN A.J., 1969  
The effect of aquatic macrophytes on the variety and abundance  
of benthic faunas in a newly created lake in the tropico (lake  
Kariba).  
*Archiv Hydrobiologie*, 66, 212-231.
- MAGLIONE G., 1974  
Géochimie et mécanismes de mise en place actuelle des évaporites  
dans le bassin tchadien.  
*Bull. Liaison ass. Sénégal. Etude Quatern.*, 42-43, 33-44.
- MAHE J., DEVILLERS C., 1981  
Stabilité de l'espèce et évolution : la théorie de l'équilibre  
intermittent ('punctuated equilibrium').  
*Geobio*, n° 14, fasc. 4, p. 477-491, Lyon.
- MAYR E., 1974  
Population, espèces et évolution.  
*Hermann, Paris*, 496 p.
- MEISCH C., 1984  
Revision of the recent western europe species of genus *Potamocypris*  
(Crustacea, Ostracoda)  
*Travaux scientifiques du Musée d'Histoire Naturelle de Luxembourg*,  
Part. I, ISSN 0251-2424.
- MEISCH C., 1985  
Revision of the recent west european species of the genus  
*Potamocypris* (Crustacea, Ostracoda).  
*Travaux scientifiques du Musée d'Histoire Naturelle de Luxembourg*  
Part. II, ISSN 0251-2424.

- MELACK J.M., 1985  
Interactions of detrital particulates and plankton.  
*Hydrobiologia* 125, 209-220, (1985).
- MICHEL P, 1980  
The southwestern Sahara margin : sediments and climatic changes during the recent quaternary.  
*Palaeoecology of Africa* 12, 297-306.
- MICHEL P.J., 1981  
A late Holocene (ca. 4500-2300BP.) climatic chronology the Southwestern Sahara.  
*Palaeoecology of Africa* 13, 53-60.
- MILLBRINK G., 1977  
On the limnology of two alkaline lakes (Nakuru and Naivaska) in the eastern Rift Valley system of Kenya.  
*Internationale Revue Gesamen Hydrobiologie*, 62, 1-17.
- MITCHELL D.S., ROGERS K.H., 1985  
Seasonality/aseasonality of aquatic macrophytes in Southern Hemisphere inland waters.  
*Hydrobiologia* 125, 137-150 (1985)
- MONHEIM F., 1956  
Beitrag zur klimatologie und hidrologie des Titicacabeckens.  
*Sellbsvel d. Geographi. Int. de Univ. Heidelberg*, 152 p.
- MONTEZ R., 1889  
Sur quelques cladocères et sur un ostracode nouveaux du lac Titicaca.  
*Revue Biol. Nord France* 1, 419-429.
- MOURGUIART P., CARBONEL P., PEYPOUQUET J.P., WIRRMANN D., VARGAS C., 1986  
Late Quaternary palaeohydrology of Lake Huiaymarca (Bolivia).  
*Hydrobiologia*, 143, 191-197, (1986).
- MOURGUIART Ph., 1986  
Les ostracodes actuels de l'Altiplano bolivien - Modèle de répartition.  
Séminaire "Paléolacs-Paléoclimats", Bondy, 29-30 janvier 1987.
- MULLER G.W., 1900  
Deutschlands Süßwasser-ostracoden.  
*Loogica* 12, 1-112.
- NEWELL N.D., 1949  
Geology of the Lake Titicaca Région, Pem and Bolivia.  
*Geol. Soc. Amer. Memoirs* 36, 1-111.

- NEWKLA P., GUNATILAKA A., 1982  
Benthic community metabolism of three Austrian pre-alpine lakes of different trophic conditions and its oxygen dependency.  
*Hydrobiologia* 92, 531-536 (1982).
- NILSSEN J.P., 1984  
Tropical lakes-functional ecology and future development : The need for a process-orientated approach.  
*Hydrobiologia* 113, 231-242 (1984).
- OERTLI H.J., 1970  
The aspect of ostracode faunas. A possible new tool in petroleum sedimentology.  
*Colloque Pau* 137-151.
- OERTLI H.J., GROSDIDIER E., LE FEVRE J., 1982  
Ostracoda in Petroleum exploration  
in : *Applications of Ostracoda* (R.F. Maddocks, Univ. Houston Geosc. 1983, 19-34.
- OLIVEIRA ALMEIDA (de) L.F., 1986  
Estudio sedimentológico de testigos del lago Titicaca. Implicaciones paleoclimáticas.  
*Tesis de Grado, UMSA, La Pay, Bolivia, 134 p.*
- OWEN R.B., BARTHELME J.W., RENAUT R.W., VINCENS A., 1982  
Palaeolimnology and archaeology of Holocene deposits north-east of Lake Turkana, Kenya.  
*Natura*, vol. 298, p. 523-529, 5 august 1982.
- PALWLEY A.L., ALFARO R., 1984  
Zooplankton in the Lake Titicaca ecosystem : The importance of regenerated nitrogen to phytoplankton productivity.  
*Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22, 1258-1263, Stuttgart, Oktober 1984.
- PEYPOUQUET J.P., CARBONEL P., 1979-1980  
Les ostracodes et la mise en évidence d'un changement du bassin d'alimentation du lac Turkana (Ethiopie, Kenya) pendant le Pleistocène.  
*Recherches géologiques en Afrique*, n° 5, o. 146-148.
- PEYPOUQUET J.P., CARBONEL P., 1980  
Les ostracodes indicateurs des paléoenvironnements lacustres des rifts de l'Afrique orientale au Plio-Pleistocène.  
*C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 290 (25 février 1980) Série D, p. 563-566.
- PEYPOUQUET J.P., CARBONEL P., TAIEB M., TIERCELIN J.J., PERINET G., 1983  
Ostracodes and mineralogical assemblages in hydrological paleoenvironment of Hadar formation, Afar depression Ethiopia.  
*IIIth. Int. Symp. on Ostracoda Houston, Geosc., 1983, p. 277-285, 3 fig.*

- PEYPOUQUET J.P., GROUSSET F., MOURGUiART Ph., 1986  
Paleoceanography of the Mesogean Sea based on ostracods of the northern Tunisian continental shelf between the Late Cretaceous and Early Paleogene.  
*Geologische Rundschau* 75/1, 159-174, Stuttgart, 1986.
- PEYPOUQUET J.P., CARBONEL P., DUCASSE O., FARMER M., LETE C.,  
Environmentally cued polymorphism of ostracods. A theoretical and practical approach. A contribution to geology and to the understanding of ostracod evolution.
- PINTO I.D., BENDER KOTZIAN S.C., 1961  
Novos ostracodes da familia darwinulidae e a variacao das impressoes musculares.  
*Bol. I.C.N.*, n° II, p. 5-64, Pr IXI, 1 tab.
- PINTO I.D., PINTO DE ORNELLAS L., 1965  
A new brackwater ostracode *Cyprideis riogrensis* PINTO & ORNELLAS sp.nov. from southern Brazil and its ontogenetic carapace development.  
*Publicação especial n° 8, Grafica da universidade do Rio Grande do Sul. Esc. Geol. P. Alegre. Publ. Esp. n° 8, p. 1-80, pl. I-XIV, 1 Map June 1965.*
- PITTS DINER M., ODUM E.P., HENDRIX P.F., 1986  
Comparison of the roles of ostracods and Cladocerans in regulating community structure and metabolism in freshwater microcosms.  
*Hydrobiologia* 133, 59-63, (1986).
- POKORNY V., 1970  
The diversity of fossil ostracode communities as an indicator of palaeogeographic conditions.  
*Colloque Pau*, 45-62.
- POLUNIN N.V.C., 1984  
The decomposition of emergent macrophytes in fresh water.  
*Advances in ecological research*, vol. 14, p. 115-165.
- PORA E., 1969  
L'importance du facteur rhopique (équilibre ionique) pour la vie aquatique.  
*Verh. Internat. Verein Limnol., Stuttgart*, vol. 17, 970-986, 20 fig., 3 pl.
- PORTER S.C., 1981  
Pleistocene glaciation in the southern lake district of Chile.  
*Quaternary Research* 16, 263-292 (1981).

- POWELL T., KIRKISH M.H., NEALE P.J., RICHERSON P.J., 1984  
The diurnal cycle of stratification in lake Titicaca : Eddy diffusion.  
*Verh. Intern. Verein Limnol.* 22, 1237-1243, Stuttgart, Oktober 1984.
- QUENEY P., 1974  
Éléments de météorologie.  
Masson (Paris), 300 p.
- RAMADE F., 1978  
Elements d'écologie appliquée.  
2<sup>e</sup> édition, McGraw-Hill, Inc., 576 p.
- RHOADS D.C., LUTZ R.A., 1980  
Topics in geobiology.  
Volume 1. Skeletal growth of aquatic organisms : biological records of environmental change.  
Plenum press. New York and London.
- RICHARD J., 1897  
Entomostracés de l'Amérique du Sud recueillis par Mme V. DEITERS, H. Von IHERING, G.W. MULLER et C.O. POPPE.  
*Mém. Soc. Zool., Fr.*, 8 : 189-199.
- RICHERSON P.J., WIDMER C., KITTEL, 1977  
The limnology of lake Titicaca (Peru-Bolivia). A large, high altitude tropical lake.  
*Institute of Ecology Publication, n° 14, July 1977, University of California, Davis.*
- RICHERSON P.J., NEALE P., WURTSBAUGH W., ALFARO R., VINCENT W., 1984  
Patterns of temporal variation in primary production and other limnological variables in Lake Titicaca, a high altitude tropical lake.  
*Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22, 1231 p., Stuttgart, Oktober 1984.
- RISACHER F., 1978  
Le cadre géochimique des bassins à évaporites des Andes boliviennes.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol., vol. X, p. 37-48, 1978.*
- RISACHER F., 1978  
Genèse d'une croûte de gypse dans un bassin de l'Altiplano bolivien.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol., vol. X, n° 1, p. 91-100, 1978.*
- RISACHER F., EUGSTER H.P., 1979  
Holocene pisoliths and encrustations associated with spring-fed surface pools, Pastos Grandes, Bolivia.  
*Sedimentology (1979), 26, 253-270.*

- RODRIGO L.A., ORTUNO F., VARGAS C., 1979  
Características geológicas, morfológicas y sedimentológicas de los lagos Kkara Kkota y Kkotia.  
in : *Limnologia de los lagos Kkra-Kkota y Kkotia. Lanvenio UMSA-ORSTOM.*
- ROGER J., 1874  
Paléontologie générale.  
*Masson (Paris), X, 419 p., 184 fig.*
- ROGER J., 1975  
Paléontologie évolutive.  
*Masson (Paris), 159 p., 50 fig.*
- ROGER J., 1977  
Paléoécologie.  
*Masson (Paris), 170 p.*
- ROSENFELD A., VESPER B., 1976  
The variability of the sieve-pores in recent and fossil species of *Cyprideis totona* (Jones, 1850) as an indicator for salinity and palaeosalinity.  
in : *Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracoda* p. 55-67.  
*Proceedings of the 6th International Symposium on Ostracods, Saalfelden (Salzburg) July 30 - August 8, 1976.*
- SARS G.O., 1902  
Contribution to the knowledge of the freshwater entomostraca of South America, 2. Copepoda-Ostracoda.  
*Arch. Math. Naturv. 24, 1-46.*
- SAUSSURE (de) M.H., 1858  
Mémoire sur divers crustacés nouveaux des Antilles et du Mexique.  
*Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève, Genève; Austria, 14, (Pt.2), 417-496, 6 pl.*
- SCHELSKE C.L., STOERMER E.F., CONLEY D.J., ROBBINS J.A., GLOVER R.M., 1983  
Early Eutrophication in the lower great lakes : new evidence from biogenic silica in sediments.  
*Science, vol. 222, p. 320-322.*
- SERVANT M., 1970  
Données stratigraphiques sur le Quaternaire supérieur et récent au Nord-Est du lac Tchad.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol. (1970), II, 1, 95-114.*
- SERVANT M., FONTES J.C., 1978  
Les lacs quaternaires des hauts plateaux des Andes boliviennes. Premières interprétations paléoclimatiques.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol., vol. X, n° 1, p. 9-24, 1978.*

- SERVANT M., VILLARROEL R., 1979  
Le problème paléoclimatique des Andes boliviennes et de leurs  
piedmonts amazoniens au Quaternaire.  
*C.R. Acad. Sc. Paris, T. 288, (19 février, 1979) série D - 665-668.*
- SERVANT M., FONTES J.C., ARGOLLO J., SALIEGE J.F., 1981  
Variations du régime et de la nature des précipitations au cours des  
15 derniers millénaires dans les Andes de Bolivie.  
*C.R. Acad. Sc. Paris, t. 292 (11 mai 1981), Série II - 1209-1212.*
- SERVANT M., FONTES J.C., RIEU M., SALIEGE J.F., 1981  
Phases climatiques arides holocènes dans le sud-ouest de l'Amazonie  
(Bolivie).  
*C.R. Acad. Sc. Paris, t. 292 (18 mai 1981) Série II - 1295-1297.*
- SERVANT M., FONTES J.C., 1984  
Les basses terrasses fluviatiles du Quaternaire récent des Andes  
boliviennes. Datations par le  $^{14}\text{C}$ , Interprétation paléoclimatique.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol., vol. XIV, n° 1, 1984, 15-28.*
- SERVANT-VILDARY S., 1978  
Les diatomées des dépôts lacustres quaternaires de l'Altiplano  
bolivien.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol., vol. X, n° 1, 1978, p. 25-36.*
- SERVANT-VILDARY S., 1978  
Les diatomées des sédiments superficiels d'un lac salé, chloruré,  
sulfaté, sodique de l'Altiplano bolivien, le lac Poopo.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol., vol. X, n° 1, p. 79-90, 1978.*
- SERVANT-VILDARY S., 1979  
La flore diatomica de los lagos de Hicchu Kkota.  
*in : Limnologia de los lagos Kkara-Kkota y Kkotia - Convenio UMSA-  
ORSTOM, p. 14-22.*
- SERVANT-VILDARY S., 1979  
Paleolimnologia del lago Kkara Kkota Cordillera Oriental de los Andes.  
*in : Limnologia de los lagos Kkara Kkota y Kkotia - Convenio UMSA-  
ORSTOM, p. 9-13.*
- SHAPIRO J., SWAIN E.B., 1983  
Lessons from the Silica "Decline" in lake Michigan.  
*Science, vol. 221, p. 457-459, 29 july 1983.*
- SOHN I.G., 1974  
Antiquity of adductor muscle attachment scar in *Darwinula* Brady  
& Robertson, 1885.  
*Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg, (NF) 18/19 (Suppl.), 305-308  
Hamburg 1976.*

- SPENCE D.H.N., 1982  
The zonation of Plants in freshwater lakes.  
*Advances in Ecological Research*, vol. 12, p. 37-125.
- STRAKHOV N.M., 1970  
Principales of lithogenesis.  
*New York, Edinburgh : Plenum Publishing Corp/Oliver and Boyd*, 577 p.
- SUESS E., 1979  
Mineral phases formed in anoxic sediments by microbial decomposition of organic matter.  
*Geochimica et Cosmochimica Acta*, vol. 43, p. 339-352, 1979.
- SWAIN F.M., GILBY J.M., 1969  
Some type species of fresh-water ostracoda in the British Museum (natural history).  
in : *the taxonomy, morphology and ecology of recent ostracoda*.  
J.W. Neale Ed., Oliver & Boyd, Edinburgh, p. 495-515.
- SWAIN F.M., 1974  
Evolutionary development of *Cypridopsis* Ostracoda.  
*Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF) 18/19 (Suppl.) 103-118*,  
Hamburg 1976.
- SWAIN F.M., 1976  
Paleoecological implications of Holocene and Late Pleistocene ostracoda, lake Lahonton Basin, Nevada.  
*Sixth Intern. Ostracod Symposium Saalfelden*, p. 309-320.
- SZCZECURA J., 1970  
Seasonal changes in a reared fresh-water species, *Cyprinotus (Heterocypris) incongruens*, and their importance in the interpretation of variability in fossil ostracodes.  
*Colloque Pau*, 191-206.
- TALLING J.F., TALLING I.B., 1965  
The chemical composition of African lake waters. *Internationale Revue Gesamten*.  
*Hydrobiologie*, 50, 421-463.
- TAYLOR M., AQUISE E., 1984  
A climatological energy budget of Lake Titicaca (Peru/Bolivia).  
*Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22, 1246-1251. Stuttgart, Oktober, 1984.
- TOLDERER-FARMER M., CARBONEL P., 1985  
Le polymorphisme, marqueur des variations physico-chimiques dans les environnements et paléoenvironnements limniques.  
*IV. Int. Symp. Paleolimnology, Ossiach, Austria*, p. 87.
- TOLDERER-FARMER M., 1985  
Causalité des variations morphologiques de la carapace chez les ostracodes. Essai d'interprétation sur des populations actuelles et fossiles.  
*Thèse Univ. Bordeaux I, Dr. en Océanologie*, p. 1-285, 11 tabl., 94 fig. 13 pl., 2 annexes.

- TOGERSEN T., DE DECKKER P., CHIVAS A.R., BOWLER J.M., 1986  
Salt lakes : a discussion of processes influencing palaeoenvironmental interpretation and recommendations for future study.  
*Palaeoeco., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 54 (1986), 7-19.
- TRESSLER W.L., 1954  
Fresh-water ostracoda from Brazil.  
*Proceedings of the united states national museum*, vol. 100, p. 61-83, Washington.
- TRIEBEL E., 1939  
Zur Ostracoden-Fauna von Brasilien.  
*Senckenbergiana*. Band 21. Nummer 5/6, Seite 363-374, Frankfurt a.M. 1939
- TURPEN J.B., ANGELL R.W., 1971  
Aspects of molting and calcifications in the Ostracod *Heterocypris*.  
*Biol. Bull.*, 140, 331-338, (April, 1971).
- VAN DERHAMMEN T., URREGO G.C., 1978  
Prehistoric man on the Sabana de Bogota : data for an ecological prehistory.  
*Palaeo*<sup>3</sup>, 25 (1978) : 179-190.
- VAN DOUWE C., NERESHEIMER E., VAVRA V., KEILHACK L., 1961  
Heft II. Copepoda, Ostracoda, Malacostraca die Süßwasserfauna Deutschlands.
- VAN HARTEN D., 1979  
Some new shell characters to diagnose the species of the *Ilyocypris gibba biplicata bradyi* group and their ecological significance.  
in : *Taxonomy, Biostratigraphy and Distribution of Ostracodes, Proceedings of the VII International Symposium on Ostracodes Belgrade, 1979.*
- VAN HARTEN D., 1982  
Resource competition as a possible cause of sex ratio in benthic Ostracodes.  
in : *Applications of Ostracoda (R.F. Maddocks) Univ. Houston Geosc. 1983, 568-580.*
- VAN MORKHOVEN E.P.C.M., 1962  
Post-Palaeozoic Ostracoda.. Their morphology, taxonomy and economic use.  
I : *Amsterdam-London - New-York, 204 p.*
- VAN MORKHOVEN F.P.C.M., 1963  
Post-palaeozoic ostracoda. Their morphology, taxonomy and economic use.  
Volume II - Generic descriptions.  
*Elsevier publishing company Amsterdam-London-New-york, 1963.*

- VAN ZINDEREN BAKKER E.M., MERCER J.H., 1986  
Major late Cainozoic climatic events and palaeoenvironmental changes in Africa viewed in a world wide context.  
*Palaeo<sup>3</sup>*, vol. 56, n° 3/4, p. 217-236, sept. 1986.
- VARGAS C., 1982  
La sédimentation lacustre subactuelle d'un bassin intramontagneux : le lac Titicaca (partie lac Huinaynaica-Bolivie).  
*Thèse 3ème cycle, Bordeaux I, 91 p.*
- VESPER B., 1972  
To the problem of nodding on *Cyprideis torosa* (Jones, 1850).  
*BAP*, vol. 65, 205-216, 1975.
- VINCENS A., 1982  
Palynologie, environnements actuels et plio-pleistocenes a l'Est du lac Turkana (Kenya).  
*Thèse Dr. d'Etat-Sciences, Université d'Aix-Marseille II.*
- VINCENS A., 1984  
Environnement végétal et sédimentation pollinique lacustre actuelle dans le bassin du lac Turkana (Kenya).  
*Revue de paléobiologie, volume spécial, ISSN 0253-6730, p. 235-242, Genève, avril 1984*
- VINCENT B., 1986  
Variations mensuelles de la structure de communautés benthiques littorales d'eau douce en climat froid.  
*Hydrobiologia 133, 259-270 (1986).*
- VINCENT W.F., WURTSBAUGH W., VINCENT C.L., RICHEYSON P.J., 1984  
Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high-altitude lake. (Lake Titicaca, Peru-Bolivia): Application of physiological bioassays.  
*Limnol. Oceanogr.*, 29 (3), 1984, 540-552.
- VINER A.B., 1985  
Thermal stability and phytoplankton distribution.  
*Hydrobiologia 125, 47-69, (1985).*
- WETZEL R.G., 1983  
Limnology.  
*W.B. Saunders, Philadelphia, PA, 767 p.*
- WHATLEY R.C., 1974  
Association between Podocopid Ostracoda and some animal substrates.  
*Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg.*, (NF) 18/19 (Suppl.) 191-200, Hamburg, 1976.

- WHATLEY R.C., CHOLICH Teresa del Carmen, 1974  
A new Quaternary ostracod genus from Argentina.  
*Palaeontology*, vol. 17, Part.3, p. 669-684, pl. 96-97.
- WHATLEY R.C., 1982  
Some preliminary observations on certain mechanical and biophysical properties of the Ostracode carapace.  
*in : Fossil and Recent Ostracods B.M.S. Series. Ellis Howood, 1982*  
493 p., ; p. 76-104, ch. 5.
- WHATLEY R., 1983  
The application of Ostracoda to palaeoenvironmental analysis.  
*in : Applications of ostracoda (R.F. Maddocks, ed.) Univ. Houston Geosc., 1983, 51-77.*
- WHITESIDE M.C., 1983  
The mythical concept of eutrophication.  
*Hydrobiologia 103, 107-111 (1983).*
- WIRRMANN D., 1981  
Rapport de stage, dactylographié, inédit, 17 p. Marseille-Luminy, Mars 1981.
- WIRRMANN D., FONTES J.C., 1982  
Oxygène 18, Carbone 13, Carbone 14 dans quatre carottes du lac Huinaymarca (Bolivie). Premiers résultats.  
*Rapport, inédit, 13 p., Bondy.*
- WIRRMANN D., OLIVEIRA ALMEIDA (de) L.F., 1987  
Low Holocene level (7700 to 3650 years ago) of lake Titicaca (Bolivia, South America).  
*Paleo<sup>3</sup>, in press.*
- WIRRMANN D., MOURGUIART Ph., 1987  
Oscillations et paléosalinités des lacs du Quaternaire récent en Bolivie.  
*Séminaire "Paléolacs-Paléoclimats" Bondy, 29-30 janvier 1987.*
- WURDIG N.L., 1983  
Fresh and brackish-water ostracodes from the East-Coast of the state of Rio Grande do Sul Brazil.  
*in : applications of Ostracoda (R.F. Maddocks, ed.) Univ. Houston Geos. 1983, 591-604.*
- WURTSBAUGH W., VINCENT W.F., ALFARO R., VINCENT C.L., 1984  
Nitrogen limitation in a tropical alpine lake, lake Titicaca (Peru/Bolivia).  
*Verh. Internat. Verein. Limnol., 22, 1252, Stuttgart, Oktober, 1984.*

- WYRTKI K., 1979  
El Nino.  
*La recherche* n° 106 décembre 1979 Vol. 10, p. 1212-1220.
- YANG SHI-ZHONG, 1982  
Paleoecology of late Eocene and Oligocene Ostracoda from Bohai Bay Basin.  
*in : Applications of ostracoda (R.F. Maddocks, ed.) Univ. Houston Geosc., 1983, 286-312.*
- YBERT J.R., 1984  
Diagramme sporopollinique de la coupe holocène du Rio Chuquiaguillo sur l'Altiplano bolivien.  
*Cah. O.R.S.T.O.M., sèr. Géol., vol. XIV, n° 1, p. 29-34.*
- YBERT J.P., 1987  
Spectres palynologiques de tourbières et de sédiments lacustres de la fin du Pleistocène et de l'Holocène des Andes de Bolivie.  
*Séminaire "Paléolacs-Paléoclimats". Bondy, 29-30 janvier, 1987.*

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

=====

PLANCHE I

---

- *Chlamydotheca incisa*

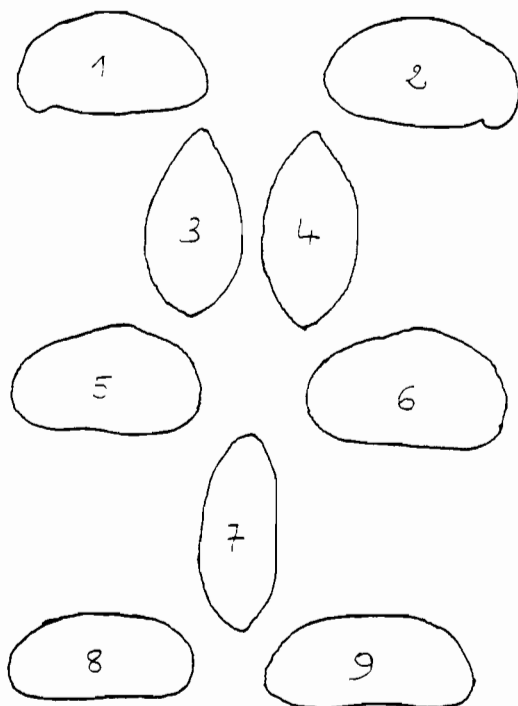
1. VG., vue externe, Huatajata, (X 26.5)
2. VG., vue interne, Huatajata, (X 26.5)
3. C., vue dorsale, Huatajata, (X 28)

- *Chlamydotheca aff. riograndensis*

4. C., vue dorsale, Huatajata, (X 36)
5. VD., vue externe, Huatajata, (X 35.5)
6. VG., vue interne, Huatajata, (X 36)

- *Herpetocypris sp.*

7. C., vue dorsale, baie de Challa, (X 32)
8. VG., vue interne, prélèvement 439. (X 31.5)
9. VG., vue externe, prélèvement 439 (X 32)



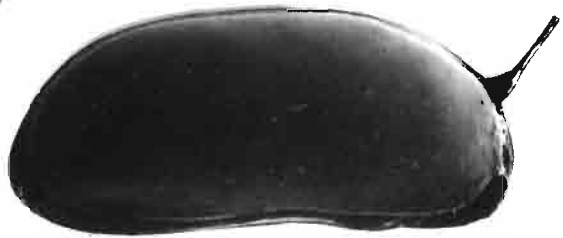
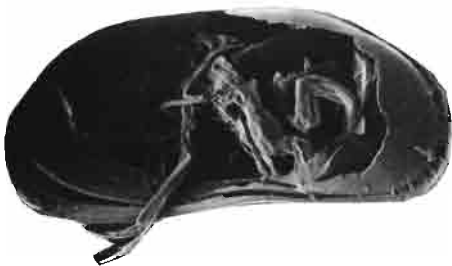
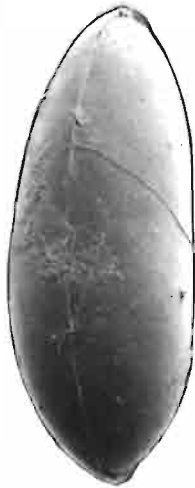
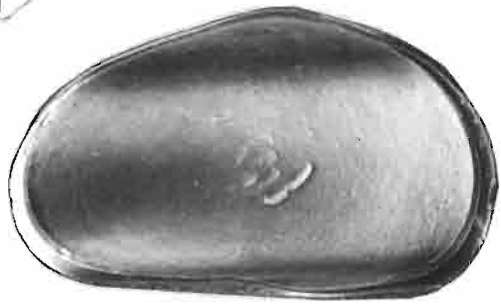
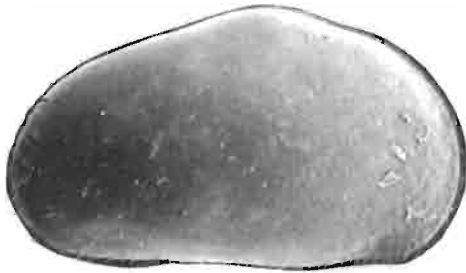
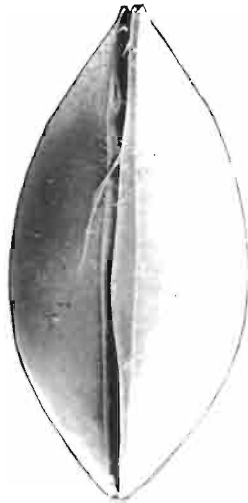
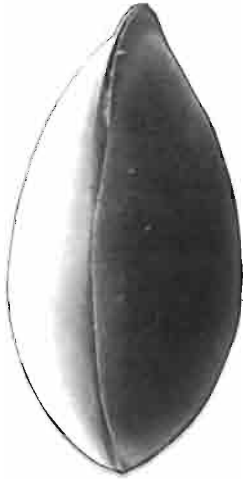
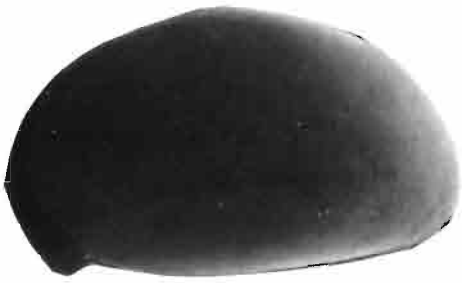


PLANCHE II

---

- *Eucypris virens* ?

1. VG., vue externe, Log. 3, (X 33)
2. VG., vue externe, Log. 3, (X 32)
3. détail zone postérieure, (X 518)
4. VG., vue interne, Log. 3, (X 30)
5. C., vue ventrale, Log.3, (X 32)
6. VD., vue externe, Log. 3, (X 32)

- *Eucypris* sp.

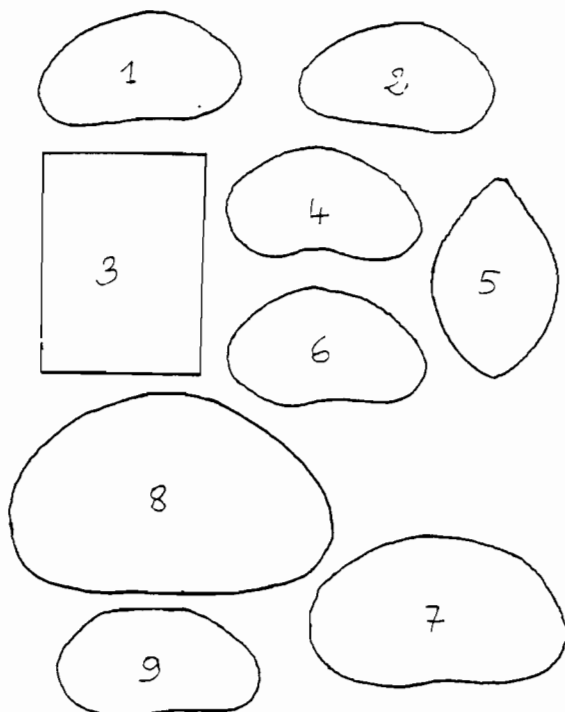
7. VG., vue interne, S4-4, (X 100)

- *Ind.* sp. 1

8. Vue externe, S4-4, (X 100)

- *Ind.* sp. 2

9. Vue interne, Uru-Uru, (X 86)



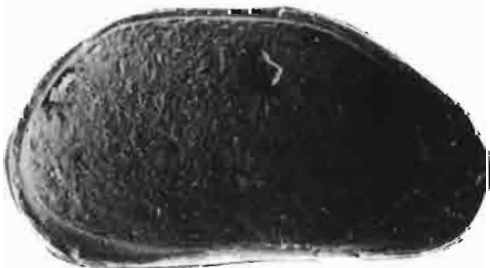
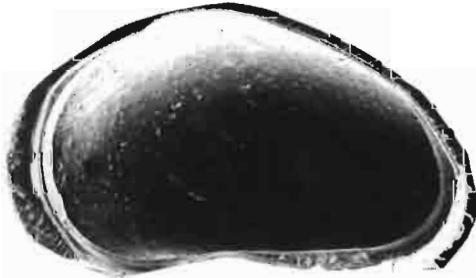
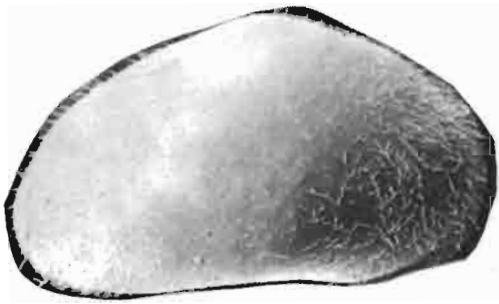
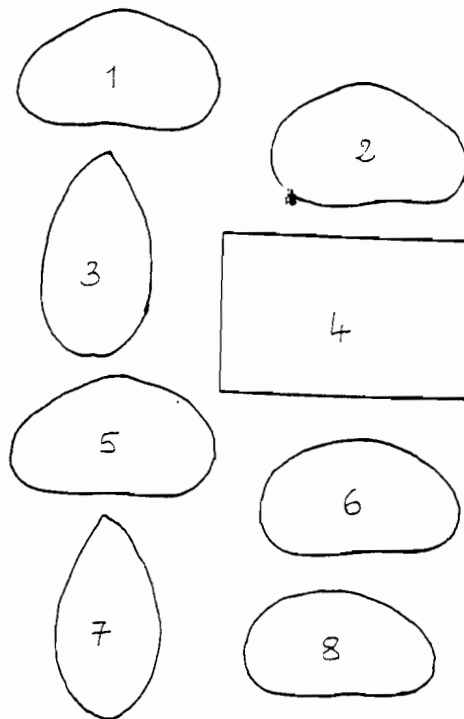


PLANCHE III

---

- *Eucypris* sp. :

1. VG., vue interne, Log. 2, (Tacata), (X 54)
2. VG., vue interne, Log. 2, (X 51)
3. C., vue ventrale, Log. 2, (X 51)
4. Détail des empreintes musculaires centrales, (X 207)
5. VD., vue interne, Log. 2, (X 54)
6. VG., vue interne, Log. 5, (X 46)
7. C., vue dorsale, Log. 5, (X 49)
8. C., vue externe, Log. 5, (X 47)



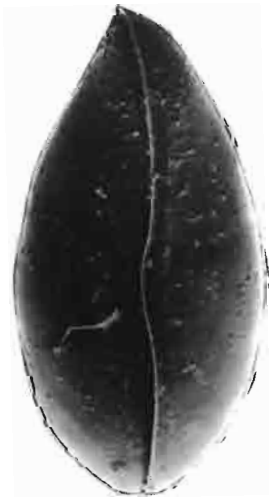
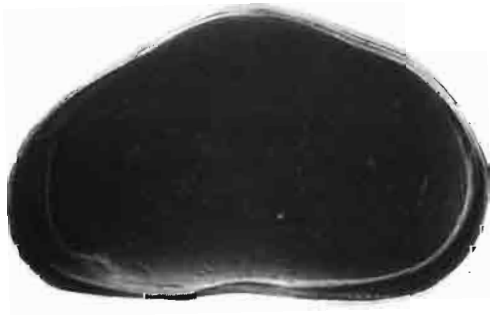
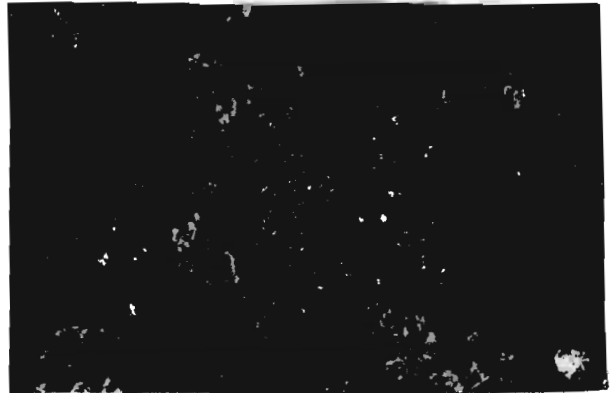
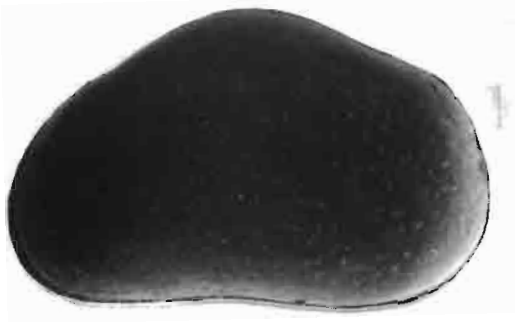


PLANCHE IV

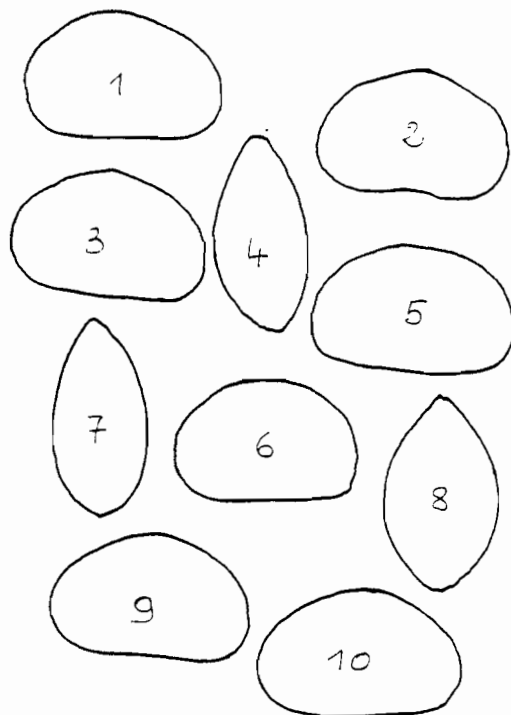
---

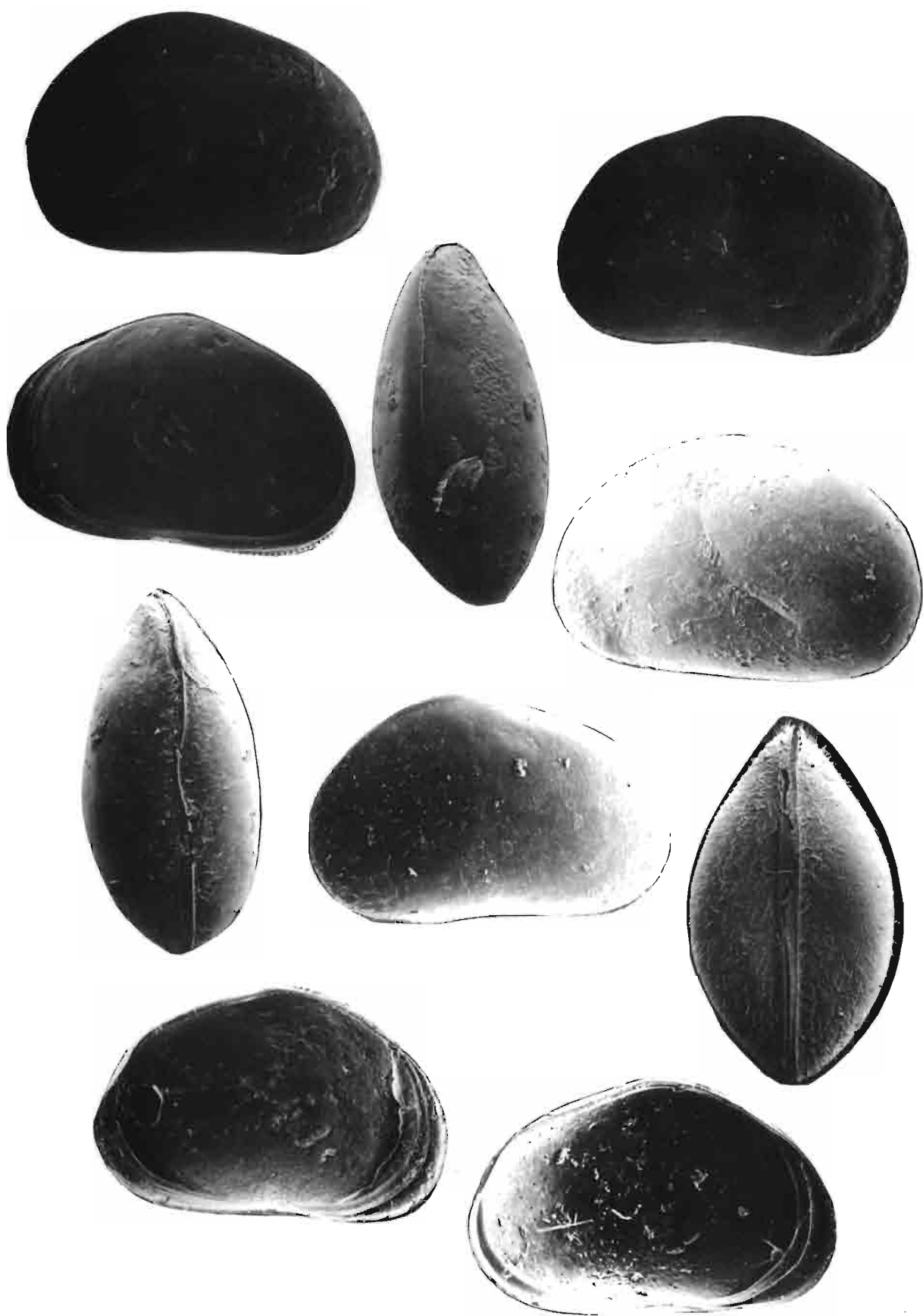
- *Eucypris* sp. ?

1. VG., vue externe, Log 5 (X 70)
2. VD., vue externe, Log 5 (X 70)
3. VD., vue interne, Log 5 (X 67)
4. C., vue ventrale, Log 5 (X 64)
5. VG., vue externe, Log 5 (X 62)
6. VG., vue externe, Log 5 (X 62)
7. C., vue dorsale, Log 3 (X 28)

- *Cypridopsis* sp.

8. C., vue ventrale, Uru-Uru, (X 80)
9. VG., vue interne, Log 5 (X 80)
10. VG., vue interne, Log 5 (X 80)





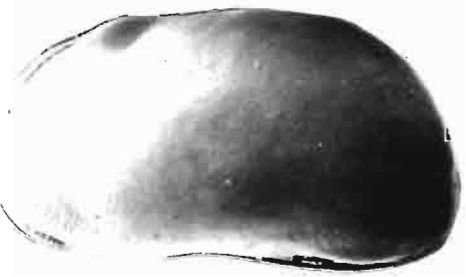
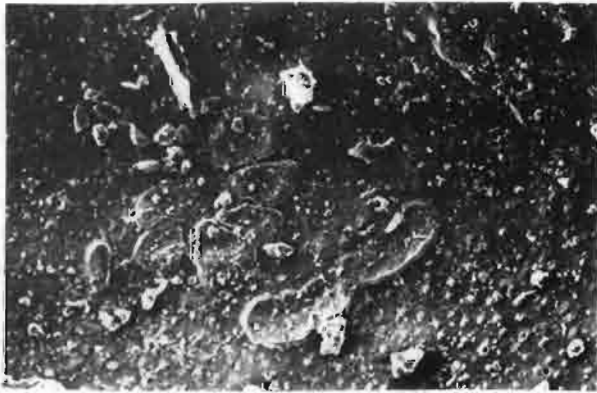
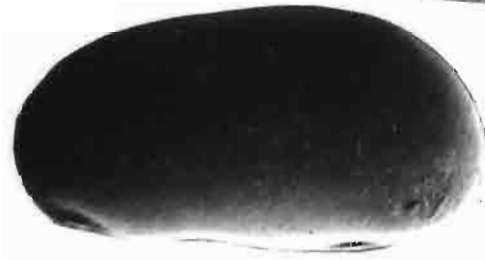
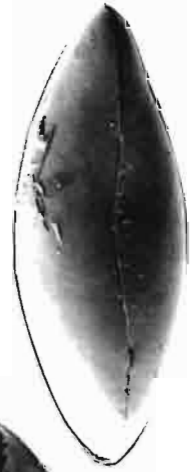
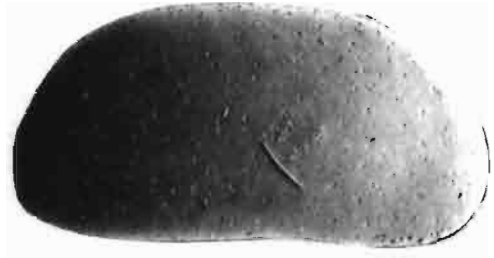
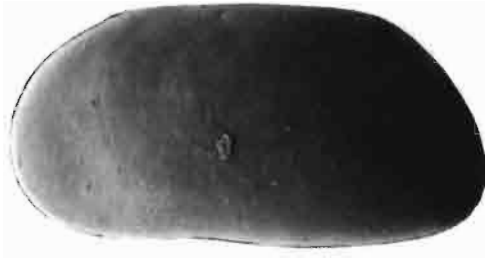


PLANCHE V

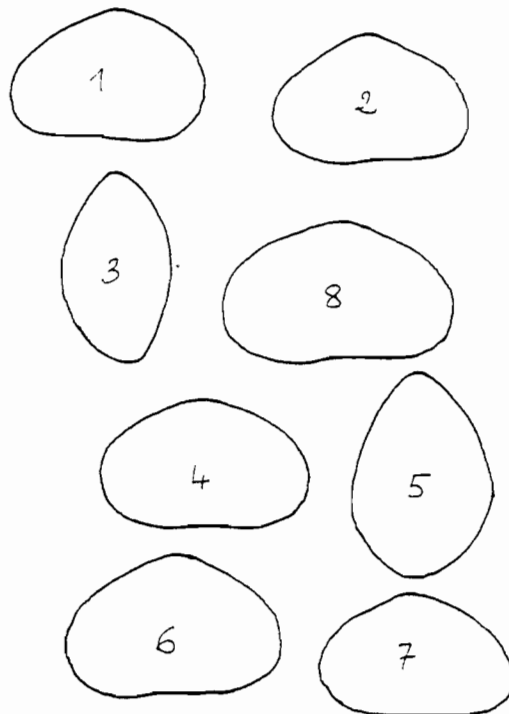
---

- *Cypridopsis* sp.

1. VD., juvénile, vue externe, TE 236, (X 133)
2. VD., vue interne, TE 238, (X 98)
3. C., vue ventrale, TE 238, (X 97)
4. VG., vue externe, S4-5, (X 100)
5. C., vue dorsale, S4-4, (X 100)
6. VG., vue interne, TB<sub>2</sub> 255 (X 100)
7. VG., vue interne, TB<sub>2</sub> 255 (X 100)

- *Eucypris* sp.

8. VG., vue interne, S4-5, (X 100)



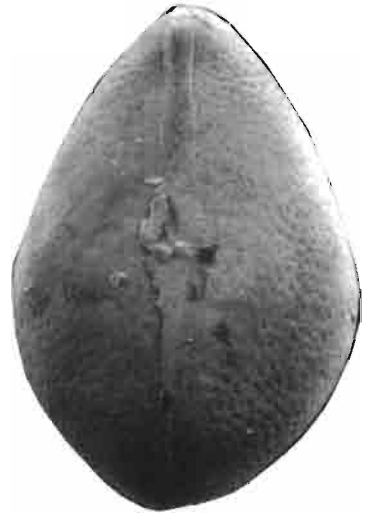
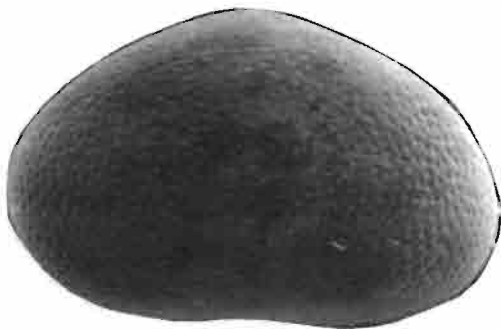
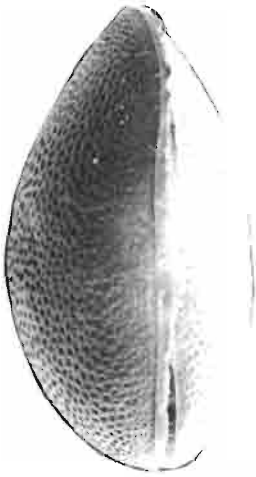


PLANCHE VI

---

- *Cypridopsis*

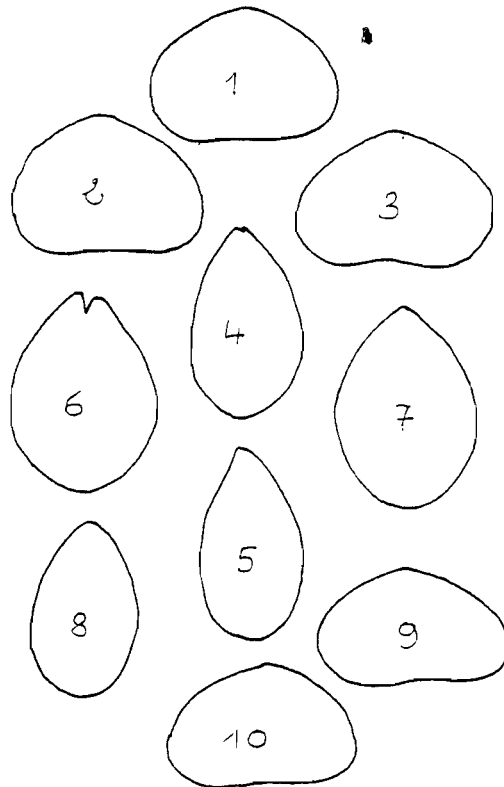
1. VD., vue externe, Log. 5, (X 99)
2. VD., vue interne, Log. 5, (X 99)
3. VG., vue interne, Log. 5, (X 99)
4. C., vue ventrale, Log. 5, (X 99)
5. C., vue dorsale, Prélèvement 421 (X 99)

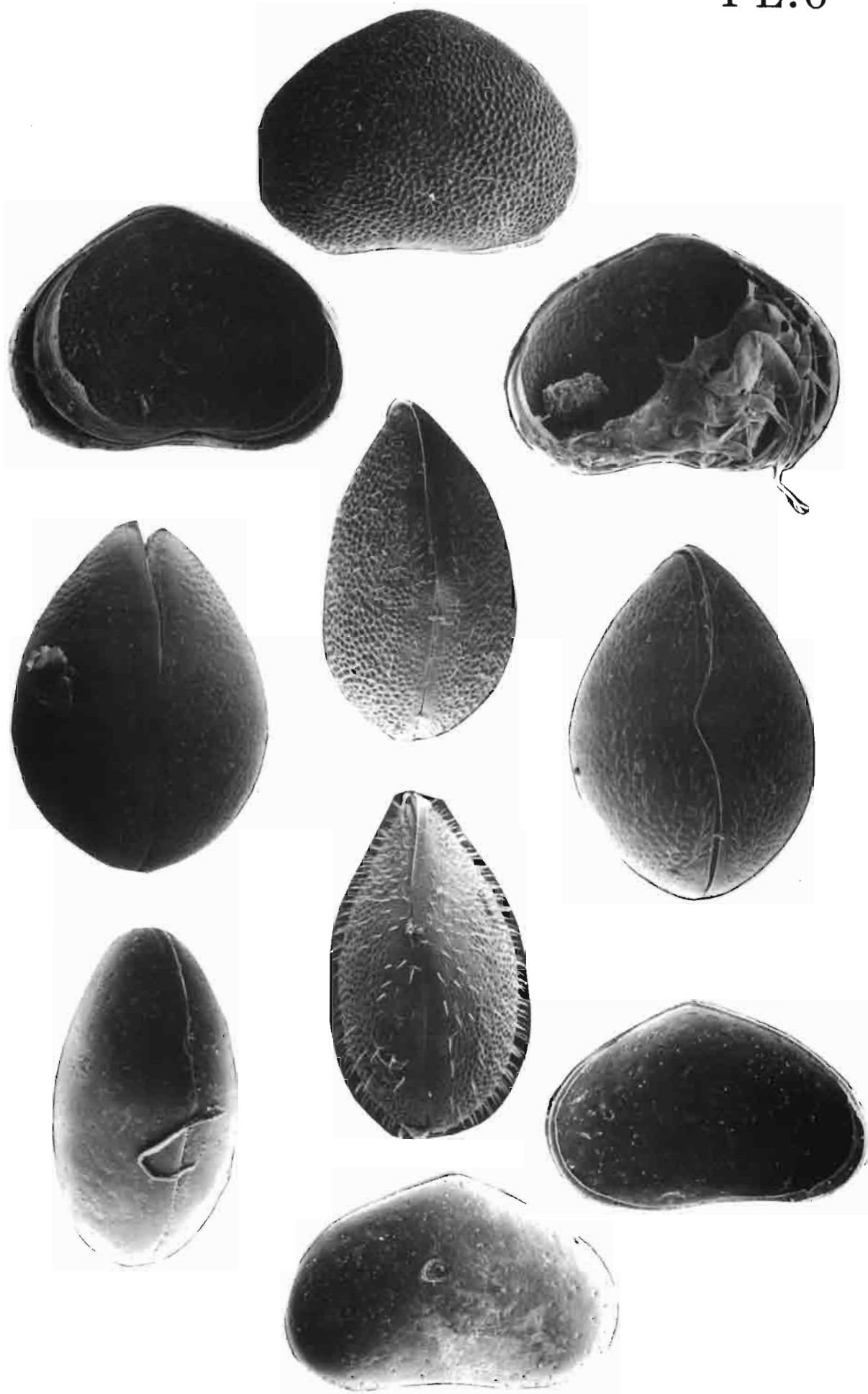
- *Cypridopsis* sp. ?

6. C., vue ventrale, Prélèvement 421 (X 94)
7. C., vue dorsale, Prélèvement 421 (X 94)

- *Cypridopsis* aff. *huaronensis*

8. C., vue ventrale, Prélèvement 13, (X 151)
9. VD., vue interne, Prélèvement 13, (X 162)
10. VD., vue externe, Prélèvement 13, (X 156)





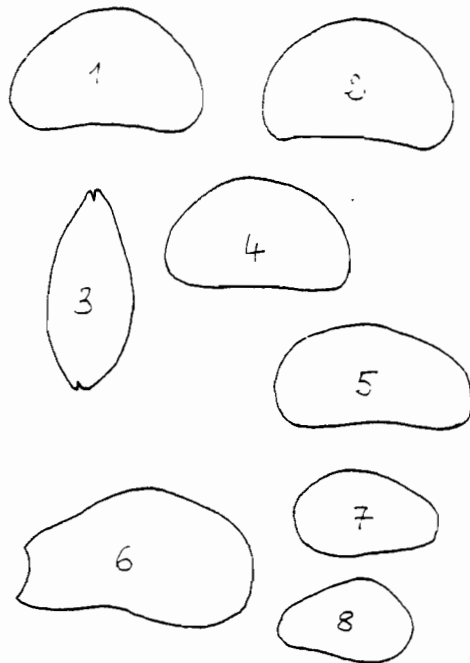
P L A N C H E VII

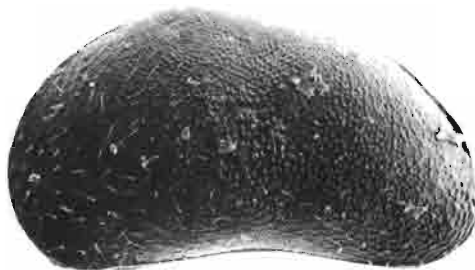
- *Potamocypris* sp.

1. C., vue externe, f. compacte, Log. 3, (X 96)
2. VG., vue externe, f. compacte, Log. 3, (X 99)
3. C., vue dorsale, f. compacte, Log. 3, (X 105)
4. VG., vue interne, f. compacte, Log. 4, (X 95)
5. VD., vue externe, f. allongée, Log. 5, (X 111)

- *Ind. sp. 3 ?*

6. VG., vue externe, S4-4, (X 100)
7. VD., juvénile, S4-4, (X 100)
8. VD., vue interne, S4-4, (X 100)

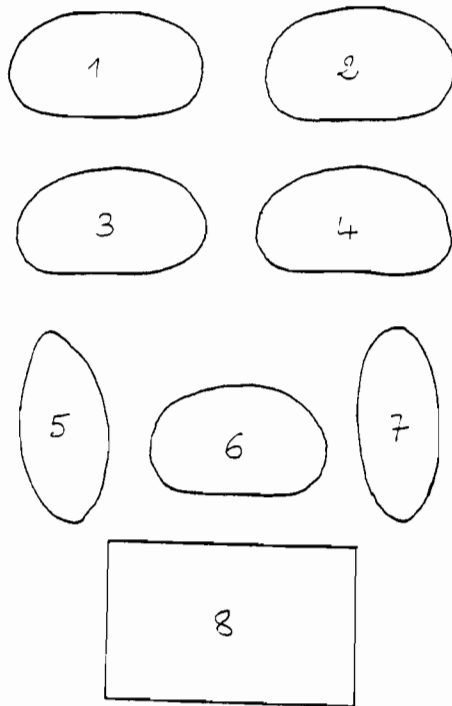


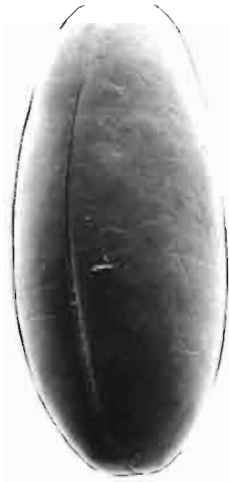
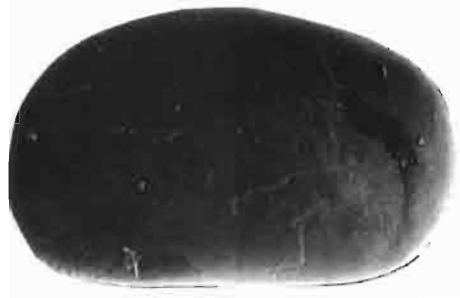


P L A N C H E VIII

- *Cyprinotus* sp.

1. VG., vue externe, st. 423, (X 71.5)
2. VG., vue externe, TE. 114.5 (X 68)
3. VG., vue externe, st. 13, (X 63)
4. VD., vue interne, S4-2, (X 76)
5. C., vue dorsale, D2-D4, (X 68)
6. VD., vue interne, TE. 238, (X 71)
7. C., vue dorsale, st. 436, (X 73.5)
8. Détail des empreintes, S4-2, (X 253)





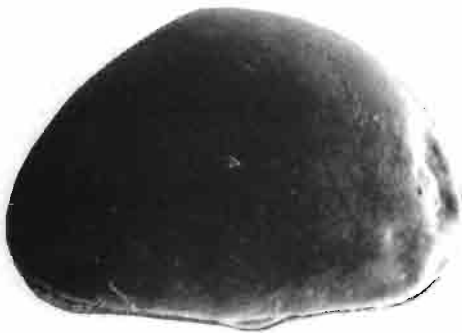
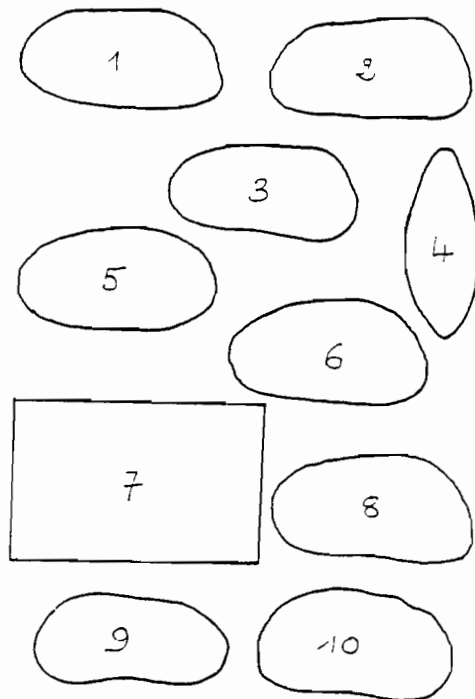


PLANCHE IX

- *Amphicypris*

1. VG., vue externe, st. 48, (X 28)
2. VD., vue externe, st. 48, (X 29,5)
3. VD., vue interne, st. 411, (X 27)
4. C., vue dorsale, TH. 4.5, (X 27.5)
5. VG., vue externe, Log. 1, (X 23)
6. VD., vue interne, Log. 1, (X 124)
7. Détail des empreintes, Log. 1, (X 124)
8. VG., vue externe, Log. 52c, (X 21)
9. VD., vue interne, Log. 52c, (X 22.5)
10. VD., vue externe, Log. 5, (X 22.5)



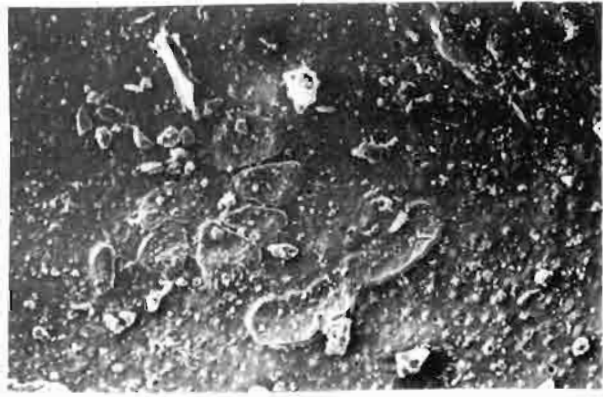
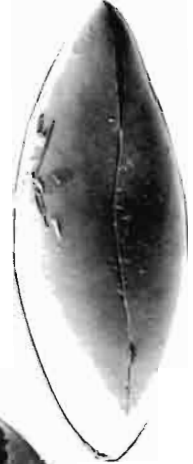
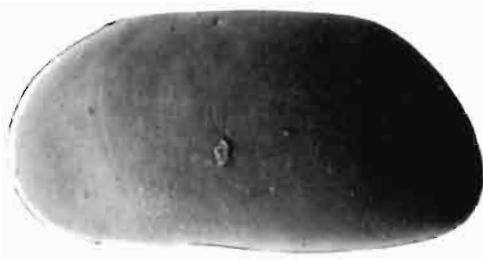


PLANCHE X

---

- *Indet. gen. ? sp. A*

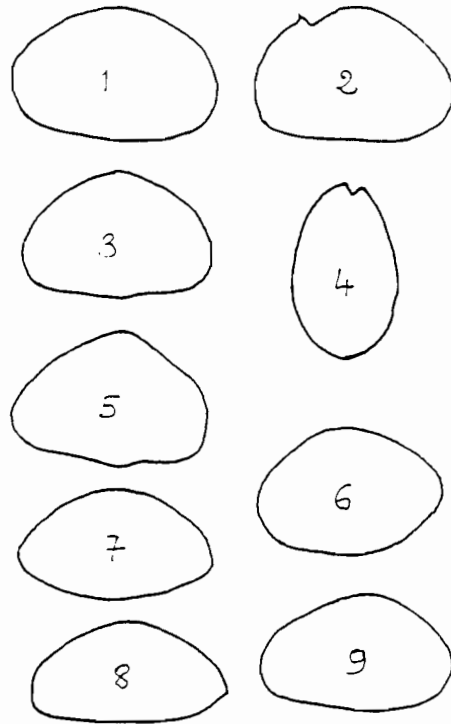
1. Carapace, vue externe, Ovhejuyo, (X 139)
2. Carapace, vue externe, Ovhejuyo, (X 144)
3. Carapace, vue externe, Ovhejuyo, (X 144)
4. Carapace, vue dorsale, Ovhejuyo, (X 132)

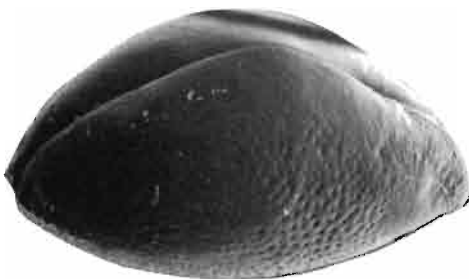
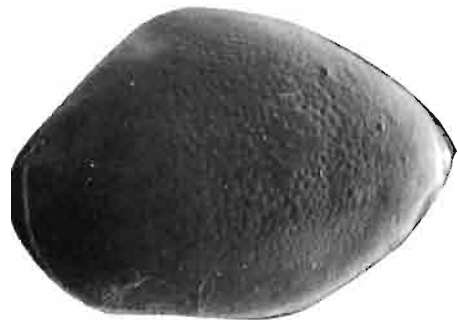
- *Indet. gen. ? sp. B*

1. Carapace, vue externe, Ovhejuyo, (X 185)
2. Carapace, vue externe, Ovhejuyo, (X 169)
3. Carapace, vue externe, Ovhejuyo, (X 202)

- *Indet. gen. ? sp. C*

1. Carapace, vue externe, Log. 36, (X 122)
2. Carapace, vue externe, Log. 36, (X 128,5)





P L A N C H E X I

- *Candonopsis* sp. A

1. VG., vue interne, TB2-22, (X 100)
2. VD., vue externe, st. 44, (X 77.5)
3. VD., vue interne, TJ 9-10, (X 71.5)
4. C., vue dorsale, pt. 401, (X 85.5)
5. Détail empreintes, (X 434)
6. Détail tests, (X 1802)

- *Candonopsis* sp. B

1. C., vue dorsale, TJ.9 (X 104)
2. VD., vue interne, TJ.9, (X 101)
3. VG., vue externe, TJ.9, (X 106)
4. VG., vue interne, TB2-36 (X 100)

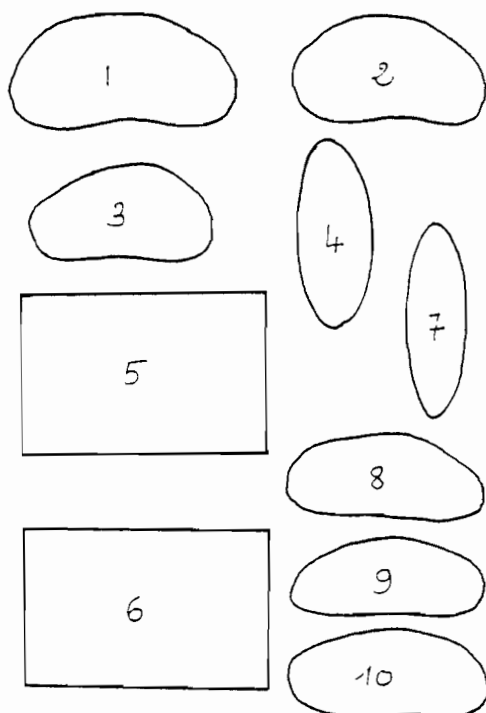


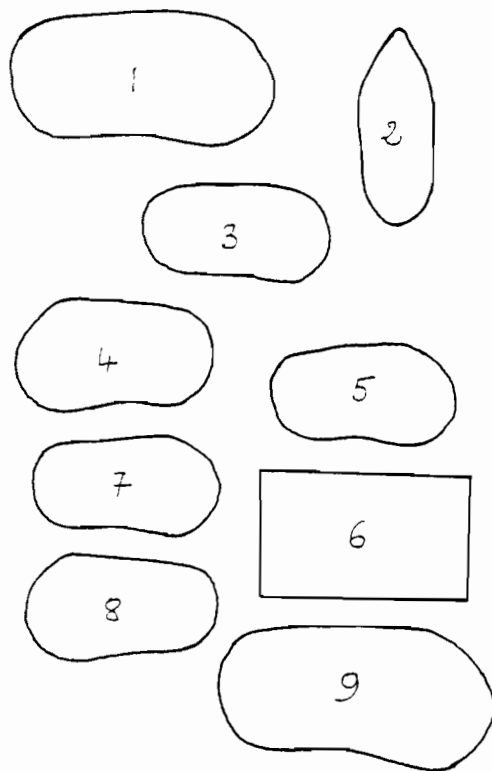


PLANCHE XII

---

- *Ilyocypris* sp.

1. VD., vue externe, S4-4, (X 100)
2. C., vue dorsale, Log. 5.2, (X 79.5)
3. VD., vue externe, S4-4, (X 71.5)
4. VG., vue externe, Log. 5.2., (X 88)
5. VG., vue interne, S4-2, (X 77.5)
6. Grossissement bord marginal postéro-ventral (X 201)
7. VD., vue externe, forme nodée S4-4 (X 85.5)
8. VG., vue externe, forme nodée S4-2 (X 93)
9. VG., vue interne, S4-4 (X 100)



PL.12

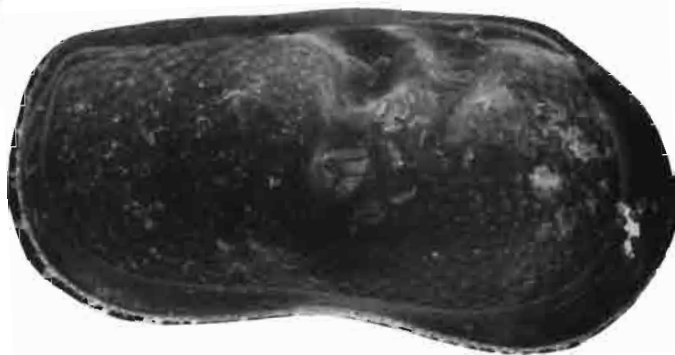
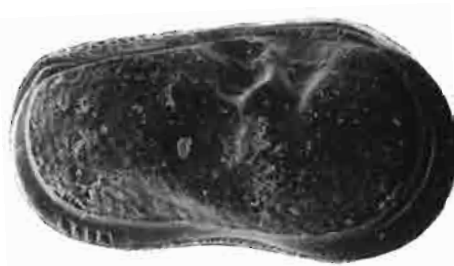
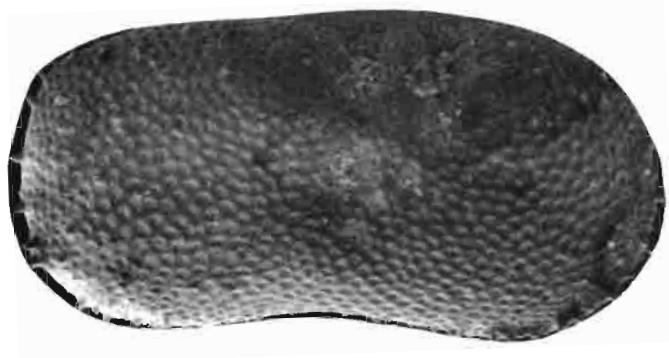
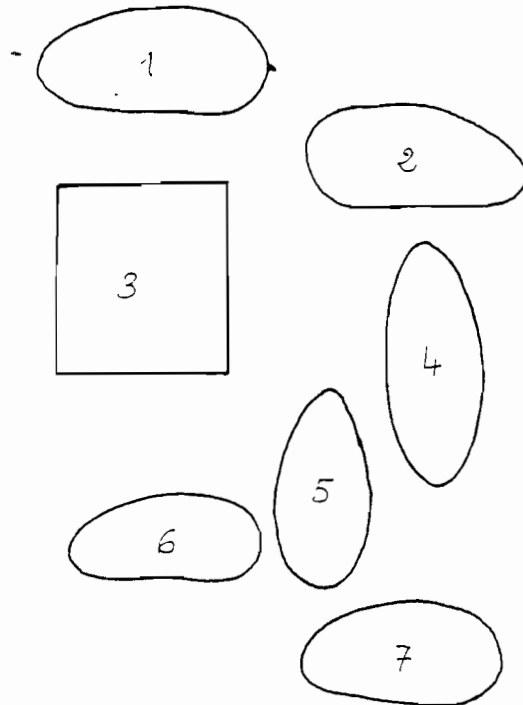


PLANCHE XIII

---

- *Darwinula* sp.

1. VD., vue interne, (X 100)
2. VD., vue externe, (X 100)
3. Détail des empreintes, (X 480)
4. C., vue dorsale, (X 100)
5. C., vue dorsale, st. 411, (X 69)
6. VD., vue interne, st. 411, (X 85.5)
7. VG., vue externe, st. 7, (90.5)



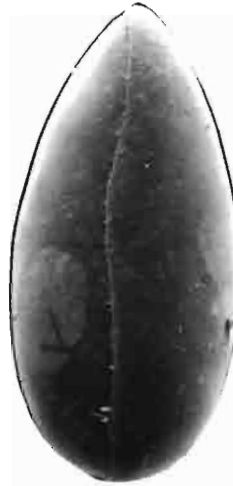
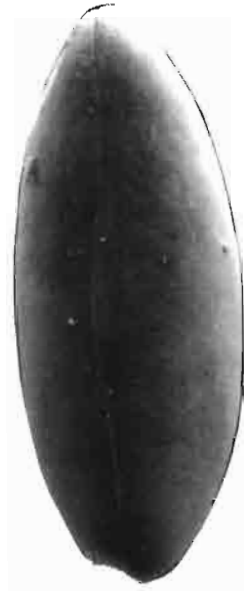
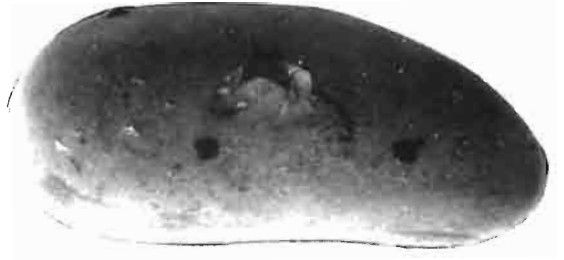
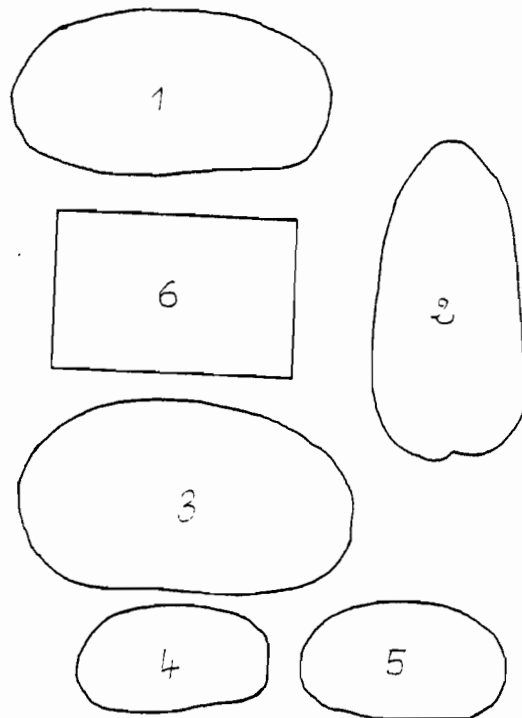


PLANCHE XIV

---

- *Cyprideis* sp.

1. Mâle, VD., prélèvement n° 25, (X 100)
2. Femelle, vue dorsale, prélèvement n° 25, (X 100)
3. Femelle, VG., prélèvement n° 25, (X 100)
4. Mâle, VD., S4-2, (X 64)
5. Femelle, VI., prélèvement n° 25, (X 63)
6. Détail d'un pore, (X 3679)



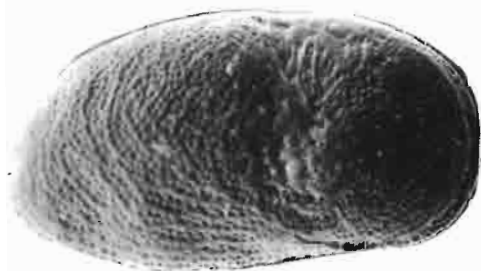
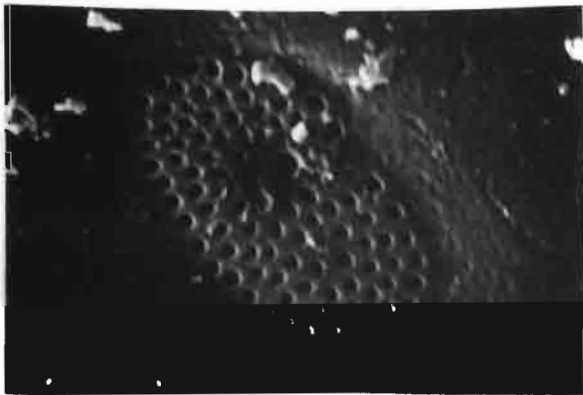
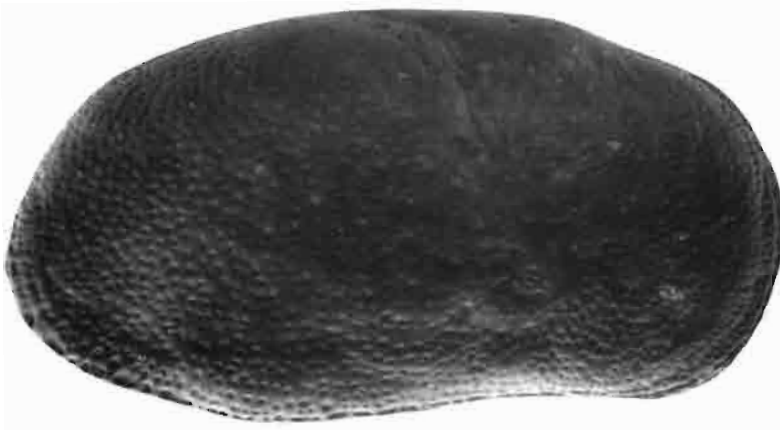


PLANCHE XV

---

- *Limnocythere* gr. A

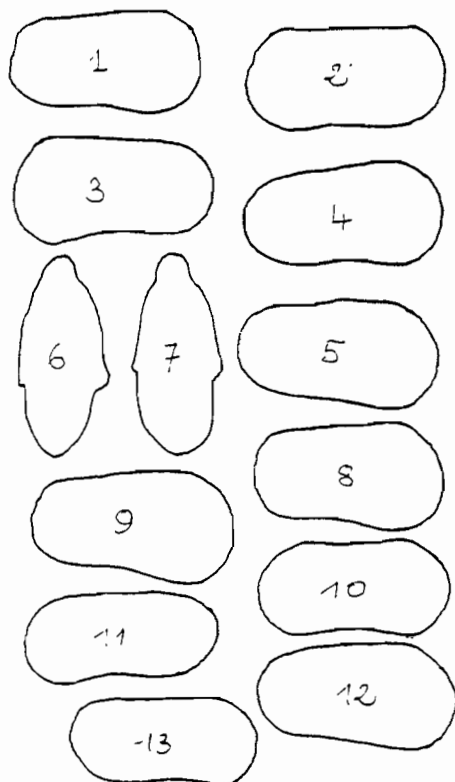
1. VD, vue externe, forme dégradée, profil V, (X 70)
2. VG, forme dégradée, prélèvement 423 (X 75)
3. VG, forme agradée, prélèvement 423, (X 95)
4. VD, forme agradée, TJ. 270, (X 90)
5. VD, forme agradée, TJ. 270, (X 90)
6. C., vue ventrale, début de déformation de la carapace, (stade 2)  
prélèvement 411, (X 93)

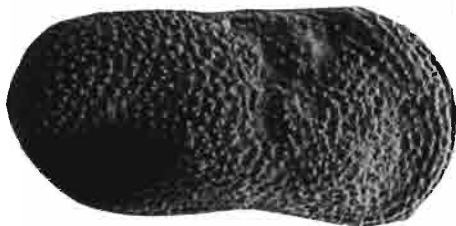
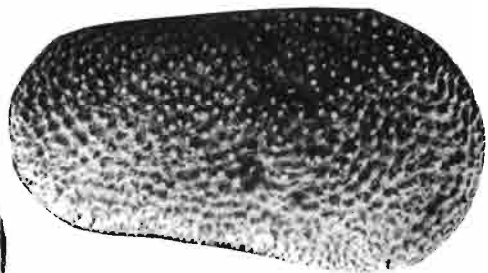
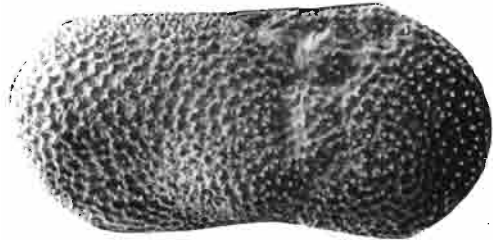
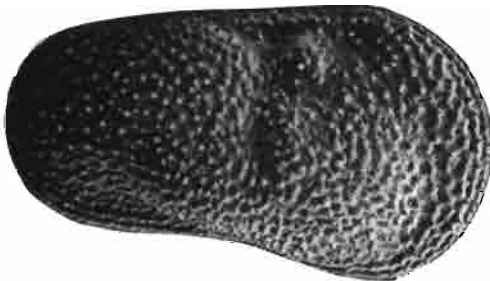
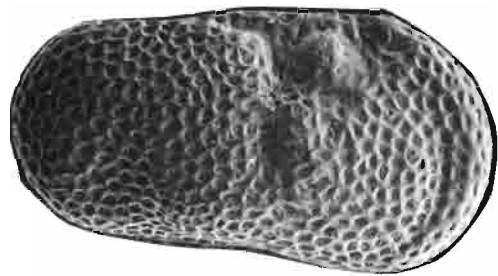
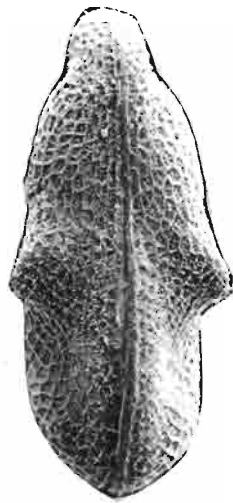
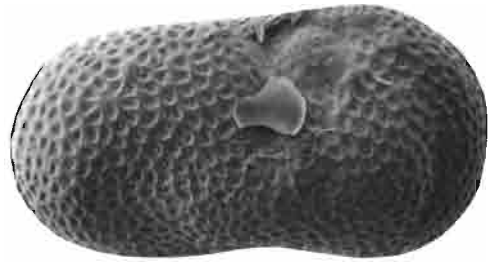
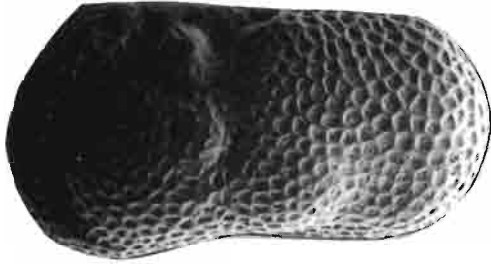
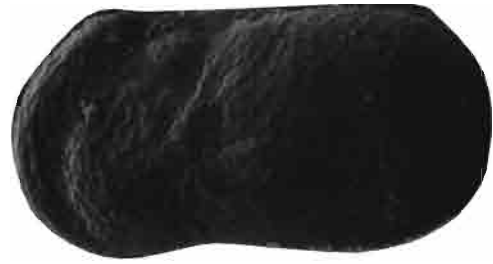
- *Morphe A3a*

7. C., vue ventrale, forme à microcônes, prélèvement 614, (X 95)
8. VD., forme à microcônes, prélèvement 423, (X 85)

- *Morphe A3b*

9. VD., forme à mésocônes, TJ. 355, (X 93)
10. VD., forme à mésocônes, TJ. 355, (X 77)
11. VG., forme à mésocônes, TJ. 355, (X 68)
12. VD., forme à mésocônes, TJ. 280, (X 93)
13. VD., forme à mésocônes, TH. 183, (X 77)

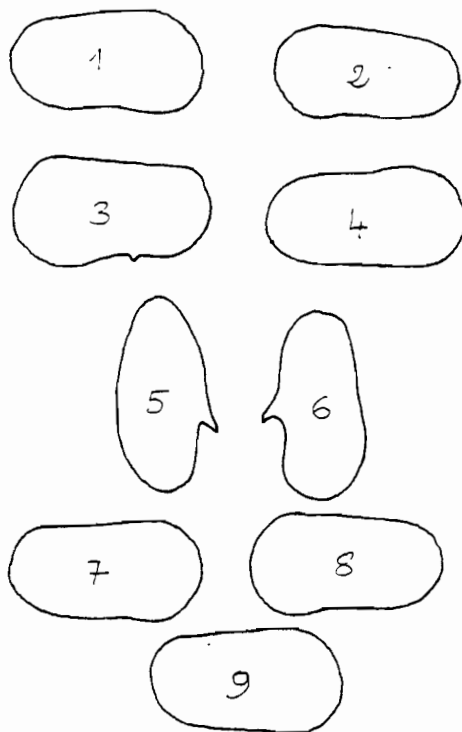




P L A N C H E XVI

- *Limnocythere* gr. A - Morphé A<sub>2</sub>

1. VD., forme à 1 épine, prélèvement 44, (X 67)
2. VG., forme à 1 épine, prélèvement 29, (X 67)
3. VG., forme à 1 épine, prélèvement 423 (X 75)
4. VD., forme à 1 épine, TJ. 270, (X 90)
5. C., vue ventrale, prélèvement 401, (X 90)
6. C., vue ventrale, prélèvement 401, (X 90)
7. VD., vue ventrale, prélèvement 401, (X 90)
8. VG., vue ventrale, prélèvement 39, (X 84)
9. VD., vue ventrale, prélèvement 39, (X 99)



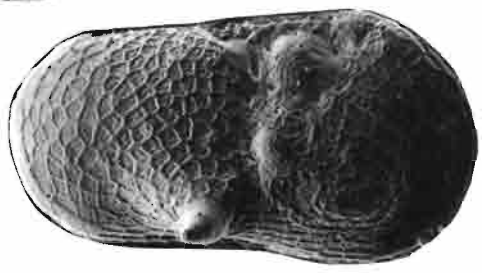
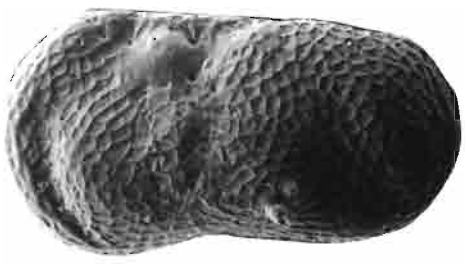
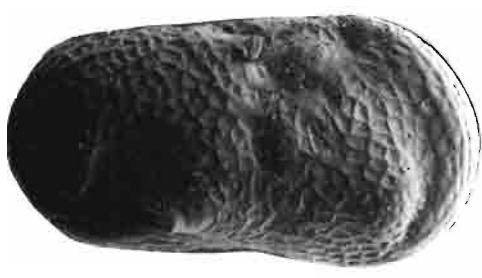
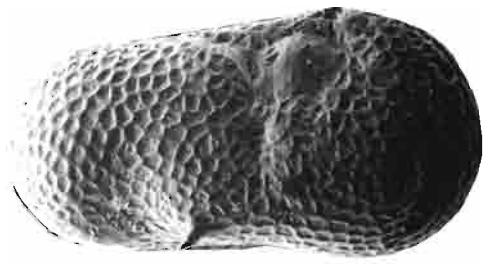
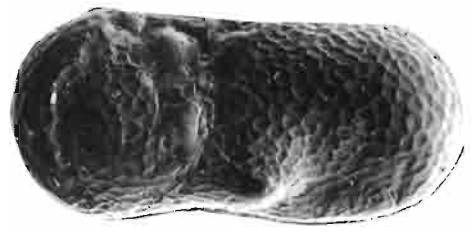
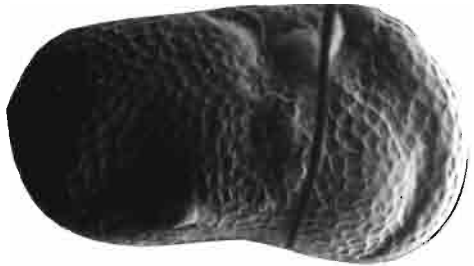


PLANCHE XVII

---

- *Limnocythere morphe A4*

1. VD., vue externe, S4-2, (X 82)
2. C., vue ventrale, prélèvement BOS, (X 81)
3. C., vue ventrale, prélèvement BOS, (X 82)
4. C., vue ventrale, prélèvement 419, (X 71)

- *Limnocythere morphe B4a*

5. C., vue ventrale, Baie N île du Soleil, (X 78)
6. C., vue dorsale, Baie N île du Soleil, (X 75)
7. VD., vue interne, Baie N île du Soleil, (X 80)
8. VG., vue externe, Baie N île du Soleil, (X 83)
9. VG., vue externe, Baie N île du Soleil, (X 82)

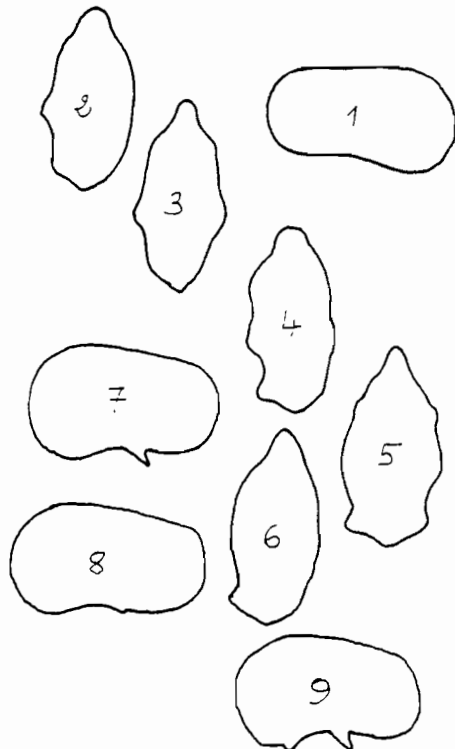




PLANCHE XVIII

---

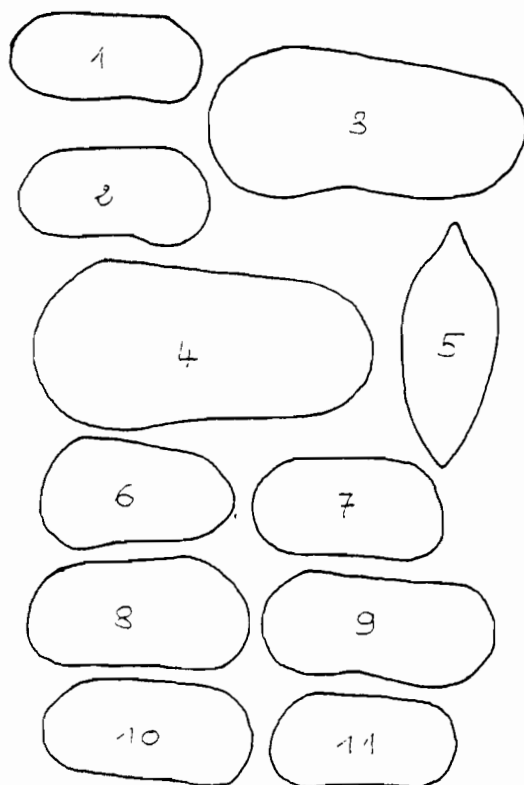
- *Limmocythere* gr. B

- Morphe B1

1. VG., 0, vue interne, prélèvement 401, (X 75)
2. VG., 0, vue interne, prélèvement 423, (X 71)
3. VG., morphotype réticulé, TJ. 220, (X 100)
4. VG., morphotype lisse TJ., 350, (X 100)
5. C., vue dorsale, TB<sub>2</sub> 197, (X 100)
6. VG., 0, vue externe, prélèvement 44 (X 92)

- Morphe B7

7. VD., morphe à double réticule, TE 376, (X 95)
8. VD., vue externe, 0, TJ 185, (X 100)
9. VG., vue externe, 0, TE 268.5, (X 100)
10. VD., vue externe, TE 268.5, (X 100)
11. VD., vue interne, TE 376, (X 84)



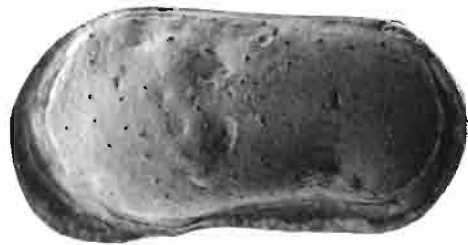
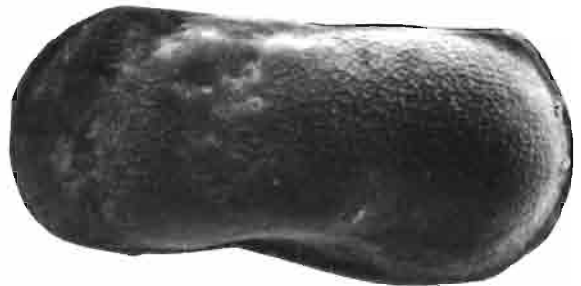
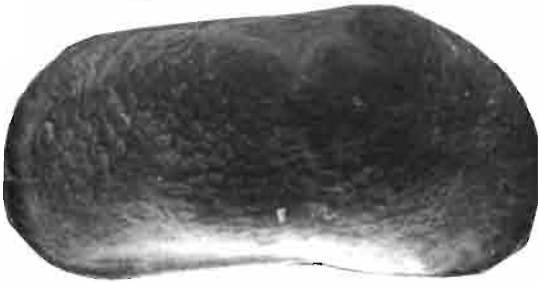
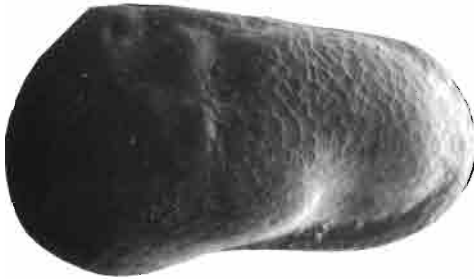
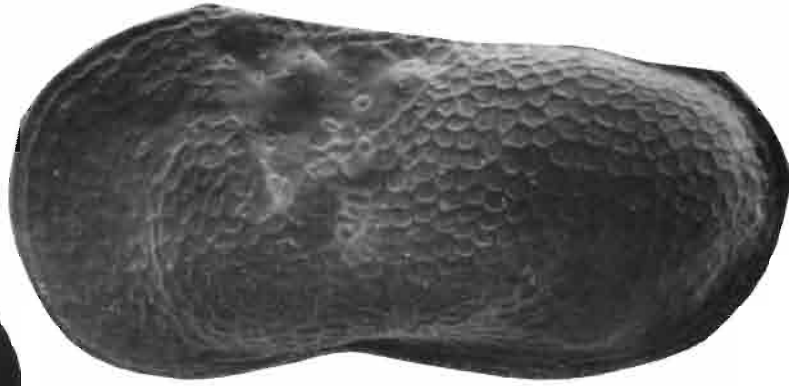
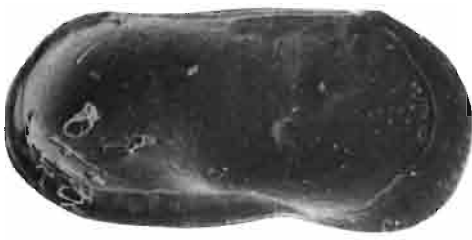
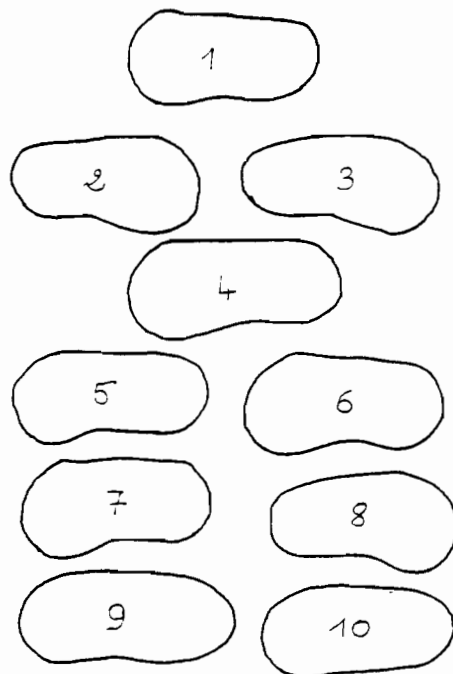


PLANCHE XIX

---

- *Limnocythere* gr. B
- *Morphe B3a* (à microcônes)
- 1. VG., vue externe, TJO, (X 115)
- *Morphe B3b* (à mésocônes)
- 2. VD., TJ 280, (X 91)
- 3. VD., TJ 280, (X 95)
- 4. VG., TJ 350, (X 100)
- *Morphe B5a* (morphe réticulée)
- 5. VG., TJ 355, (X 86)
- 6. VG., TJ 355, (X 75)
- *Morphe B5b* (morphe réticulée à 1 épine)
- 8. VD., TJ 355, (X 91)
- *Morphe B6* (morphe lisse, taille naine)
- 9. VG., O, TJ 350, (X 100)
- 10. VG., O, TJ 289, (X 97)



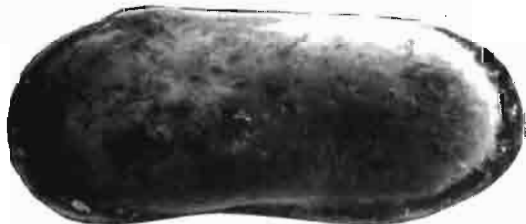
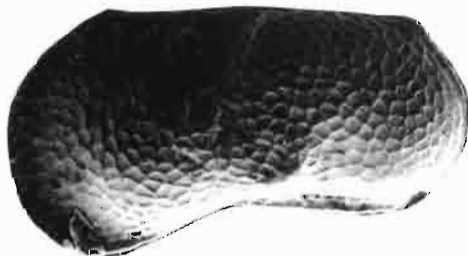
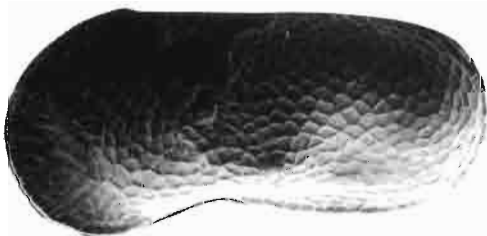
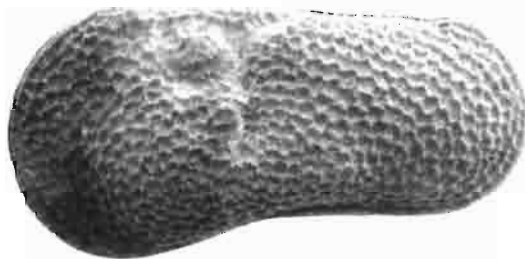
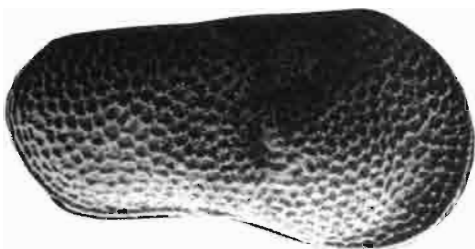
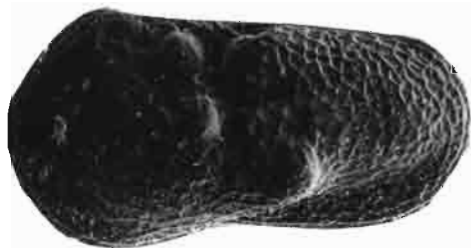


PLANCHE XX

---

- *Limnocythere* gr. B  
- *Morphe* B2

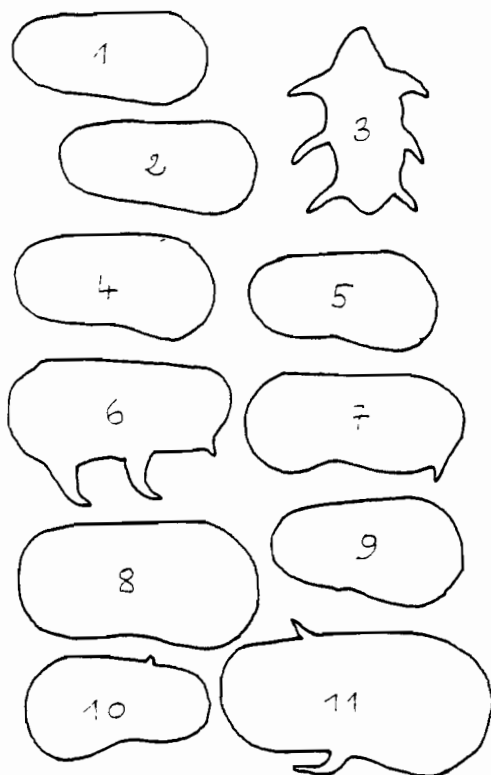
1. VD., forme à 1 épine, TJ 355, (X 74)
2. VD., TJ 361.5 (X 74)

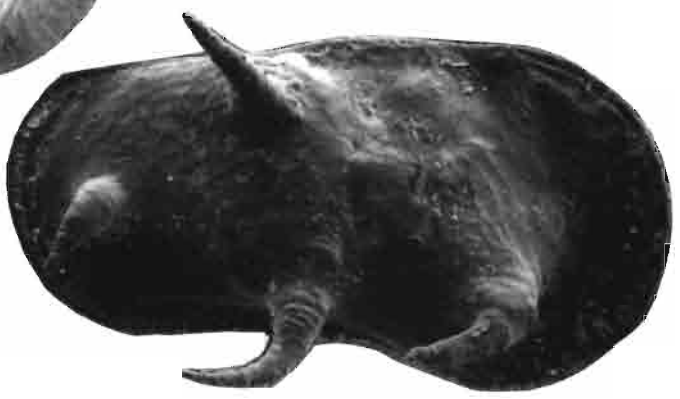
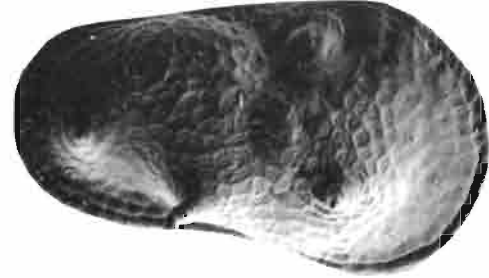
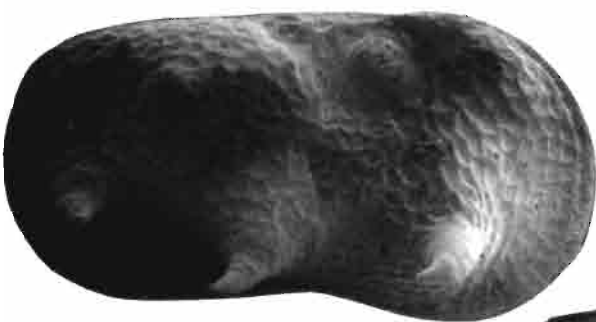
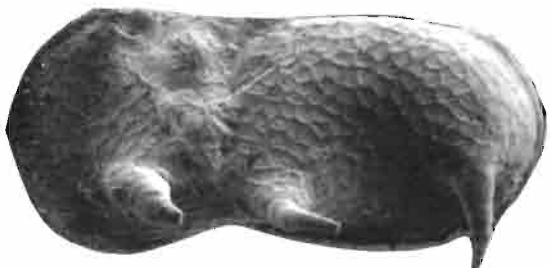
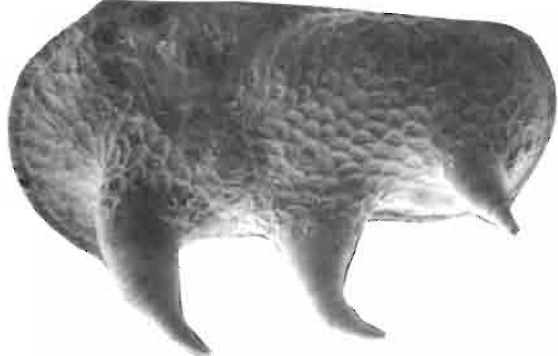
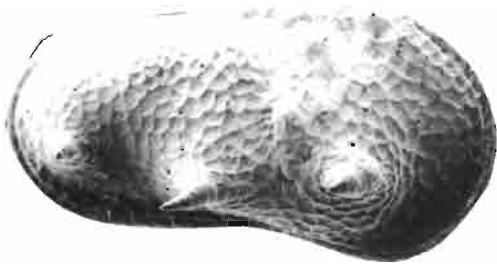
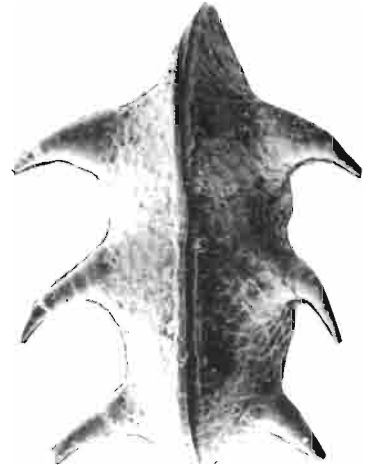
- *Morphe* B4b

3. C., vue ventrale, TJ 295, (X 82)
4. VD., forme à 3 épines, TJ 295 (X 94)
5. VD., TJ 361.5, (X 92)
6. VG., TH 183, (X 100)
7. VG., TJ 350, (X 100)

*Morphe* B4c

8. VD., 4ème épines en voie de formation, TJ 295 (X 100)
9. VD., juvénile, 4ème épine en voie de formation, TJ 295, (X 120)
10. VG., juvénile, TJ 355, (X 110)
11. VD., forme à 4 "cornes", TJ 350, (X 100)





P L A N C H E XX1

- *Limnocythere bradburyi*

1. VD., 0, vue externe, IPD, (X 106)
2. VG., 0, vue externe, IPD, (X 104)
3. VD., 0, vue externe, TE 238, (X 106)
4. VD., 0, vue externe, lac Uru-Uru, (X 90)
5. VD., 0, vue externe, S4-4, (X 120)
6. VD., 0, vue externe, TJ 142, (X 114)
7. VG., 0, vue externe, TH 183, (X 115)
8. VD., 0, vue externe, TH 105, (X 124)
9. VG., 0, vue interne, prélèvement 1, (X 120)
10. C., 0, vue ventrale, prélèvement, (X 110)
11. VG., 0 vue interne, TH 183, (X 104)

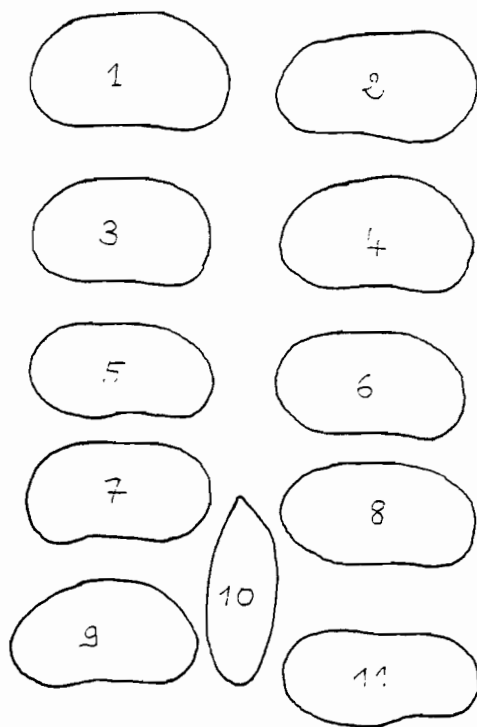




PLANCHE XXII

---

- *Limnocythere* sp. Y.

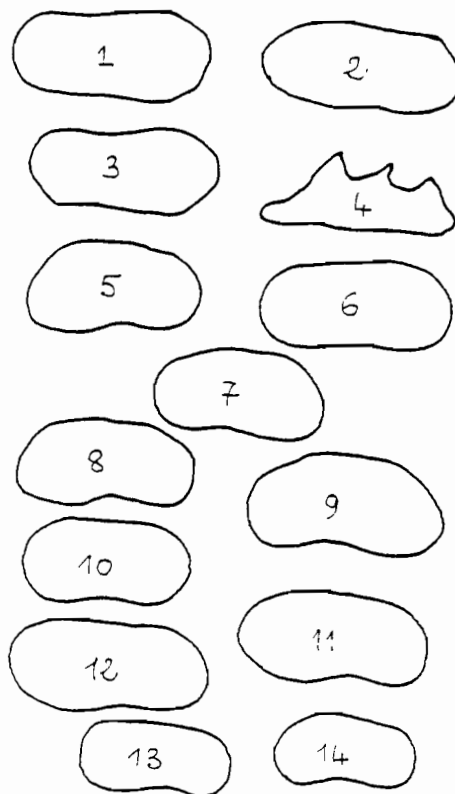
1. VG., vue externe, TJ 370, (X 101)
2. VD., vue externe, TJ 295, (X 100)
3. VG., vue externe, TJ. 13, (X 102)
4. VD., vue dorsale, TJ 370, (X 102)

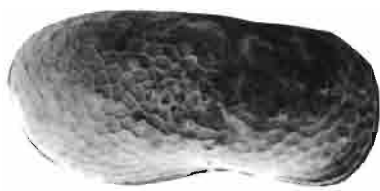
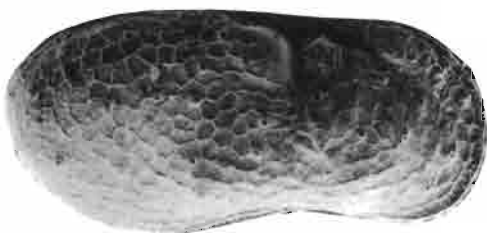
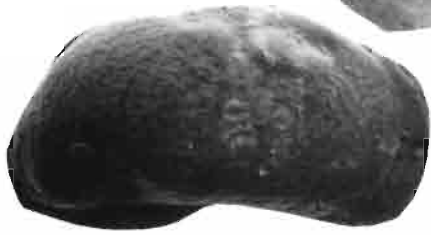
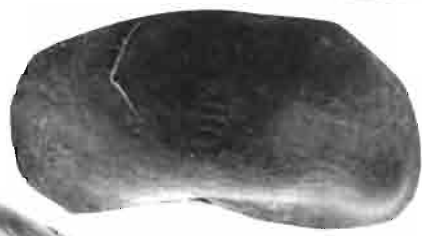
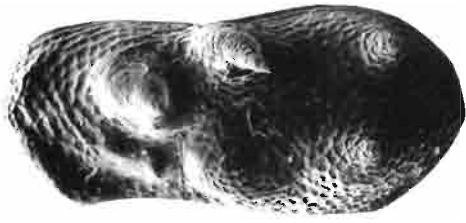
- *Limnocythere* sp. Z.

5. VD., vue externe, profil V 225, (X 106)
6. VD., vue externe, TJ 280, (X 106)
7. VG., vue externe, profil V 225, (X 93)
8. VD., vue externe, TB2 255, (X 93)
9. VG., vue interne, TJ 280, (X 106)

- *Limnocythere* aff. *bradburyi*

10. VG., vue externe, O, TB2 255, (X 122)
11. VD., vue externe, O, prélèvement 423, (X 126)
12. VD., vue externe, O, TJ 280, (X 126)
13. VD., vue externe, O, TJ 280, (X 100)
14. VG., vue externe, O, TJ 271.5, (X 100)

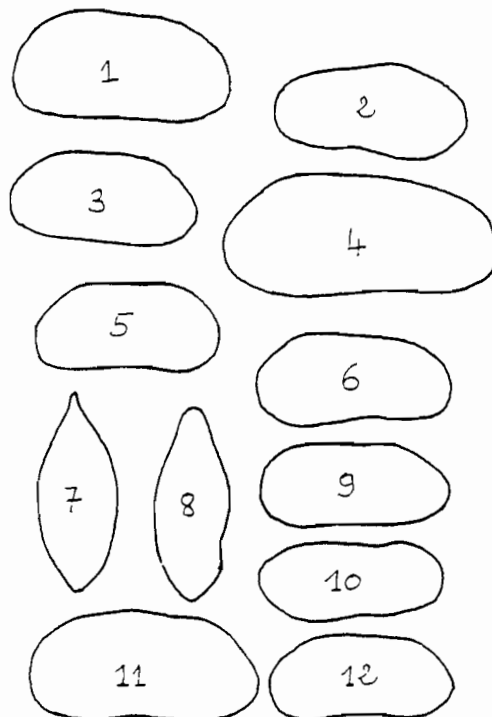




P L A N C H E XXIII

- *Limmocythere titicaca*

1. VG., 0, vue externe, TJ 350, (X 100)
2. VG., 0, Profil V 299, (X 70)
3. VG., 0, TJ 355, (X 79)
4. VD., 0, vue externe, Profil V 225, (X 100)
5. VG., vue externe, Profil V 299, (X 79)
6. VG., vue interne, Profil V 299, X 79)
7. C., vue dorsale, prélèvement 411, (X 86)
8. C., vue ventrale, prélèvement 411, (X 86)
9. VD., vue interne, prélèvement 423, (X 87)
10. VD., 0, vue externe, TJ 280, (X 112)
11. VG., vue externe, Profil V 225 (X 100)
12. VG., 0, vue externe, TJ 280, (X 111)



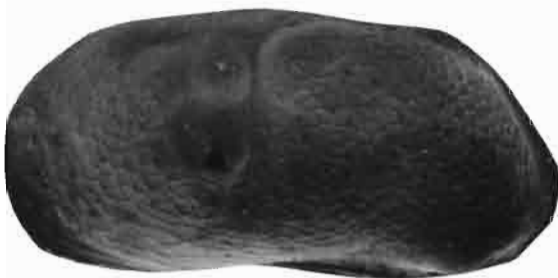
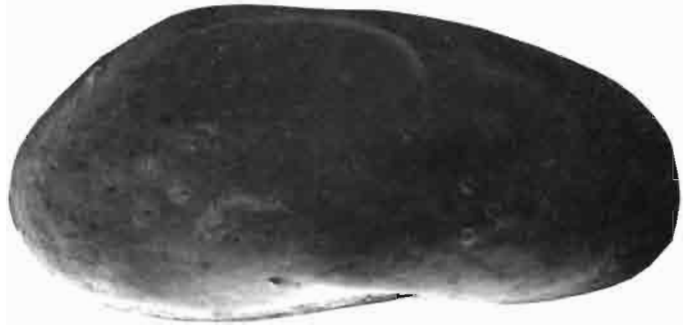
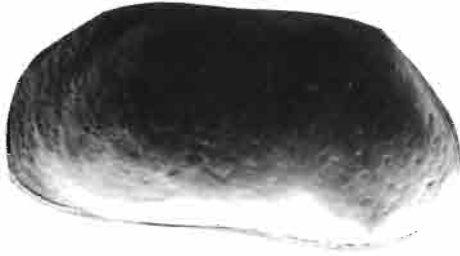
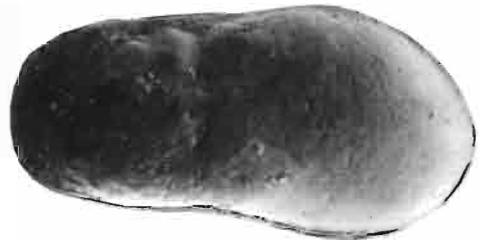


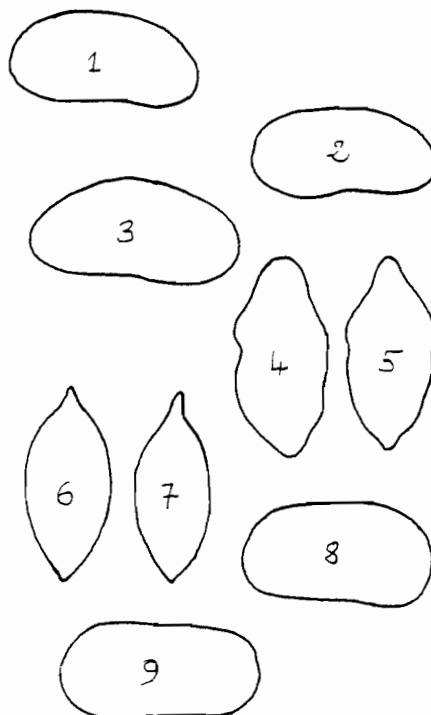
PLANCHE XXIV

- *Limmocythere* sp. X

1. VG., vue externe, Log. 1 (Kkotana), (X 102)
2. VG., vue externe, Log. 1, (X 90)
3. VD., vue externe, Log. 1, (X 95)
4. C., vue ventrale, Log. 1, (X 94)
5. C., vue ventrale, Log. 1, (X 96)
6. C., vue ventrale, Log. 1, (X 94)

- *Limmocythere morphe* B8

7. C., vue dorsale, Log. 1, (X 68)
8. VD., 0, vue externe, Log. 1, (X 68)
9. VD., 0, vue externe, Log. 1, (X 69)



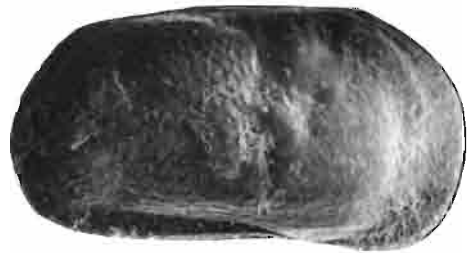
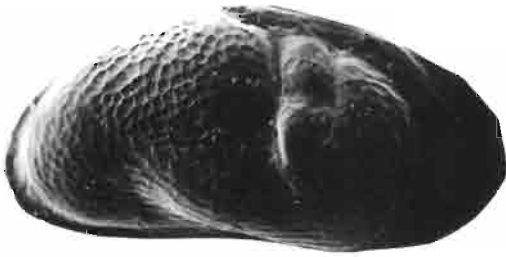
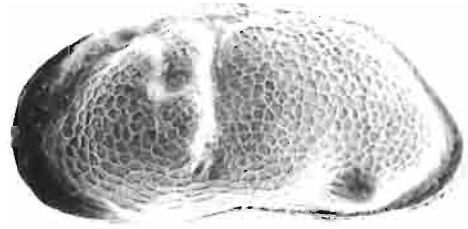
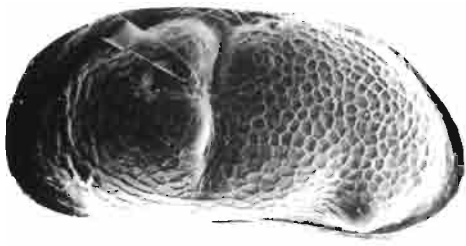
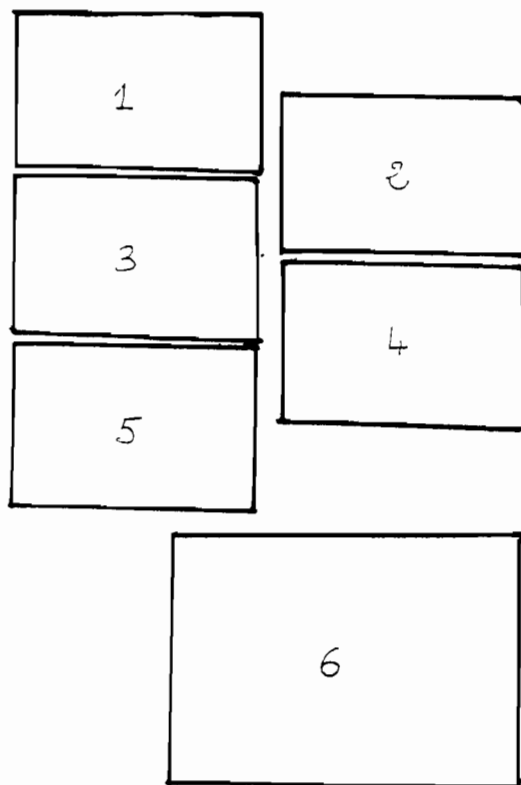


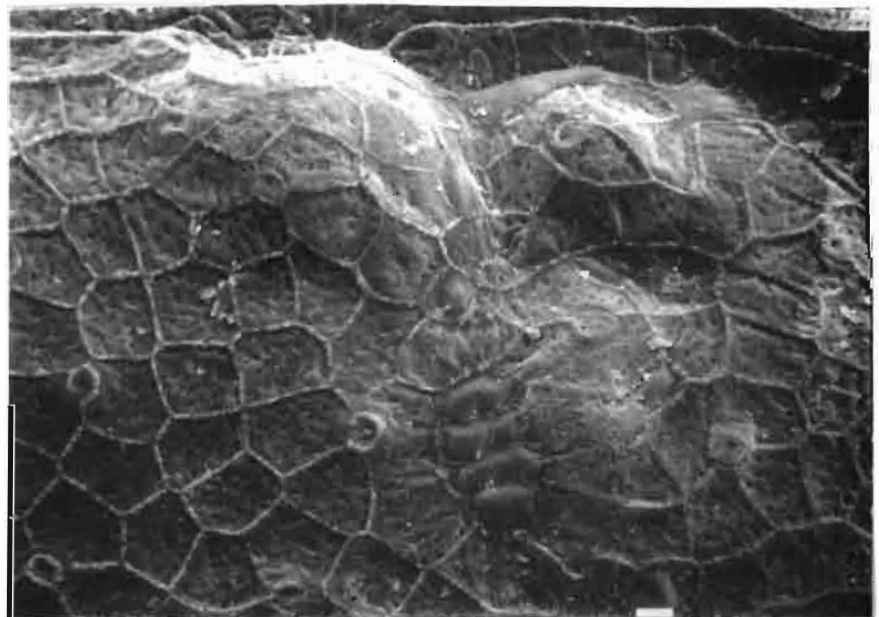
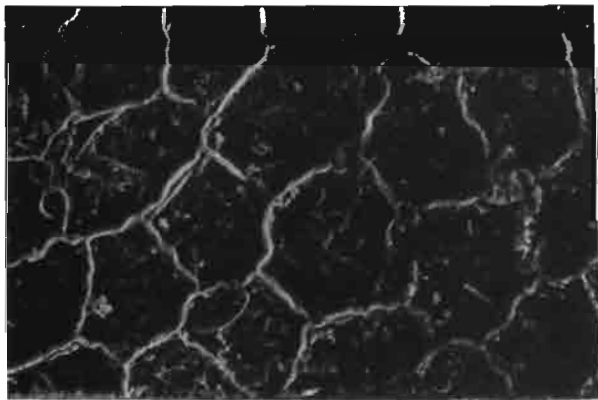
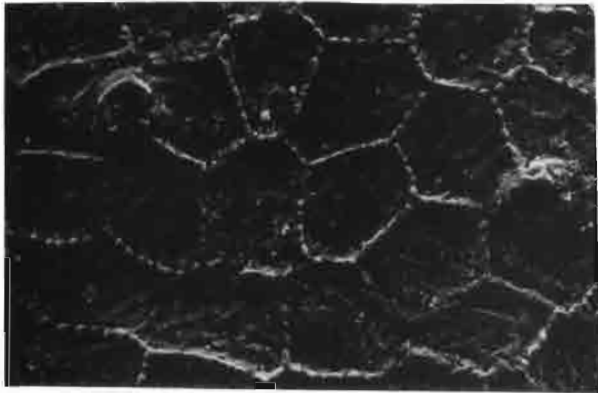
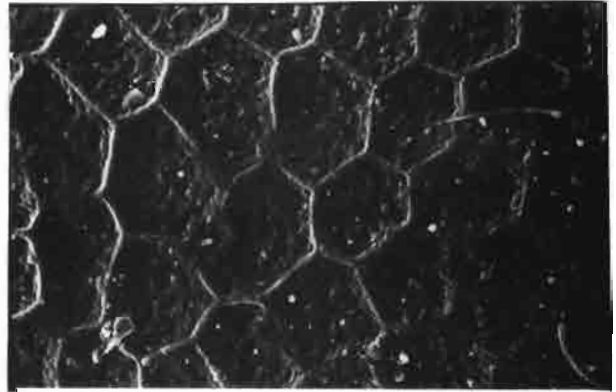
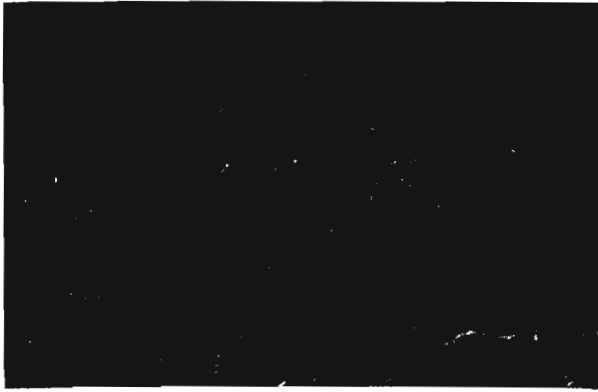
PLANCHE XXV

---

Détail réticule.

1. *L. titicaca*, TJ 280, (X 728)
2. *L. sp. X*, Laguna Kkotana, (X 775)
3. *L. aff. bradburyi*, TJ 280, (X 672)
4. *L. aff. bradburyi*, TJ 280, (X 714)
5. *L. sp. Y*, TJ 295, (X 687)
6. *L. titicaca*, TJ 350, (X 480)



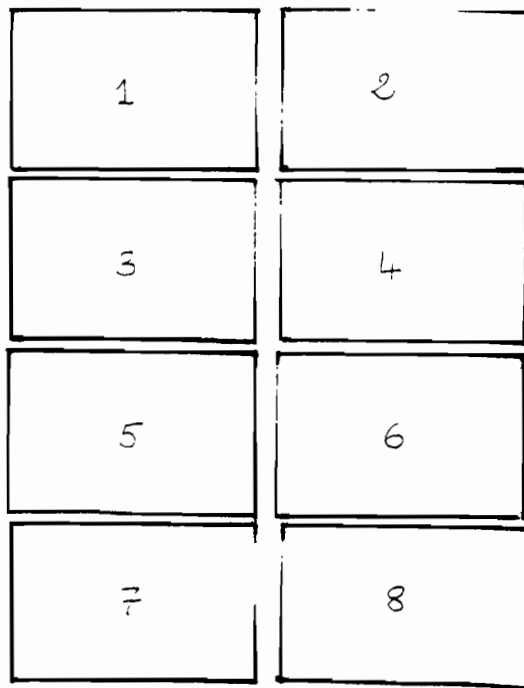


P L A N C H E XXVI

---

- *Limnocythere* gr. A et B

1. Morphe B3a, détail de la carapace, partie antéroventrale TJ.0 (X 425)
2. Morphe A3a, détail microcones, prélèvement 423, (X 1442)
3. Morphe A3b, détail mésocones, TJ 355, (X 714)
4. Morphe A3b, détail mésocones, TJ 295, (X 591)
5. Morphe A3b, détail mésocones, TJ 295, (X 1000)
6. Morphe A3b, détail mésocones, TH 295, (X 591)
7. Morphe A3b, détail mésocones, TH 183, (X 1278)
8. Morphe B3b, détail mésocones, TJ 355, (X 714)



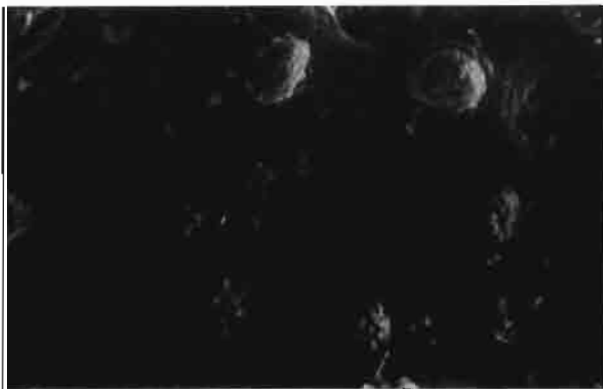
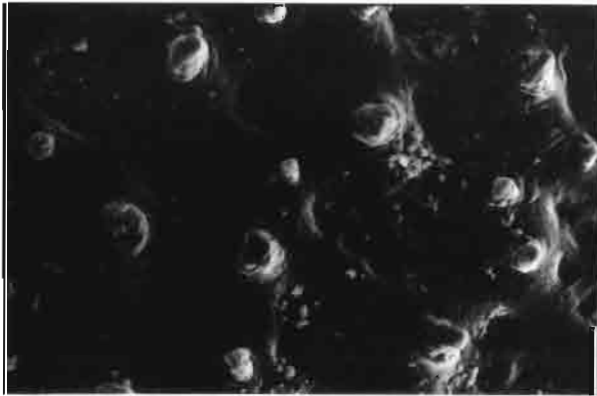
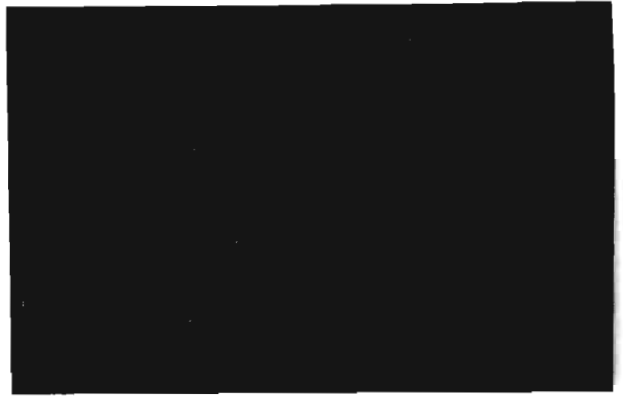
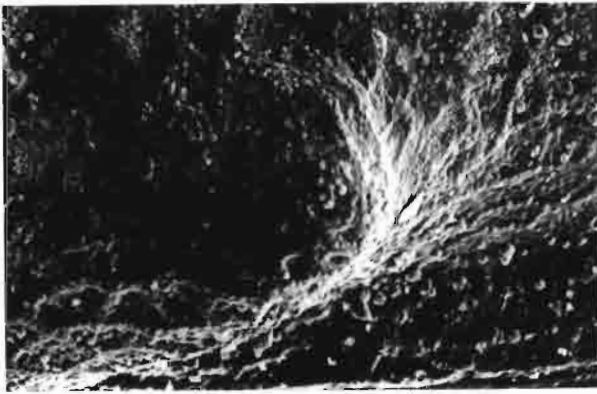


PLANCHE XXVII

---

Détail du réticule

1. Morphe A1, TJ 355, (X 714)
2. Morphe A1, TJ 355, (X 664)
3. Morphe A2, TJ 383, (X 775)
4. Morphe B5, TJ 280, (X 625)
5. Morphe B1, TJ 280, (X 547)
6. Morphe B5, TJ 355, (X 653)
7. Morphe B5, TJ 355, (X 653)
8. Morphe B1, TJ 355, (X 643)

|   |   |
|---|---|
| 1 | 2 |
| 3 | 4 |
| 5 | 6 |
| 7 | 8 |

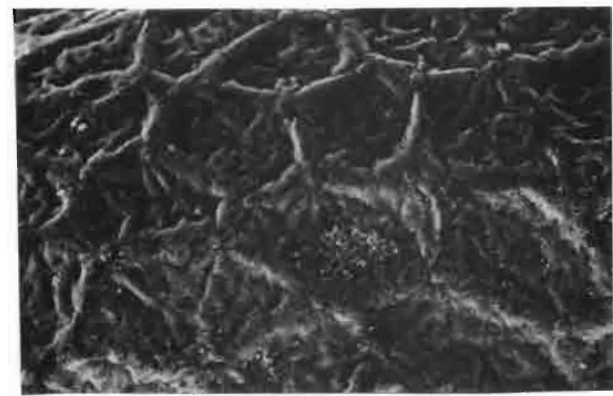
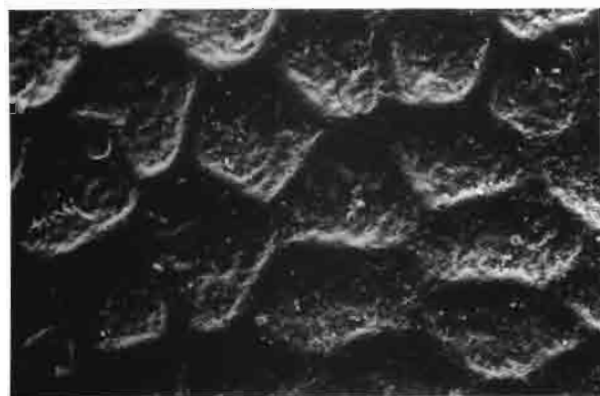
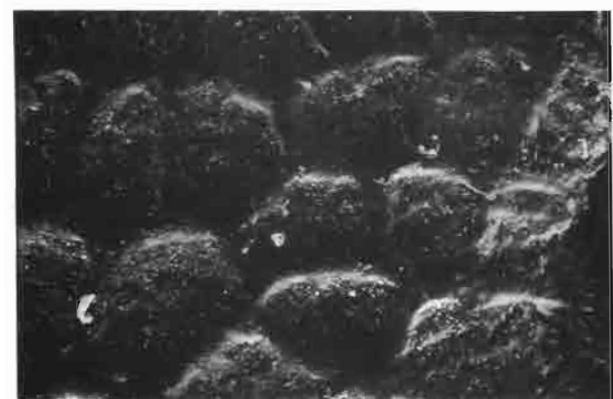
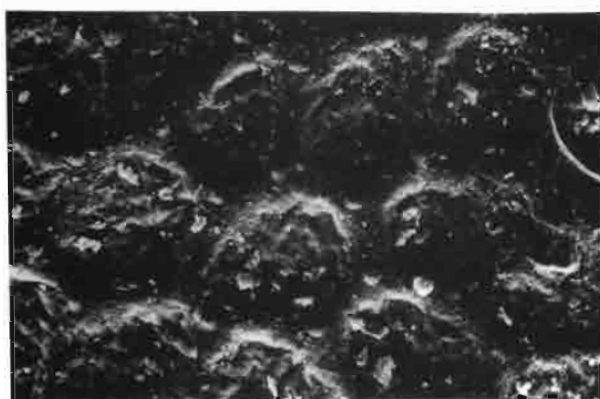
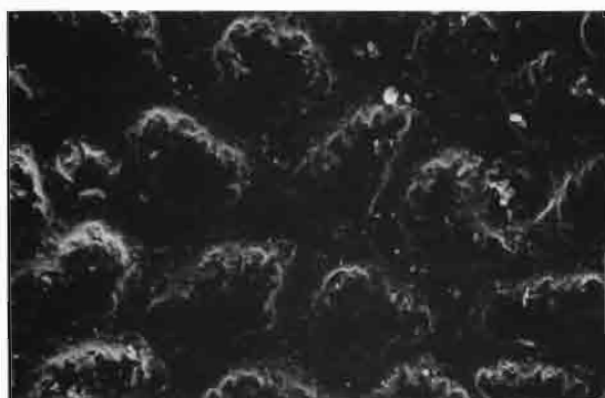
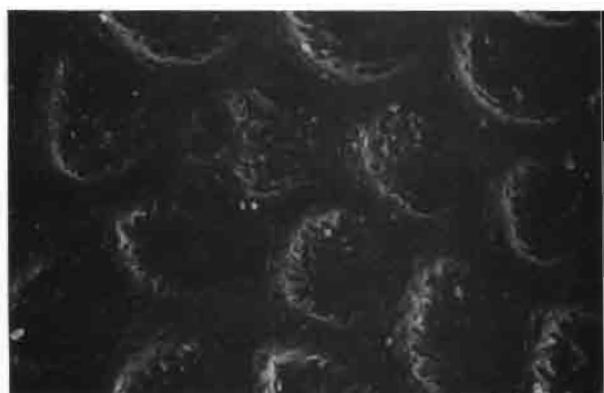


PLANCHE XVIII

---

- Détail des nodes

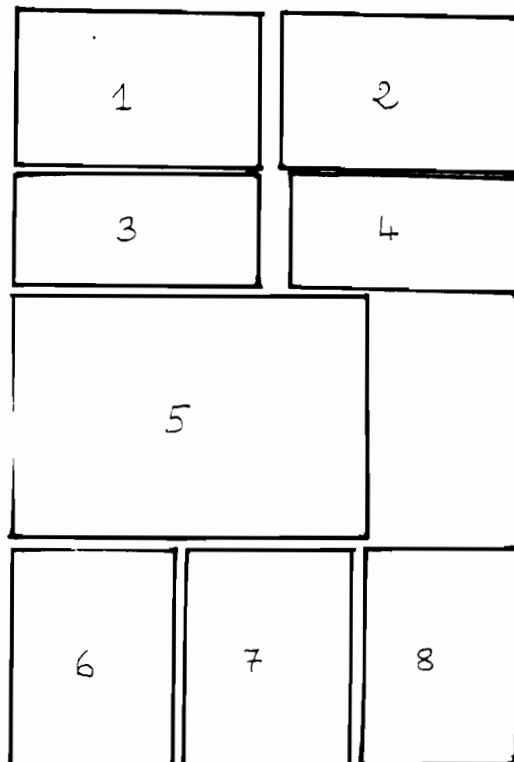
1. *L. morphe* A2 (X 330)
2. *L. morphe* B4b (X 250)

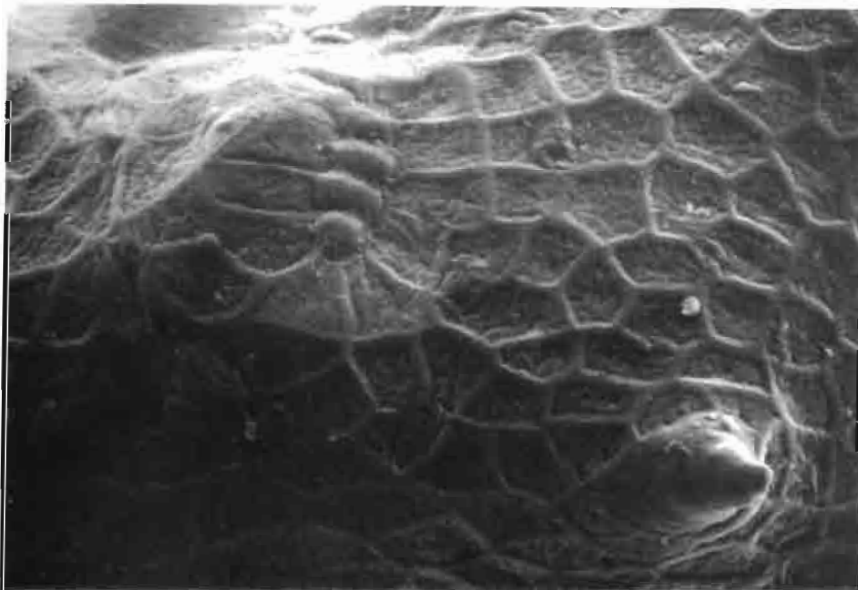
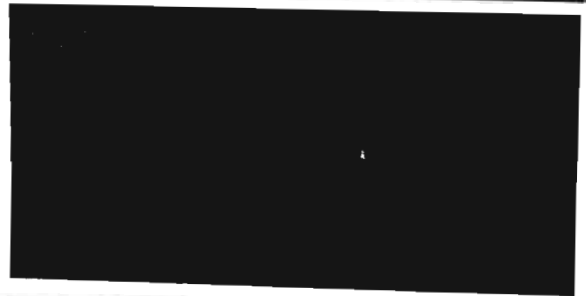
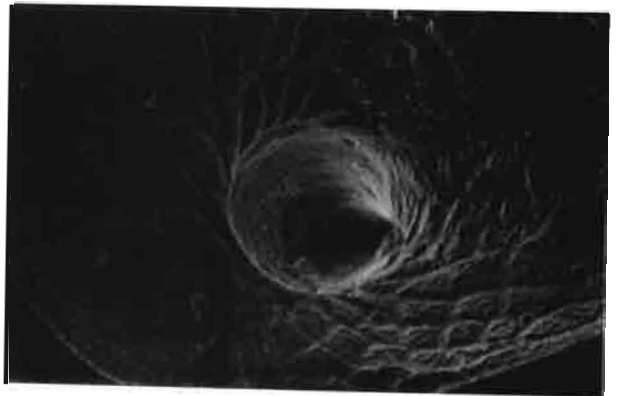
- Détails de la charnière

3. *L. titicaca*, prélèvement 44 (X 279)
4. *L. bradburyi*, (X 475)

- Détail empreintes musculaires centrales.

5. *L. morphe* A2, (X 232)
6. *L. morphe* B1 (X 816)
7. *L. morphe* B4a (X 800)
8. *L. aff. bradburyi* (X 800)





PL.28

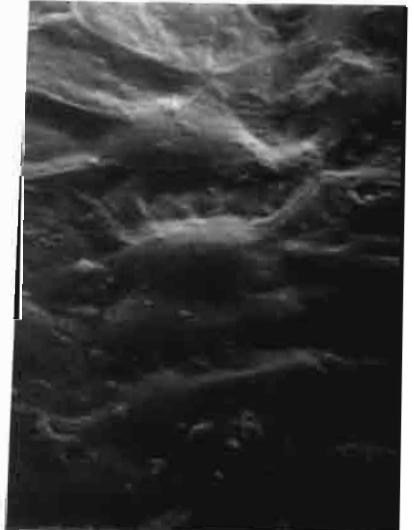
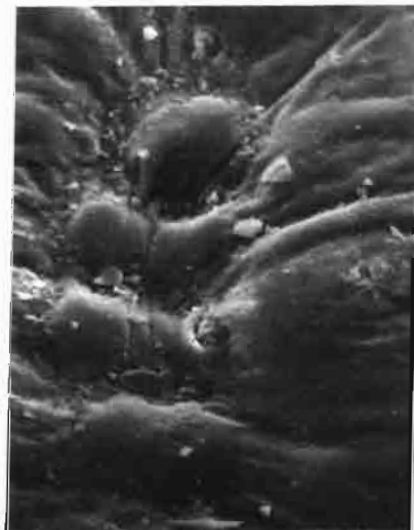


PLANCHE XXIX

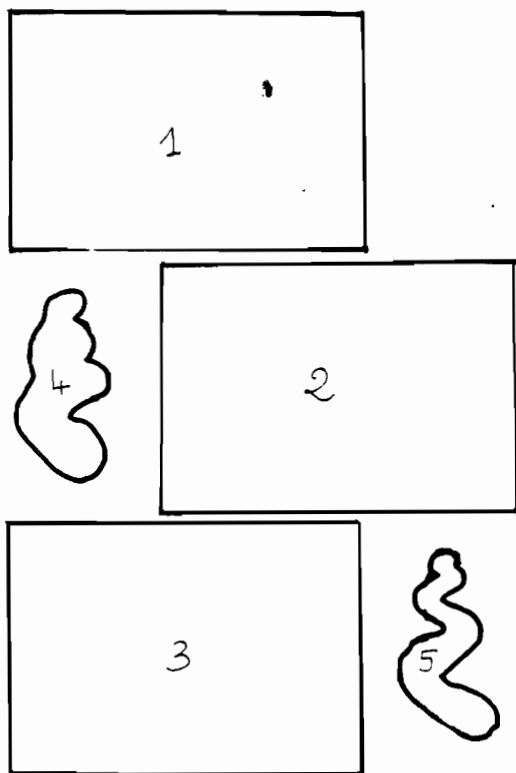
---

- Détail des réticules.

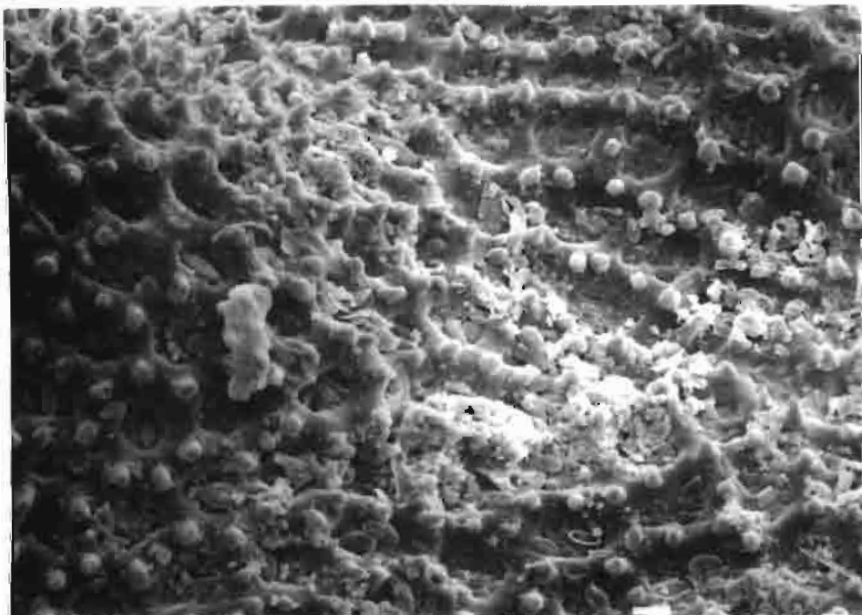
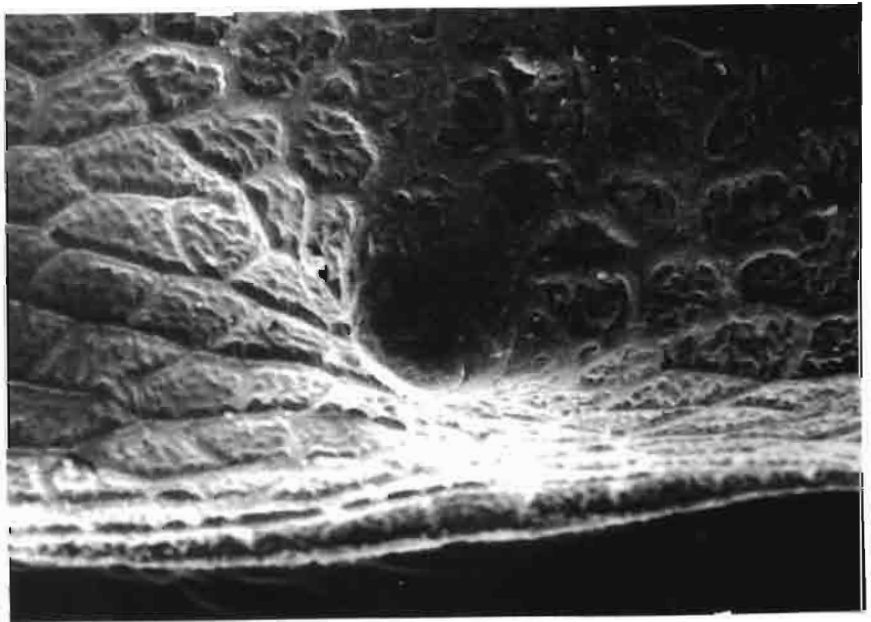
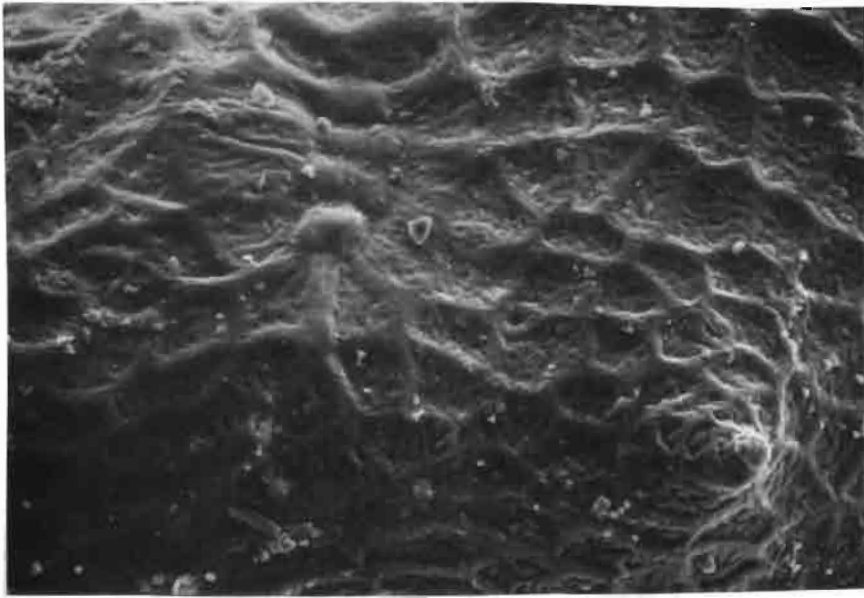
1. *L. morphe* A2, (X 394)
2. *L. morphe* A2, (X 480)
3. *L. morphe* A3b, TJ 350 (X 480)

- *Ecpomastrum miruna* (Haas, 1957)  
("Littoridina déroulée")

4. Prélèvement 429 (X 37)
5. TJ 9-10 (X 28.5)



PL.29



A N N E X E S

>>><<<

**ANNEXE**  
**LISTE DES FIGURES**  
-----

Figures n° :

- A<sub>1</sub> : Localisation des carottes.
- A<sub>2</sub> : Spectres fauniques des carottes A<sub>4</sub>, B<sub>2</sub> et A<sub>3</sub>.
- A<sub>3</sub> : Spectre faunique de la carotte S<sub>3</sub>.
- A<sub>4</sub> : Spectre faunique de la carotte TG<sub>1</sub>.
- A<sub>5</sub> : Spectre faunique de la carotte TL.
- A<sub>6</sub> : Spectres fauniques des carottes TF, TH<sub>1</sub> et TK.
- A<sub>7</sub> : Spectre de la coupe IPD (île du Poisson, Salar de Uyuni).
- A<sub>8</sub> : Spectre faunique de la coupe "profil V" au NE du lac Poopó.
- A<sub>9</sub> : Implications paléohydrologiques obtenues à partir des faunes de la coupe "profil V".

<<<>>

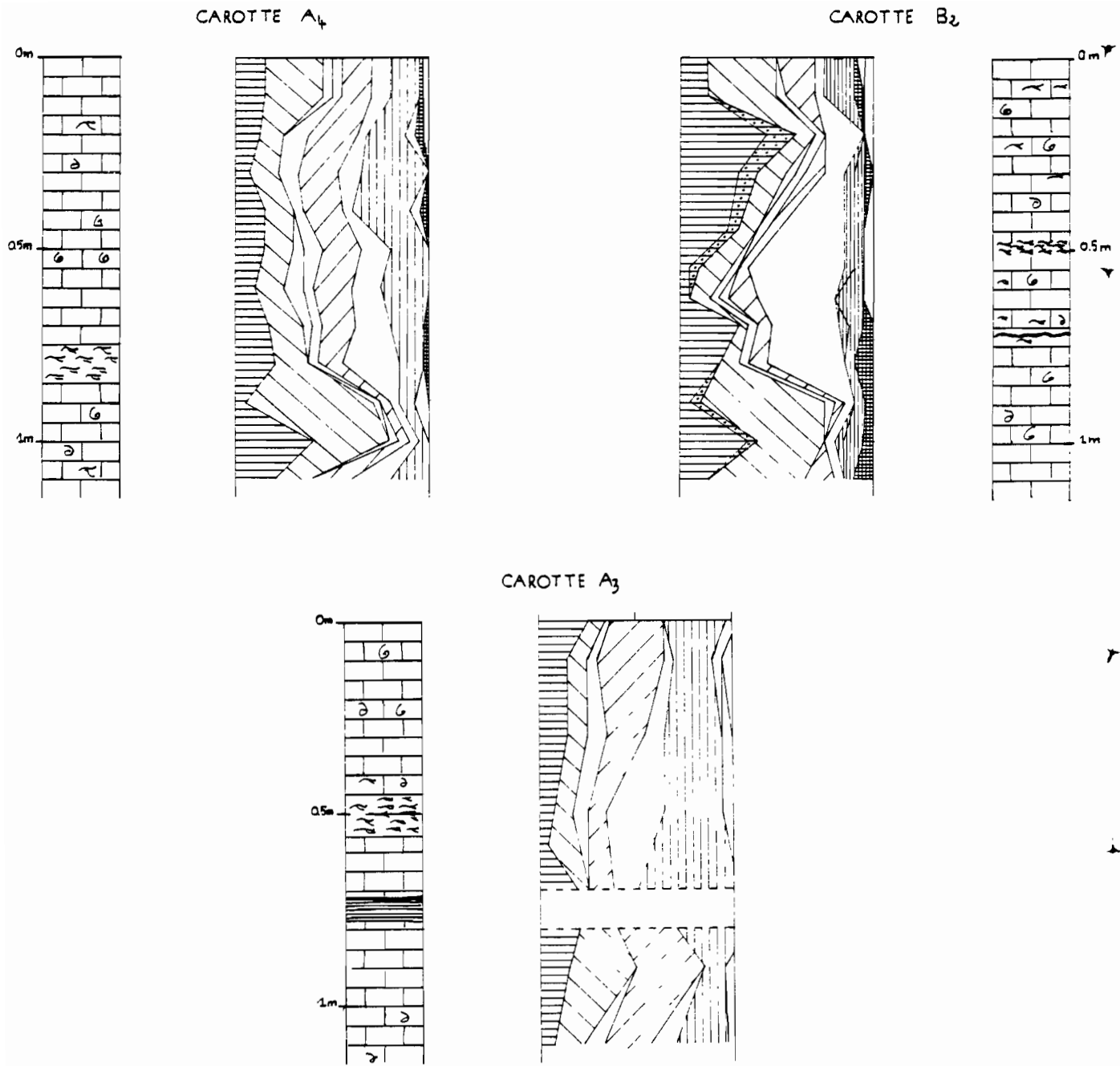


Fig. A<sub>2</sub> - Spectres fauniques des carottes A<sub>4</sub>, B<sub>2</sub> et A<sub>3</sub> -

Les carottes A<sub>3</sub>, A<sub>4</sub> et B<sub>2</sub> ont été prélevées dans la zone la moins profonde du lac Huñaimarca (fig. A<sub>1</sub>) entre 7,50 m et 2,5 m de hauteur d'eau (MAGAT et YBERT, 1980).

Dans cette zone où les herbiers (Chara) sont très denses, le taux de sédimentation est très important : 5 mm/an (WIRRMANN, 1982). Elles n'ont par conséquent enregistré qu'une tranche de temps très faible. Les associations fauniques (fig. A<sub>2</sub>) sont relativement monotones ; par leur présence-absence, les espèces écologiques marquent les crues et les décrues du lac (cf. Carotte D<sub>2</sub>, Troisième Partie). Il est à remarquer que seule la carotte la plus profonde (A<sub>3</sub>) a semble-t-il enregistré le dernier maximum lacustre du XVI<sup>ème</sup> siècle (niveau sans Ostracodes).

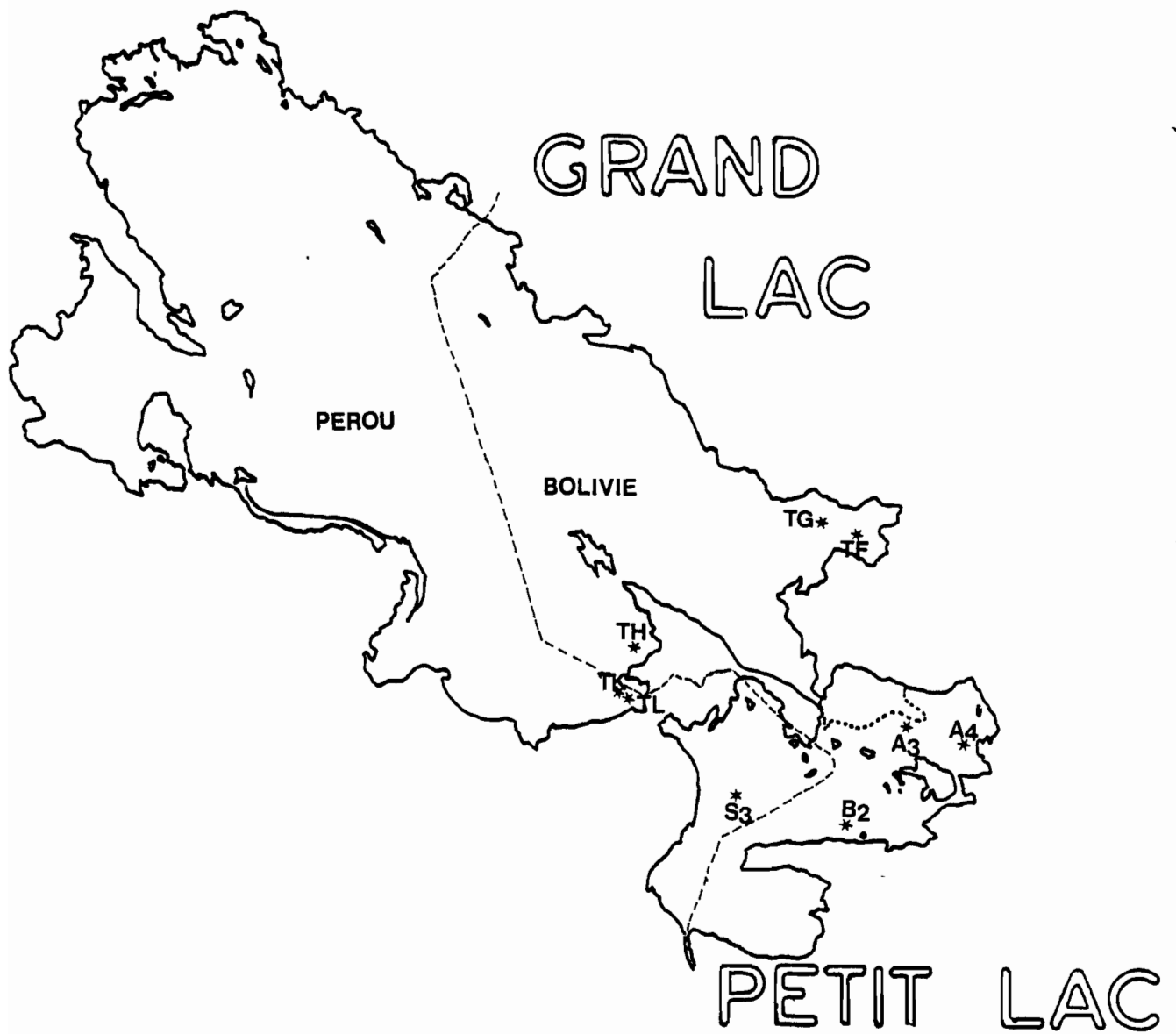


Fig. A<sub>1</sub> - Positionnement des carottes effectuées -

## CAROTTE S<sub>3</sub>

--000--

D'une longueur totale de 1,40 m, elle a été prélevée par 19 mètres de profondeur au centre de la cuvette Ouest (MAGAT et YBERT, 1980).

3 Ecozones sont reconnues (fig. A3).

### ECOZONE 3 (1,40 à 1,02 m)

L'épisode 3b : (1,4 - 1,3 m). Au milieu des nombreux oogones et restes de *Chara*, on note une dominance des *Limnocythere bradburyi* aux côtés de quelques *L. gr.* A forme ancestrale et *Cypridopsis sp.*, faune qui caractérise les environnements peu profonds à salinité variable (saisonnement).

L'épisode 3a est souligné par un monospécifique à *L. bradburyi*, traceur des milieux très instables (chimisme, durée de mise en eau) comme ceux des environnements aquatiques des environs du lac Poopó.

Cette écozone est marquée par la présence de très nombreuses diatomées (*Surinella striatula*) indicatrices d'eaux à faciès sulfaté sodique (10 à 60 g/l) (SERVANT-VILDARY, communication personnelle).

### ECOZONE 2 (1,02 à 0,1 m)

C'est un ensemble relativement homogène largement dominé par les *Limnocythere gr.* A forme ancestrale. Les niveaux 100-90 cm et 70 cm se signalent par la présence de *Cyprideis sp.* espèce typique des environnements mésohalins qui indique l'intrusion d'eaux riches en sels dissous amenées par les rios dans cette partie du lac Huñaimarca.

Le dépôt s'est fait dans un milieu de faible tranche d'eaux à faible concentration en sels dissous (oligohalin) n'ayant connu que de petites fluctuations de niveau.

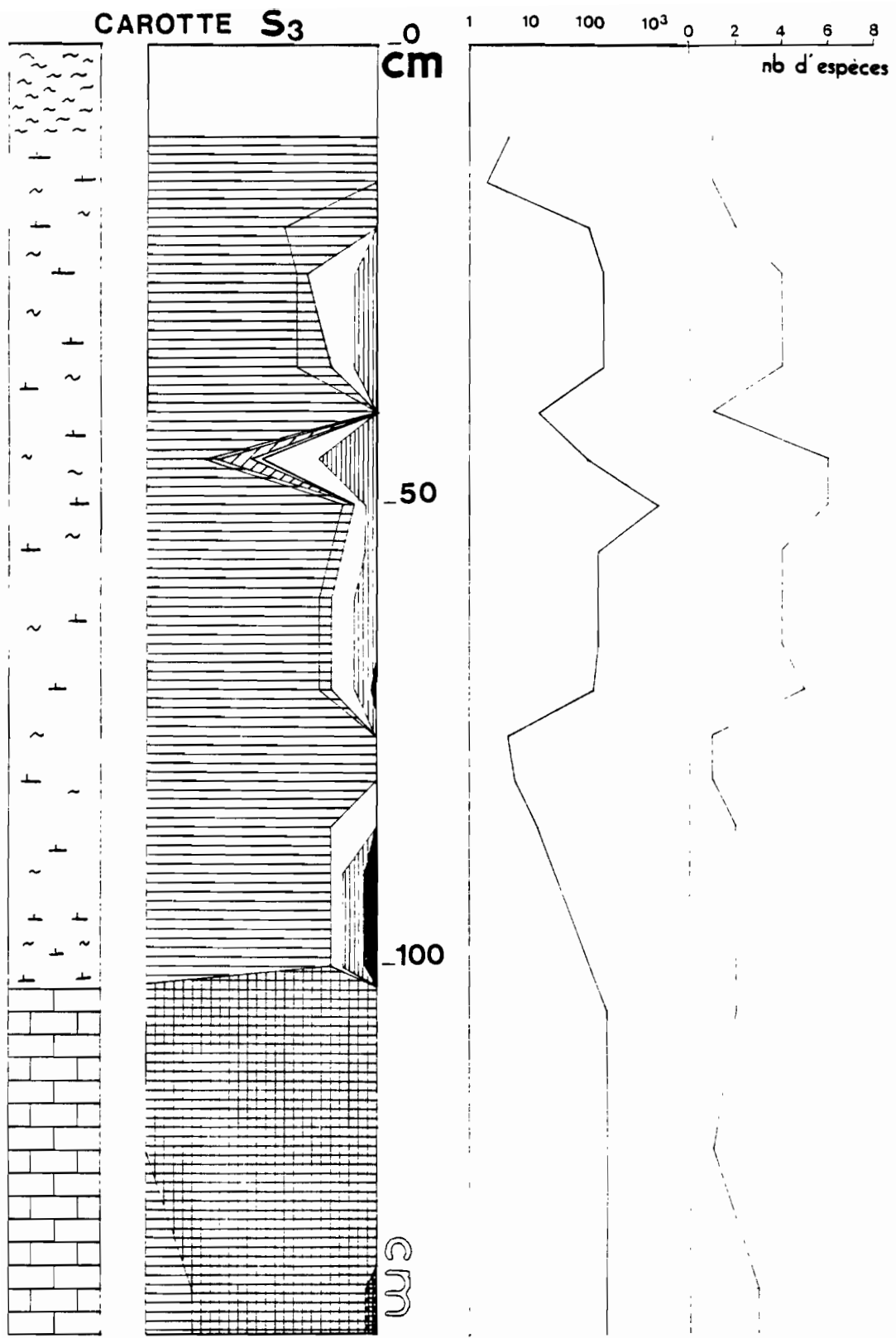


Fig. A<sub>3</sub> - Spectre faunique de la carotte S<sub>3</sub> -

ECOZONE 1 (0,10 au sommet)

Les Ostracodes ne sont pas représentés, cette absence de faune correspond aux conditions actuelles du milieu (pycnocline).

CAROTTE 86435

--00--

Deux écozones seulement sont repérées ; elles correspondent à celles numérotées 1 et 2 des carottes TD<sub>1</sub> et S<sub>3</sub> ; la faune est en tous points comparable. L'épisode à *Cyprideis* a été daté aux environs de 2200 ans B.P. (+ 400 - 430) (M. FOURNIER, ORSTOM, BONDY).

Les interprétations paléohydrologiques et paléoclimatiques susceptibles d'être tirées des faunes des carottes S<sub>3</sub> et 86435 sont conformes à celles qui ont été données pour la carotte TD<sub>1</sub> (Troisième partie).

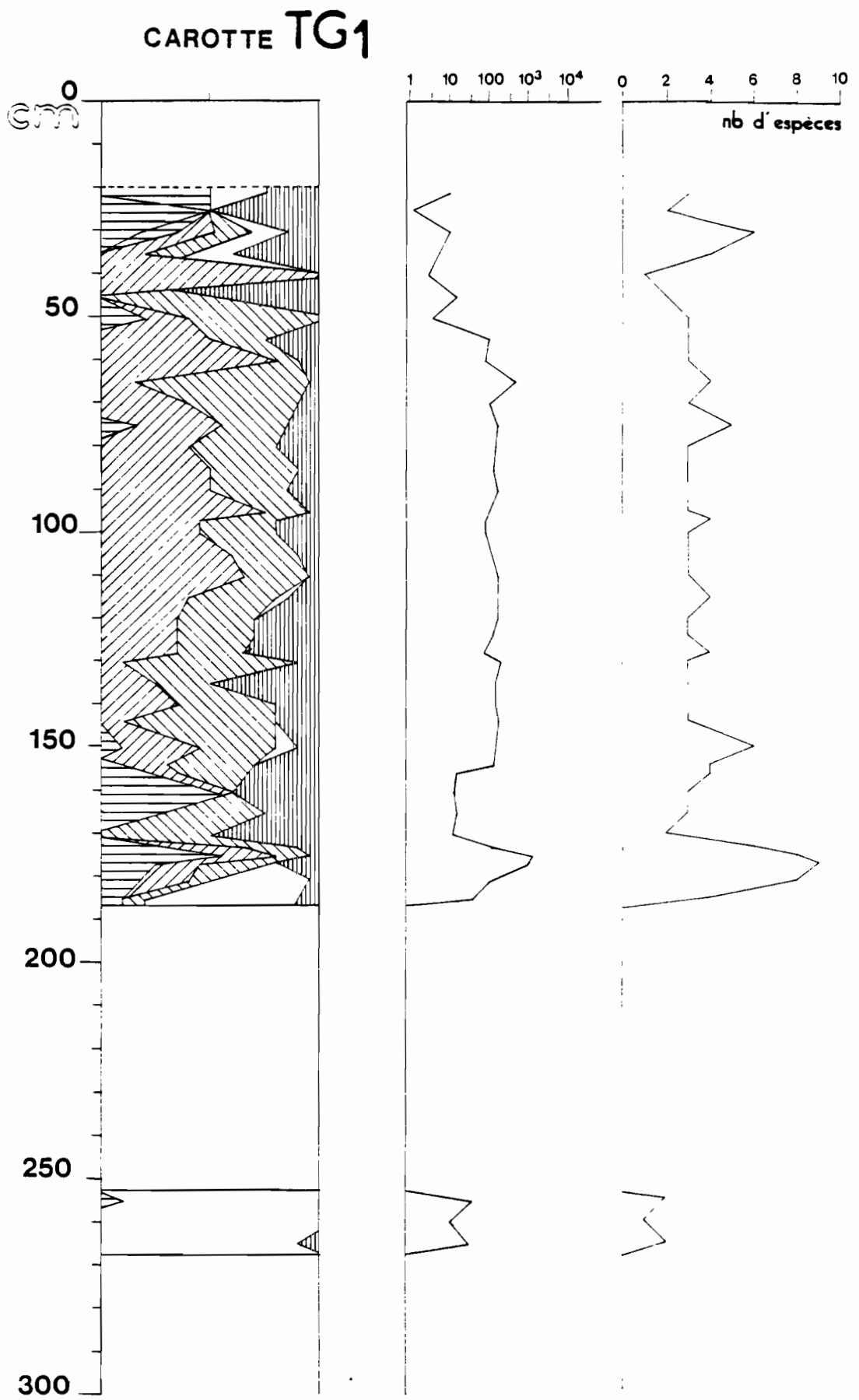


Fig. A<sub>4</sub> - Spectre faunique de la carotte TG<sub>1</sub> -

## CAROTTE TG<sub>1</sub>

--00--

Longue de 366 cm, cette carotte a été prélevée en baie d'Achacachi par 32 m de profondeur dans une zone à pente forte à proximité du débouché d'une rivière, zone peu favorable à l'enregistrement d'une série en continu (fig. A<sub>4</sub>).

L'ostracofaune apparaît au niveau 268 cm en faibles quantité et diversité. Les *Darwinula* dominant très largement l'association.

De 366 cm à 187 cm, les dépôts contiennent de la pyrite, des restes de végétaux et animaux (poissons, batraciens), des niveaux riches en *Chara* d'autres en spicules de spongiaires, en cristaux de gypse, diatomées ou grains de quartz. La pyrite témoigne d'un milieu réducteur.

De 187 à 175 cm, l'ostracofaune est présente, diversifiée, le polymorphisme important chez les *Limnocythere*.

Cette forte variabilité des espèces est certainement la traduction d'un milieu où les variations saisonnières entre période d'apports et saison sèche sont importantes.

De 175 à 35 cm, l'association est monotone avec une composante de base de *L. sp. B7*, *L. titicaca*, *Candonopsis* qui caractérise les herbiers à *Chara*.

A l'exclusion des niveaux où apparaissent les *Limnocythere sp. 1*, on peut considérer que l'environnement de cette écozone est stable bathymétriquement, inclus dans une fourchette de profondeur allant de 4,5 à 8 m.

Cette homogénéité traduit une stabilité climatique.

De 35 à 20 cm; la faune change. Aux *L. sp. et titicaca* font place les *L. sp. 1* nodés ou non.

L'association (*L. sp. 1*, *Darwinula*, *Cypronodopsis sp. 1*) est typique d'environnements plus profonds.

De 20 cm au sommet, je ne disposai pas d'échantillons ; quoi qu'il en soit, de 35 cm (qui correspond à la limite externe de l'herbier à *Chara*, soit environ 8 m d'épaisseur d'eau) au sommet où la profondeur d'eau est actuellement de 32 m, la faune ne traduit pas l'apport important d'eaux externes riches (par un polymorphisme des *Limnocythere*).

Cette arrivée d'eaux pauvres au milieu est à rapprocher avec le même phénomène observé dans la fosse de Chua.

# CAROTTE TL

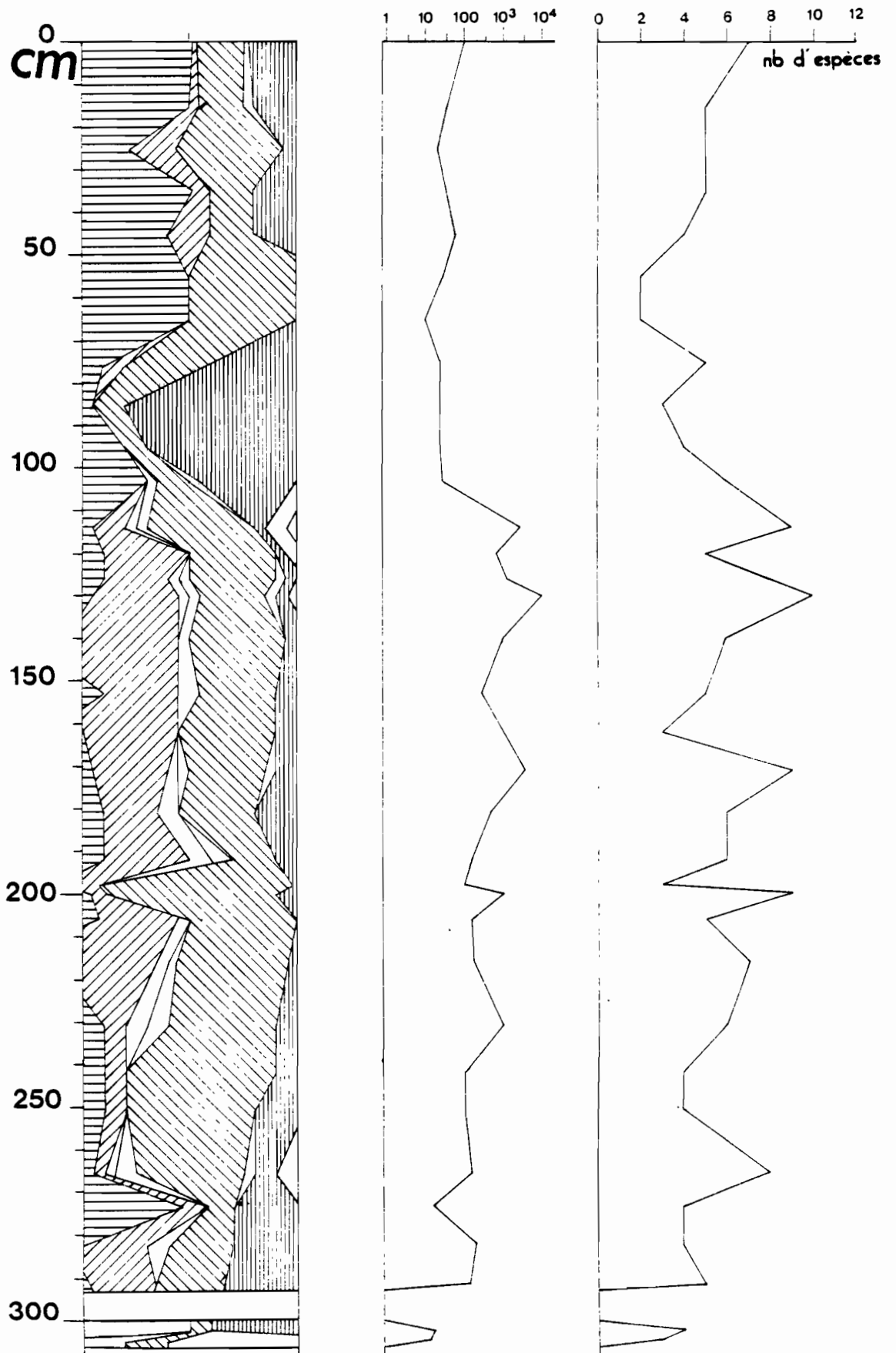


Fig. A5 - Spectre faunique de la carotte TL -

## CAROTTE TL

--00--

Elle a été retirée par 25 m de profondeur (fig. A<sub>5</sub>).

De 312 à 270 cm, on a une séquence classique partant du ruvage (dépôt détritique) jusqu'au domaine infralittoral supérieur, en passant par un niveau à Totorá (294-301).

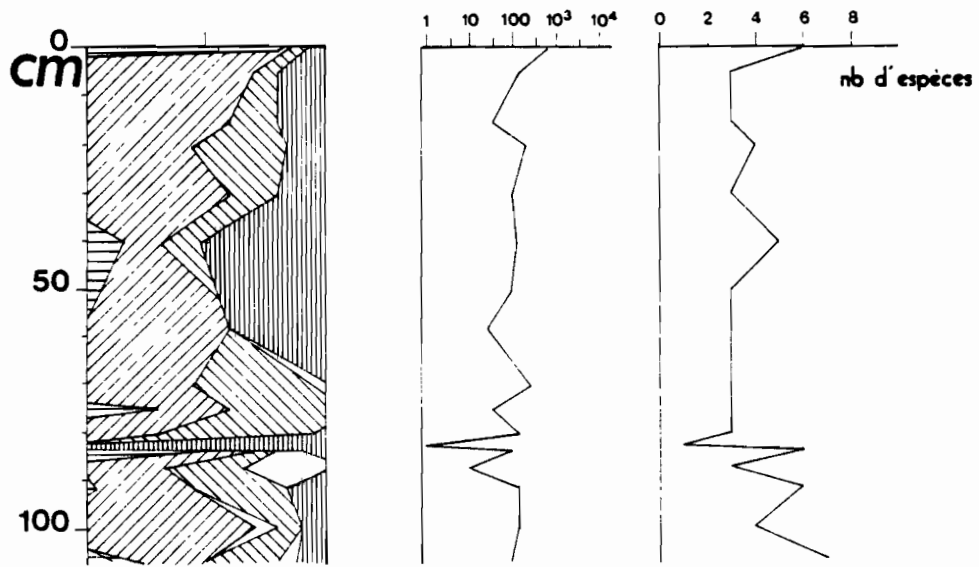
De 270 à 120 cm, l'association est principalement formée de *L. sp. titicaca*, *Candonopsis sp. 1*.

La diversité spécifique ainsi que la densité varient fortement, ce qui ne constitue pas un modèle classique pour un herbier à Chara. Les Chara ne sont vraisemblablement pas les seuls végétaux constituant l'herbier. Un exemple de ce type nous est fourni actuellement dans le lac Huinamarca, au Nord-Est.

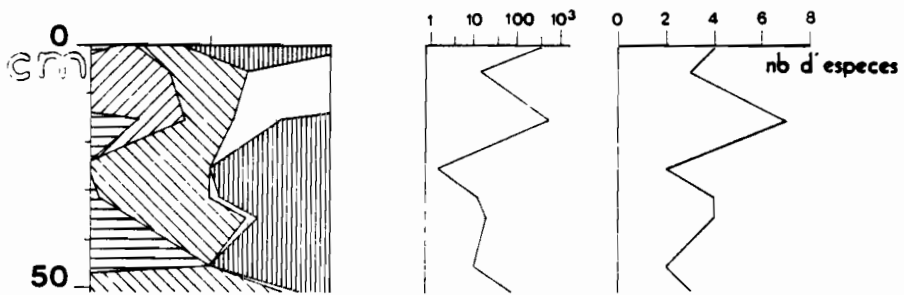
De 120 à 0 cm, les *L. sp. B<sub>7</sub>* sont remplacés par des *L. sp. A<sub>1</sub>*. L'approfondissement rapide du bassin est également marqué par le développement des *Candonopsis* au niveau 100-80 cm.

Les autres carottes prélevées dans le grand Lac (fig. A<sub>6</sub>) sont des carottes courtes (TF, TH<sub>1</sub>, TK) n'ayant enregistré qu'un laps de temps très court.

### CAROTTE TK



### CAROTTE TH<sub>1</sub>



### CAROTTE TF

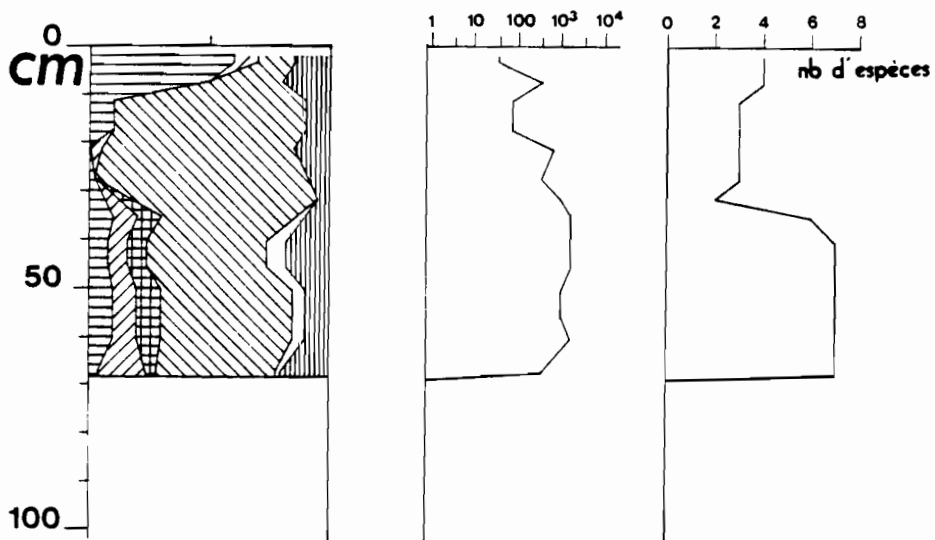


Fig. A<sub>6</sub> - Spectres fauniques des carottes TK, TH<sub>1</sub>, TF -

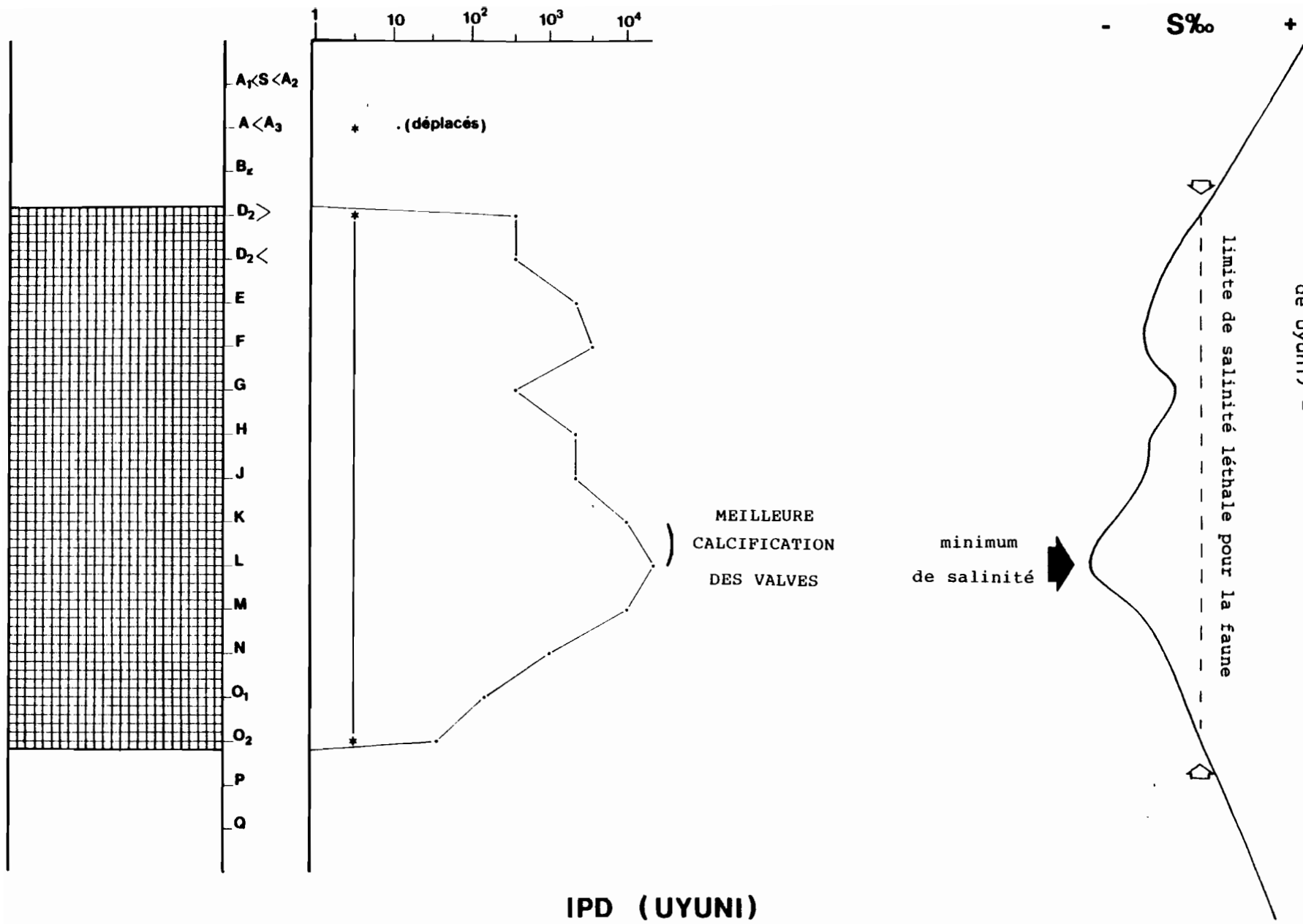


Fig. A7 - Spectre de la coupe IPD (île du Poisson, Salar de Uyuni) -

IPD (UYUNI)

L'interprétation des coupes effectuées d'une part au NE du lac Poopó actuel et d'autre part au centre du salar de Uyuni sur l'île du Poisson (D. WIRRMANN) est basée sur l'analyse de la paléobiocénose et des faciès sédimentaires. Les résultats essentiels que l'on peut tirer du spectre faunique (fig. A3) sont déterminés par l'opposition entre :

- les associations d'eaux douces à oligohalines constituées de *Limnocythere* sp. A1, *L. titicaca* et *Darwinula* sp.
- et l'association d'eaux mésohalines formée de *L. bradburyi*

L'environnement aquatique du lac Poopó et sa faune d'Ostracodes n'ont pas, pour l'instant, été étudiés de manière suffisante pour caractériser les paléohydrologies de ce lac.

#### La coupe de l'île du Poisson (IPD, fig. A7) :

Les ostracodes sont présents, en monospécifisme. Les *Limnocythere bradburyi* sont le témoignage d'environnements instables dans lesquels la salinité joue le rôle de facteur limitant.

#### La coupe du NE du lac Poopó (Profil V, fig. A8) :

Je ne dispose à l'heure actuelle d'aucune datation sur ce profil. Les variations des associations fauniques soulignent les changements du faciès chimique des eaux des paléolacs Poopó (Tauca et vraisemblablement Minchin).

Les eaux à salinité élevée ( $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ ) sont marquées par des associations dominées par les *Limnocythere bradburyi* (écozone 1, épisodes c et e de l'écozone 5 ; fig. A9).

# PROFIL V

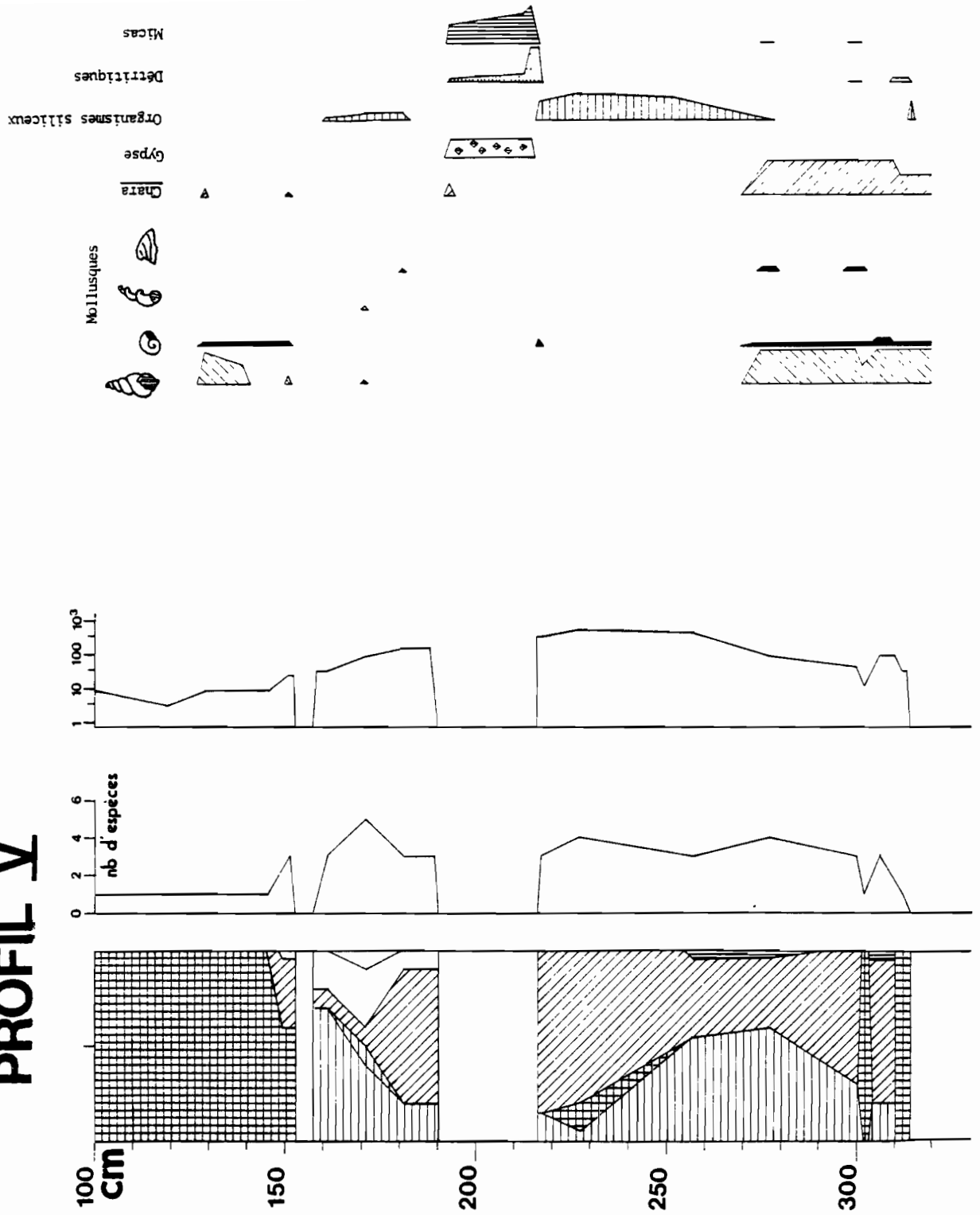
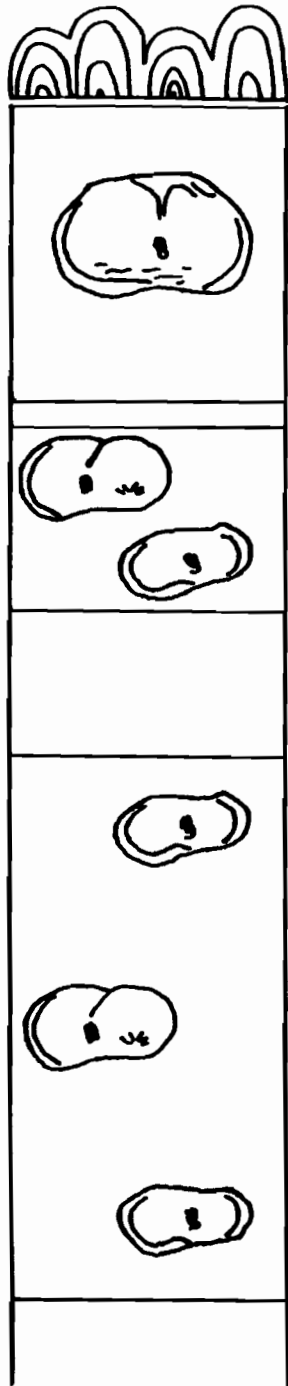


Fig. A<sub>8</sub> - Spectre faunique de la coupe "profil V" au NE du lac Poopó -



| EPISODES | ECOZONE |
|----------|---------|
|          | 1       |
|          | 2       |
|          | 3       |
|          | 4       |
| a        | 5       |
| b        |         |
| c        | 6       |
| d        |         |

AGE PRESUME  
**MINCHIN?**

**TAUCA?**

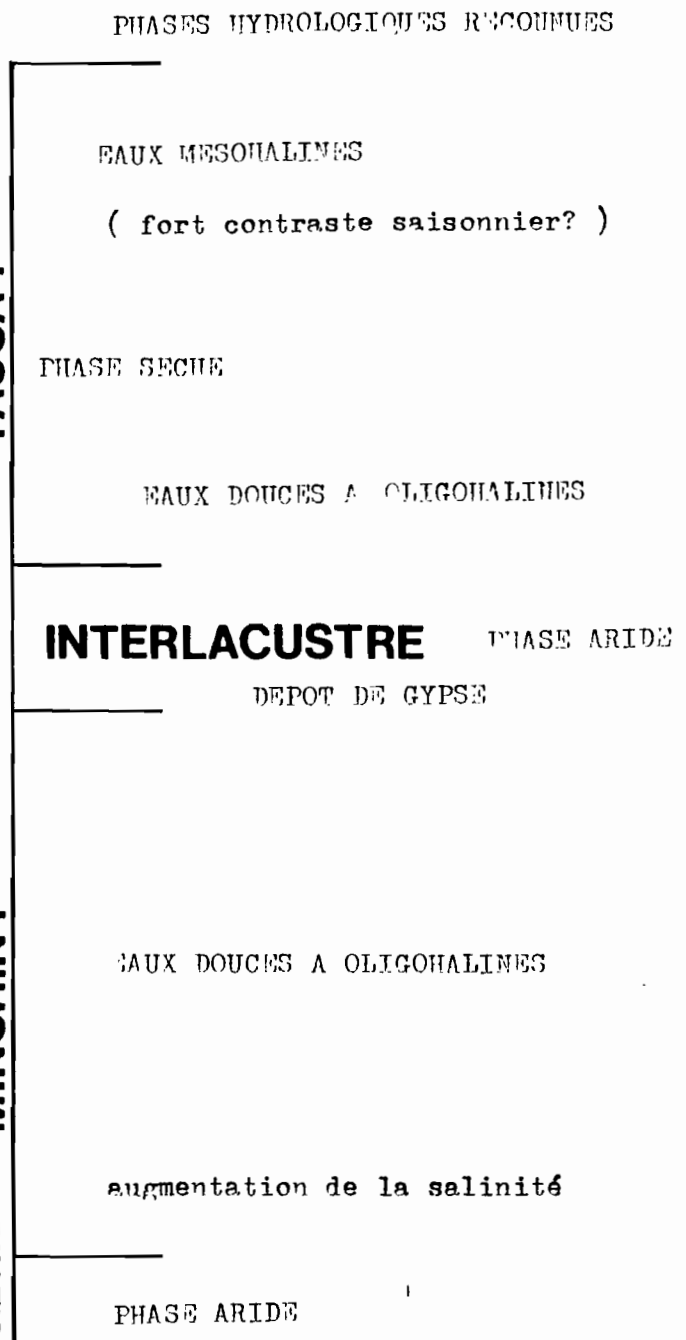


Fig. A9 - Implications paléohydrologiques obtenues à partir des faunes de la coupe "profil V" -

Les eaux douces ou oligohalines se signalent par la présence de *L. sp. A1* et/ou *L. titicaca* (écozone 3, épisodes a, b et d de l'écozone 5).

Les interlacustres (bas niveaux lacustres) ne contiennent pas de faune. Les dépôts y sont essentiellement détritiques ou chimiques (gypse) (écozones 2, 4 et 6).

<<<>>

## **RESUME :**

L'étude des Ostracodes des systèmes lacustres de l'Altiplano bolivien est envisagée selon deux axes distincts dont les résultats essentiels sont :

- leur répartition spatiale en fonction de la profondeur d'eau qui souligne le rôle des ceintures végétales à macrophytes,

- la distribution des différents écotypes des espèces polymorphes au fil d'une année en fonction de l'évolution de l'équilibre des carbonates à l'interface eau-sédiment qui marque l'impact du contraste saisonnier.

Le modèle actuel est testé sur les paléoenvironnements holocènes du lac Titicaca ; il débouche sur une caractérisation des évolutions hydrologiques et climatiques. Quatre phases climatiques majeures sont reconnues à l'Holocène : de 10.000 à 7500 ans BP, de 7500 à 6000 ans BP, de 6000 à 1500 ? ans BP et la situation actuelle ; elles se différencient tout spécialement au niveau des contrastes été-hiver.

Enfin, l'évolution du polymorphisme des *Limnocythere* laisse entrevoir une voie possible de la spéciation chez les Ostracodes.

**Mots-Clés :** Ostracodes - Polymorphisme - Macrophytes - lac Titicaca - Altiplano - Bolivie - Hydrologie - Climatologie - Contraste saisonnier - Actuel - Holocène.