

Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca

II. *Orestias agassii*, Valenciennes 1846 (Pisces, Cyprinodontidae) ⁽¹⁾

Gérard LOUBENS (2), Jaime SARMIENTO (3)

RÉSUMÉ

Orestias agassii est l'espèce de poissons la plus abondante dans le lac Titicaca. Il existe plusieurs formes de niveau taxinomique inférieur à la sous-espèce. Après la définition d'une échelle de maturité-maturation, l'étude du cycle sexuel montre l'existence d'une reproduction continue avec de faibles variations d'intensité et une extension des frayères à toute la ceinture végétale du lac. Les tailles de maturité sexuelle sont de 60 mm (mâles) et 65 mm (femelles). Il y a plus de femelles que de mâles et cette différence s'accroît avec la taille. Le coefficient de condition ne montre aucune variation saisonnière, ce qui est en bon accord avec la stabilité de l'ambiance organique et inorganique. L'alimentation est variée. L'examen « in toto » des écailles et des otolithes, et deux tentatives de marquage n'ont pas permis de déterminer l'âge. Étant donné ses caractéristiques biologiques, l'espèce a d'excellentes possibilités de résistance à une éventuelle surexploitation.

MOTS-CLÉS : Lac Titicaca — Bolivie — Biologie — Poissons — *Orestias* — Reproduction — Condition — Alimentation.

RESUMEN

OBSERVACIONES SOBRE LOS PECES EN LA PARTE BOLIVIANA DEL LAGO TITICACA. II. *Orestias agassii*, VALENCIENNES 1846 (PISCES, CYPRINODONTIDAE)

Orestias agassii es la especie de peces más abundante en el lago Titicaca. Existe varias formas de nivel taxonómico inferior a la subespecie. Después de describir una escala de madurez-maduración, el estudio del ciclo sexual enseña la existencia de una reproducción ininterrumpida con reducidas variaciones de intensidad y una extensión de los sitios de desove que abarca a toda la cintura vegetal. Los tamaños de madurez sexual son de 60 mm (machos) y 65 mm (hembras). Las hembras son más numerosas que los machos y esta diferencia aumenta con el tamaño. No se observa ninguna variación estacional en el índice de condición, lo que está de acuerdo con la estabilidad del ambiente orgánico e inorgánico. La alimentación es diversa. El examen « in toto » de las escamas y de los otolitos, y dos ensayos de marquaje no resultaron exitosos para la determinación de la edad. Dado sus características biológicas, la especie tiene excelentes posibilidades de resistir a una eventual sobreexplotación.

PALABRAS CLAVES : Lago Titicaca — Bolivia — Biología — Peces — *Orestias* — Reproducción — Condición — Alimentación.

(1) Travail réalisé dans le cadre de l'accord O.R.S.T.O.M.-Universidad Mayor San Andrés, La Paz.

(2) O.R.S.T.O.M., Casilla 109, Trinidad, Bolivie.

(3) Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.

SUMMARY

OBSERVATIONS ABOUT THE FISHES IN THE BOLIVIAN ZONE OF LAKE TITICACA. II. *Orestias agassii*, VALENCIENNES 1846 (PISCES, CYPRINODONTIDAE)

Orestias agassii is the most abundant fish in Lake Titicaca. Below the subspecies, various taxonomic levels can still be recognised. The reproduction is permanent with only small intensity variations. The spawning grounds extend over the entire lacustrine plant belt. Males are sexually mature at 60 mm and females at 65 mm. There are more females than males, and this difference increases with length. The condition of the fish does not show seasonal variations, which agrees with the stability of the organic and inorganic environmental conditions. Feeding is varied. Entire otolith and scale examinations, and tagging experiments did not allow age determinations to be made. Because of its biological characteristics the species is expected to show excellent resistance to the effects of increased exploitation.

KEY WORDS : Lake Titicaca — Bolivia — Biology — Fishes — *Orestias* — Reproduction — Condition — Feeding.

La description des milieux et des principaux peuplements ichthyologiques du lac Titicaca (LOUBENS *et al.*, 1982) a montré qu'*Orestias agassii* est une espèce à la fois commune et abondante dans tous les biotopes, excepté la zone profonde. Sa biologie n'est connue que par des remarques faites dans des publications portant sur la systématique, ou par des rapports non publiés très difficiles à obtenir. C'est d'ailleurs aussi le cas des autres espèces autochtones de ce grand lac tropical d'altitude si particulier.

L'espèce, plutôt petite puisque les adultes atteignent une vingtaine de grammes seulement, est pêchée dans tout le lac et est commercialisée jusqu'à La Paz. D'après l'étude de FRANC *et al.* (1979) dans la partie orientale du Petit Lac, dont les résultats ne peuvent malheureusement pas être étendus à l'ensemble du lac Titicaca, *Orestias agassii* représente 84 % de la production de la pêche dans cette zone. L'étude de sa biologie que nous entreprenons ici, présente donc un intérêt à la fois théorique et pratique. Après un complément de systématique, nous étudions la sexualité et la reproduction, la condition, l'alimentation et présentons rapidement les tentatives de détermination de l'âge qui n'ont malheureusement pas abouties, ceci afin d'orienter les recherches futures.

1. SOUS-ESPÈCES ET POPULATIONS

Dans une étude systématique récente des *Orestias* du Petit Lac Titicaca, LAUZANNE (1982) a proposé la suppression des différentes sous-espèces d'*Orestias agassii* distinguées par TCHERNAVIN (1944), celles-ci ne correspondant, semble-t-il, qu'à des stades de développement ou à des variations phénotypiques de niveau inférieur à la sous-espèce. Pratiquement il est possible de distinguer trois formes (LAUZANNE, *op. cit.*) : une forme littorale de petite taille à dos

vert jaunâtre, à flancs jaunâtres piquetés de petites tâches noires irrégulièrement disposées ; une forme pélagique plus grande, noire sur le dos, plus claire sur les flancs, presque blanche sur le ventre ; une forme benthique de même taille et coloration que la forme pélagique, mais à tête plus massive et camuse. Les pêcheurs, quant à eux, distinguent les « caraches » ou « carachis » (forme littorale) et les « carachis negros » ou « blancs » — selon la partie du corps que l'on regarde —, correspondant aux deux autres formes.

La forme littorale est simplement une forme juvénile. Outre les arguments de systématique développés par Lauzanne (*op. cit.*), il y a des arguments biologiques : absence ou très grande rareté d'individus en reproduction dans la forme littorale, absence de petits poissons dont l'aspect serait semblable à celui des individus benthiques ou pélagiques.

Le problème des formes benthique et pélagique est plus délicat. Pour beaucoup d'individus l'appartenance à l'une ou l'autre forme est douteuse, et plutôt que deux formes, il y aurait de nombreuses expressions phénotypiques dont les types extrêmes seulement correspondraient aux deux formes décrites.

Outre cette possible scission en fonction des biotopes à partir d'un stock de jeunes commun, l'isolement géographique peut entraîner des hétérogénéités. VILLWOCK (1963) a suggéré, à ce sujet, la possibilité d'une panmixie incomplète due à des phénomènes d'isolement entre des populations éloignées ou séparées par de larges zones profondes que les *Orestias agassii* ne pourraient pas traverser. Cela semble possible en effet dans le Grand Lac, où il paraît peu probable que des groupes d'*Orestias agassii* puissent passer d'une rive à l'autre. Les échanges se feraient uniquement par des déplacements le long des rives, et dans le cas où ces déplacements seraient de faible ampleur, il pourrait se créer des populations totalement ou partiellement isolées.

Dans le Petit Lac, par contre, la pêche aux chaluts-bœufs montrent que des groupes d'adultes s'éloignent des rives sur des distances assez grandes et peuvent rejoindre ainsi d'autres zones du Petit Lac, ce qui entraînerait une homogénéisation des peuplements.

Afin d'apporter un élément expérimental à la résolution de ces problèmes, nous avons procédé à une petite étude de certains caractères méristiques : le nombre de rayons à la nageoire dorsale D, le nombre de rayons à la nageoire anale A et le nombre de vertèbres V. Il s'agit de caractères assez faciles à observer et non liés à la taille, sauf peut-être, comme c'est le cas chez beaucoup d'espèces de Poissons, à celle atteinte au cours du développement larvaire pendant la période phénocritique. S'il en est ainsi, cette corrélation disparaît souvent chez les adultes par suite des différences de croissance individuelle.

En ce qui concerne les rayons à la dorsale et à l'anale, les *O. agassii* ont la particularité de présenter assez souvent des rayons simples, non seulement à l'extrémité antérieure des nageoires comme c'est le cas chez la grande majorité des Téléostéens mais aussi à l'extrémité postérieure. Il peut y avoir aussi un rayon simple intercalé au milieu des rayons branchus. On peut rencontrer, par exemple, si s et b signifient respectivement simple et branchu, des formules telles que 3 s, 8 b, 1 s, 3 b, 1 s, ou 6 s, 1 b, 1 s, 6 b, 2 s. Nous avons compté tous les rayons, qu'ils soient simples ou branchus.

Il est important, d'autre part, de savoir si les caractères étudiés sont indépendants ou non, et dans le cas où ils sont liés, si cette liaison est étroite ou non. Nous avons utilisé pour cela les données recueillies par LAUZANNE (comm. pers.) sur 73 *Orestias agassii* pêchés en 1979 dans le Petit Lac. Pour chaque poisson, Lauzanne a noté le nombre de rayons à la dorsale D, à l'anale A, à la pectorale P, le nombre de rayons branchus à la caudale C. Pour la corrélation entre D et le nombre de vertèbres V, nous avons utilisé nos propres données. Les distributions obtenues sont en cloche, ce qui permet l'application, au moins approximative, des tests paramétriques classiques. Bien que n'ayant pas travaillé nous-même par la suite sur P et C, nous donnons aussi les résultats correspondants à ces caractères pour leur intérêt théorique.

Le tableau I indique qu'il existe seulement un seul coefficient significatif, celui relatif à D et A. Ce résultat est confirmé par nos observations faites en 1980 sur 174 individus. La corrélation entre D et A est de 0,44 alors que les seuils de signification sont de 0,15 (95 %) et 0,20 (99 %). Les autres caractères peuvent être considérés comme indépendants entre eux.

TABLEAU I

Corrélation entre certains caractères méristiques chez *Orestias agassii*. r : coefficient de corrélation; autres symboles : voir le texte

	D	A	P	C	V	Seuils de signification de r
D	1					
A	0,51	1				95% : 0,24
P	0,04	0,03	1			
C	0,10	0,02	0,01	1		99% : 0,31
V	0,14	0,05			1	

Influence du sexe

Celle-ci doit être testée systématiquement préalablement à toute étude de ce genre, sinon, en cas de différence significative liée au sexe, les résultats pourraient être faussés par le sex-ratio des échantillons. Les échantillons du tableau II sont constitués d'individus capturés en 1980 dans le Petit Lac. Aucune différence significative n'apparaît entre les mâles et les femelles,

Comparaison régionale

Étant donné le volume des données, nous nous contenterons de comparer le Petit Lac et la baie d'Escoma dans le Grand Lac, d'après les données recueillies en 1980 (tabl. III). Il apparaît une hétérogénéité en ce qui concerne les vertèbres. Ce résultat et les considérations théoriques précédentes nous conduisent à traiter séparément les *O. agassii* du Petit Lac et ceux du Grand Lac. Ajoutons que pour le Petit Lac nos résultats ne présentent pas de différences significatives avec ceux de LAUZANNE (1982) concernant des observations faites en 1979.

Une dernière remarque sur ce problème concernant notre échantillonnage : celui-ci a été fait pour l'essentiel en utilisant une série de filets maillants de fond de 2 à 2,5 m de hauteur travaillant dans la zone comprise entre la rive et l'isobathe 10 m, c'est-à-dire dans la ceinture végétale. Les captures sont donc formées d'individus littoraux ou benthiques. Dans quelques cas, nous avons utilisé les résultats de la pêche locale aux chaluts-bœufs qui se fait sur des groupes d'*Orestias agassii* nageant dans les eaux libres à une hauteur variable, et pouvant correspondre davantage à la forme pélagique. Nous les comparerons à l'occasion avec les individus benthiques.

TABLEAU II

Comparaison des mâles et des femelles en ce qui concerne le nombre de rayons à la dorsale D, le nombre de rayons à l'anale A et le nombre de vertèbres V. f, femelles ; m, mâles ; v, variance ; N, effectif ; t, variable t de Student

D	f	m	A	f	m	V	f	m
13	1	2	13	1	1	31		
14	8	5	14	1		32	1	3
15	28	11	15	12	7	33	12	4
16	9	8	16	25	11	34	13	10
17	4	1	17	9	7	35	5	2
18			18	1	1	36		
\bar{D}	15,14	15,04	\bar{A}	15,83	15,96	\bar{V}	33,71	33,58
v	0,721	0,925	v	0,773	1,036	v	0,613	0,814
N	50	27	N	49	27	N	31	19
t		0,5	t		0,6	t		0,5

TABLEAU III

Comparaison des caractères méristiques des *Orestias agassii* du Petit Lac et du Grand Lac (baie d'Escoma). Petit Lac, P.l. ; Grand Lac, G.l. ; autres symboles, idem tabl. II

D	P.l.	G.l.	A	P.l.	G.l.	V	P.l.	G.l.
13	5	3	13	2	1	31		
14	25	6	14	3	4	32	7	10
15	67	42	15	33	14	33	33	36
16	42	23	16	62	38	34	50	20
17	10	4	17	43	22	35	7	2
18		4	18	6	4			
19			19	1				
\bar{D}	15,18	15,38	\bar{A}	16,09	16,06	\bar{V}	33,59	33,21
v	0,820	0,991	v	0,919	0,924	v	0,531	0,516
N	149	82	N	150	83	N	97	68
t		1,48	t		0,21	t		3,35

2. SEXUALITÉ ET REPRODUCTION

2.1. Étapes de l'étude

Après avoir défini une échelle de maturité-maturation, nous décrivons les cycles de maturation, les périodes et les lieux de reproduction. Pour cela il convient de travailler sur les grands individus de façon à n'avoir dans les échantillons que des adultes ou une grande majorité d'adultes, car la présence d'une proportion notable et variable de juvéniles pourrait fausser les résultats. Une fois connue la

ou les périodes de maturation, on peut alors passer à la détermination de la taille de maturité sexuelle qu'on estime ici, — comme c'est le cas général dans les études de ce genre —, par le biais de la taille de première maturation, puisque les adultes ne peuvent être distingués facilement et rapidement des immatures que lorsque les gonades commencent à mûrir. On utilise par conséquent les échantillons correspondant à la période de maturation, qui englobe la période de reproduction au sens strict, c'est-à-dire celle de la fraye. Nous terminerons par l'étude du sex-ratio et de la fécondité.

2.2. Échelle de maturité-maturation

L'expression « échelle de maturité-maturation » paraît préférable à celle plus classique d'« échelle de maturation », puisqu'en réalité on décrit sous cette rubrique non seulement les différents stades de maturation observés chez les adultes, mais aussi les différents stades qui, du jeune à l'adulte, conduisent à la maturité sexuelle.

Pour les femelles, l'échelle a été établie par l'observation « in toto » des ovaires et par dilacération et observation d'un fragment d'ovaire. La correspondance avec le rapport gonosomatique (R.G.S.), défini comme le rapport du poids des gonades au poids du corps diminué du poids des gonades est indiquée. Rappelons que les *Orestias* n'ont qu'une seule gonade placée du côté droit du corps. L'ovaire a la forme classique d'un sac allongé accolé à la paroi dorsale de la cavité abdominale. Dans la définition du stade atteint par une femelle donnée, nous tenons compte de la catégorie d'ovules qui constitue la masse principale de l'ovaire, mais il peut exister quelques ovules en avance par rapport au développement moyen constaté.

Stade 1 - Femelle immature juvénile

Il est possible de distinguer les mâles et les femelles à partir de 40-45 mm de longueur standard. L'ovaire renferme des oocytes transparents de petite taille, environ 0,2 mm, à gros noyau. Le RGS très faible n'a pas été déterminé. Ce stade peut s'observer jusqu'à une taille de 85 mm environ.

Stade 2 - Femelle immature

Ce stade est caractérisé par la présence d'oocytes semi-opaques, plus gros en moyenne que les ovules transparents. Ces oocytes semi-opaques, de 0,3 à 0,5 mm n'occupent pas toute la gonade qui reste donc encore translucide. Le RGS moyen est de 1,0 % (0,5 à 1,7 %). Ce stade a été observé sur des femelles de 45 à 100 mm, exceptionnellement un peu plus.

Stade 3 - Femelle en maturation

L'ovaire est entièrement envahi par des ovules opaques de 0,5 à 1 mm de diamètre. Le RGS moyen atteint 2,4 % (0,8 à 4,1 %). Ce stade s'observe à partir de 50 mm de longueur standard.

Stade 4 - Femelle en maturation avancée

L'aspect est le même que celui du stade 3, mais les ovules sont en moyenne plus gros (1,0 à 1,8 mm) et le RGS plus élevé (RGS = 4,6 %, de 2,0 à 7,1 %). Ce stade s'observe à partir de 50 mm également.

Stade 5 - Femelle prête à pondre ou en ponte

La partie centrale de l'ovaire est occupée par de gros ovules gluants de 1,8 à 2,1 mm, libres à l'intérieur

de la gonade, translucides, avec généralement un globule huileux de 0,5 mm de diamètre. La RGS varie beaucoup en fonction de la fraction d'ovules qui a été perdue par ponte ou au cours des manipulations du poisson (1,7 à 22,0 %). La plus petite femelle mûre observée avait 47 mm.

Stade 6 - Femelle après la ponte

Les ovaires flasques et sanguinolents renferment des oocytes correspondant au stade 3 et éventuellement 1 ou plusieurs ovules mûrs résiduels. Le RGS est du même ordre que celui d'une femelle au stade 3 (RGS = 3,2 %, de 0,8 à 8,3 %).

La distinction des stades, déjà parfois délicate chez les femelles, est très difficile chez les mâles pour lesquels nous avons distingué, après différentes tentatives, seulement deux états (mot choisi ici pour son sens moins précis que stade) : état 1, mâle à gonade réduite, immature ou adulte ; état 2, mâle à gonade plus ou moins développée, en maturation ou mûre. La limite entre ces deux états est d'ailleurs imprécise.

2.3. Cycle de maturation, périodes de reproduction

3 967 femelles de 40 à 160 mm de longueur standard ont été disséquées, dont 870 pour le Grand Lac et 3 097 pour le Petit Lac. Nous commencerons par examiner les résultats concernant les grandes femelles d'au moins 100 mm, au nombre de 1 400 (tabl. IV et V), au sujet desquels plusieurs remarques peuvent être faites.

— La proportion des individus aux stades 1 et 2 est toujours très faible. Cette proportion tombe d'ailleurs à zéro lorsqu'on ne considère que les très grands individus. On peut donc dire que les femelles adultes ne retournent pas aux stades 1 ou 2 après

TABLEAU IV

Variations saisonnières des stades d'évolution des ovaires chez les femelles d'au moins 100 mm du Petit Lac. N : nombre d'individus examinés

Période	N	% de femelles au stade						
		1	2	3	4	5	6	4 & 6
Janvier - février	61		1,6	26,2	8,2	45,9	18,0	72,1
Mars - avril	139		3,6	23,7	7,9	53,2	11,5	72,6
Mai - juin	158		1,3	29,7	5,1	43,0	20,9	69,0
Juillet - août	335		1,5	13,1	9,3	60,3	15,8	85,4
Septembre - octobre	234		1,3	15,0	18,8	54,7	10,3	83,8
Novembre - décembre	283	0,4	4,9	33,9	16,6	24,7	19,4	59,7
Total	1210	0,0	2,5	22,4	12,1	47,1	15,9	75,1

TABLEAU V

Variations saisonnières des stades d'évolution des ovaires chez les femelles d'au moins 100 mm du Grand Lac. N : nombre d'individus examinés

Période	N	% de femelles au stade						
		1	2	3	4	5	6	4 à 6
Janvier - février	12			16,7	8,3	25,0	50,0	83,3
Mars - avril	21		4,8	38,1	14,3	23,8	19,0	57,1
Mai - juin	17			11,8	11,8	47,1	29,4	88,3
Juillet - août	55	1,8		10,9	12,7	54,5	20,0	87,2
Septembre - octobre	52	1,9			13,5	80,8	3,8	98,1
Novembre - décembre	33			3,0	3,0	42,4	51,5	96,9
Total	190	1,1	0,5	10,0	11,1	53,7	23,7	88,5

une ponte, mais au stade 3, à part peut-être quelques individus statistiquement négligeables.

— La proportion des femelles aux stades 4, 5 et 6, c'est-à-dire en ponte ou proches de la ponte, est représentée dans la figure 1 ou les 6 rayons du cercle représentent les 6 bimestres. Les pourcentages figurant dans les dernières colonnes des tableaux IV et V sont portés sur ces rayons proportionnellement à leurs valeurs, 100 % correspondant au rayon entier, 0 % au centre du cercle. Ces pourcentages sont très élevés toute l'année. Ils varient autour de 75 % dans le Petit Lac, à un niveau encore plus élevé dans le Grand Lac. Si on considère les femelles au stade 5, on peut noter dans le Petit Lac un maximum de juillet à octobre, avec 55 à 60 % d'individus présentant des œufs mûrs et un minimum

en novembre-décembre avec 25 % seulement. Dans le Grand Lac, le maximum se situe à la même période. BUSTAMANTE et TREVIÑO (1980) signalent, sans fournir de données, que dans la baie de Puno, située dans la partie nord-ouest du Grand Lac, les femelles présentent des gonades bien développées ou mûres de juin à septembre, ce qui correspond à peu près à notre maximum.

On peut conclure que la période de reproduction couvre toute l'année, avec des variations saisonnières d'intensité assez faible et un maximum de juillet à octobre.

— L'évolution génitale d'une femelle comprend un passage unique aux stades 1 et 2, puis une série de cycles 3, 4, 5, 6 et retour au stade 3, d'une façon ininterrompue jusqu'à la mort.

L'évolution saisonnière du RGS (tabl. VI) confirme les résultats précédents. Le RGS moyen des individus du Petit Lac est toujours élevé. Il varie entre 3,5 et 7 % avec un maximum de juillet à octobre également. Les résultats pour le Grand Lac sont comparables.

Enfin, nous avons fait quelques observations sur des individus capturés au chalut-bœuf et pouvant donc appartenir à une forme pélagique d'*Orestias agassii* (tabl. VII). Ces résultats incomplets ne montrent pas de différences sensibles avec ceux concernant les individus benthiques, ou plus exactement, pour rappeler la terminologie adoptée dans notre premier article (LOUBENS *et al.*, 1984), les individus périmacrophytiques.

Pour les mâles qui atteignent une taille un peu plus faible que les femelles comme le montrera l'étude du sex-ratio, nous avons travaillé sur les

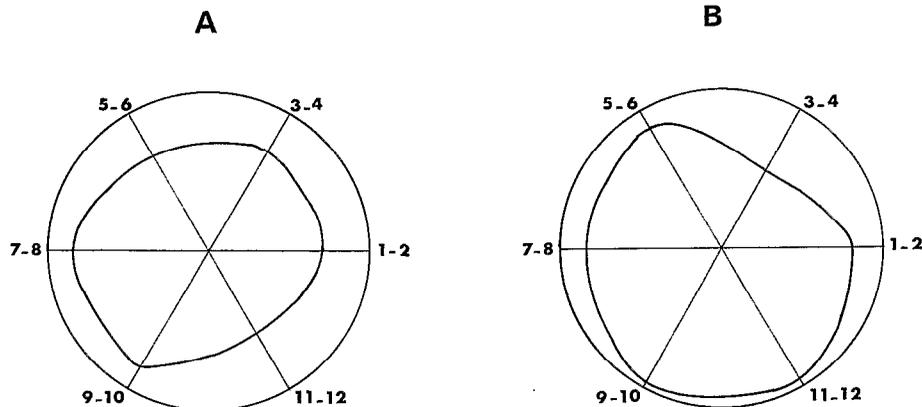


FIG. 1. — Périodes de reproduction d'*Orestias agassii*. A, Petit lac; B, Grand lac. Les mois, groupés en bimestres, sont indiqués en chiffres arabes. Voir 2.3. pour les explications

TABLEAU VI

Variations saisonnières du R.G.S. chez les femelles de grande taille (≥ 100 mm). Légende : idem tableaux précédents

Période	Petit Lac			Grand Lac		
	N	R.G.S.	v	N	R.G.S.	v
Janvier - février	51	4,09	3,587	8	3,46	2,763
Mars - avril	72	5,13	6,883	22	2,83	2,822
Mai - juin	131	4,22	6,799	14	3,80	5,497
Juillet - août	233	7,07	12,239	39	7,30	10,055
Septembre - octobre	165	7,16	14,927	30	10,52	28,346
Novembre - décembre	204	3,46	4,447	27	5,74	4,052

TABLEAU VII

Variations saisonnières des stades d'évolution des ovaires (femelles d'au moins 100 mm) chez les individus capturés au chalut-bœuf (Petit Lac)

Période	N	% de femelles au stade						
		1	2	3	4	5	6	4 à 6
Janvier - février	16			18,8	6,2	43,7	31,0	80,9
Mars - avril	51		5,9	43,1	17,6	29,4	3,9	50,9
Mai - juin	18		5,6	22,2		5,6	66,7	72,3
Novembre - décembre	84		3,6	39,3	10,7	20,2	26,2	57,1
Total	169		4,1	36,7	11,2	23,7	24,3	59,2

TABLEAU VIII

Variations saisonnières des états testiculaires chez les mâles du Petit Lac et R.G.S. moyen

Période	N	% des états		RGS
		1	2	
Janvier - février	38	10,5	89,5	1,1
Mars - avril	45	7,8	82,2	1,2
Mai - juin	57	12,3	87,7	1,2
Juillet - août	266	2,7	97,3	1,5
Septembre - octobre	25	20,0	80,0	1,2
Novembre - décembre	73	9,6	90,4	1,2
Total	504	7,3	92,7	

individus d'au moins 85 mm capturés dans le Petit Lac (tabl. VIII).

Comme pour les femelles, on constate la présence toute l'année d'une proportion importante d'individus à testicule développé avec un maximum d'hiver, et un RGS moyen élevé, — compte tenu de ce que chez les poissons le RGS est généralement beaucoup plus faible chez les mâles que chez les femelles (LOUBENS, 1980) —, et peu variable.

Une reproduction continue accompagnée de faibles variations saisonnières, telle que celle qui vient d'être décrite chez *Orestias agassii*, n'a été, semble-t-il, que très rarement mise en évidence en eaux continentales. Même dans les fleuves les plus réguliers de la zone intertropicale (Amazonie, Congo) les variations de niveau de l'eau restent assez fortes, entraînant de grands changements dans la plupart des biotopes : la reproduction peut être assez étalée mais n'est pas continue (données rassemblées par WELCOME, 1979). Les cas les plus proches de celui d'*Orestias agassii* proviennent des grands lacs chauds et stables de l'Est africain (LOWE McCONNELL, 1979). Cet auteur signale une reproduction continue chez deux Clupeidae endémiques et leurs prédateurs, *Lates spp*, dans le lac Tanganyka ; chez de nombreux Cichlidae des lacs George, Tanganyka et Victoria ; chez *Labeotropheus spp* et *Haplochromis borleyi* du lac Malawi et chez *Etilopus maculatus* du Sri Lanka. Cette reproduction continue s'accompagne toutefois de variations saisonnières qui paraissent plus marquées (« spawning peaks ») que celles observées chez *Orestias agassii*. Le lac Titicaca offre des conditions de stabilité du niveau de l'eau et de la température comparables à celles qui règnent dans les grands lacs de l'Est africain. Cette différence dans les variations saisonnières de la reproduction pourrait être due à des différences dans les niveaux de compétition interspécifique : il y a environ 10 fois plus d'espèces de Poisson dans ces lacs de l'Est africain que dans le lac Titicaca. Dans des conditions de forte compétition, de faibles variations de l'ambiance suffisent à donner l'avantage à certaines espèces au détriment des autres, d'où l'apparition de cycles plus marquées.

2.4. Lieux de reproduction, modalités de la fraye

Les pêches expérimentales ont été faites dans plus de 30 stations couvrant presque toute la ceinture végétale de la partie bolivienne du lac Titicaca, correspondant à la zone littorale, à la zone à totoras et à la zone à Chara (LOUBENS *et al.*, 1984). Dans chaque station, les filets ont été posés à plusieurs endroits différents et l'échantillonnage a eu lieu en toutes saisons. Les résultats détaillés sont semblables aux résultats d'ensemble : il y a partout

et en toutes saisons une proportion importante d'individus proches de la ponte ou en ponte. La zone de fraye comprend donc toute la ceinture végétale du lac, sans que nous ayons pu remarquer de zones plus particulièrement privilégiées ou au contraire exemptes d'individus en reproduction.

Les œufs mûrs lourds et gluants se collent très probablement à la végétation aquatique, mais ils n'ont pas été observés *in situ*.

2.5. Tailles de maturité sexuelle

La période de maturation comprenant l'année entière, nous utiliserons donc tous les échantillons obtenus (tabl. IX).

TABLEAU IX
Tailles de maturité sexuelle

Classe de longueur standard	Femelles				Mâles	
	Petit Lac		Grand Lac		Petit Lac	
	N	%+	N	%+	N	%+
40	1		2		1	
45	4	40,0	7	11,1	3	
50	78	43,6	41	48,8	18	50,0
55	128	38,3	42	76,2	58	48,3
60	136	48,5	33	75,8	74	59,5
65	270	56,7	124	87,1	182	61,5
70	282	58,5	93	94,6	134	71,6
75	210	70,0	59	98,3	114	77,2
80	307	72,0	129	93,8	145	77,9
85	192	79,7	63	95,2	79	83,5
90	124	84,7	41	92,7	52	84,6
95	155	78,1	46	97,8	64	85,9
100	155	91,0	57	98,2	52	94,2
105	128	93,8	47	100,0	63	98,4
110	113	100,0	31	100,0	41	97,6
115	109	97,2	13	92,3	42	100,0
120	145	97,2	15		44	95,0
125	163	98,8	12		32	
130	179		8		23	
135	106		2	100,0	6	100,0
140	61	100,0	2		4	
145	28		2		2	
150	20		1			
155	2					
160	1					
Total	3097		870		1233	

Pour les femelles, les individus aux stades 1 et 2 sont regroupés et désignés par f —. Ceux aux stades 3 à 6 sont regroupés et désignés par f +. Pour les mâles, les individus à l'état 1 sont appelés m — et ceux à l'état 2 m +. La taille de maturité, selon la définition habituelle, est celle à laquelle il y a 50 % d'individus +.

Pour les *O. agassii* du Petit Lac, la taille de maturité sexuelle est de 60 mm pour les mâles et 65 mm pour les femelles. Les limites inférieures des intervalles de maturité sexuelle ne peuvent être fixées, la limite supérieure est, — en éliminant

un très faible pourcentage des individus —, de 100 mm pour les mâles et de 110 mm pour les femelles. Les résultats pour le Grand Lac indiquent une taille de maturité un peu plus faible pour les femelles, mais l'échantillonnage y a été plus réduit et plus lâche. L'ensemble des données fournit une taille de 60 mm pour les femelles.

2.6. Fécondité

La fréquence relative très élevée toute l'année des femelles au stade 5 fait penser à un processus continu de maturation : sans arrêt ou, au moins, très souvent, de nouveaux œufs mûrs se forment dans l'ovaire des femelles adultes. De même le fait que ces femelles 5 ont un RGS très variable (tabl. X) indique que l'ovaire ne se vide pas d'un seul coup, mais qu'il y a de nombreuses pontes partielles. S'il n'en était pas ainsi, la distribution du tableau X présenterait un seul mode de valeur élevée.

TABLEAU X

Répartition des valeurs du R.G.S. chez un échantillon de femelles mûres capturées dans le Petit Lac de novembre 1979 à février 1980

RGS	n	RGS	n	RGS	n	RGS	n
1,7	1	3,8	2	5,9	4	8,0	1
2,0	2	4,1	5	6,2	3	8,3	2
2,3	1	4,4	6	6,5	1	8,6	2
2,6	2	4,7	3	6,8	2	8,9	1
2,9	4	5,0	1	7,1	2	9,5	1
3,2	3	5,3	3	7,4	3	10,7	1
3,5	1	5,6	7	7,7	3	13,7	1

Dans ces conditions, le nombre d'œufs trouvés à un moment donné dans l'ovaire ne fournit que peu d'indications pour estimer le nombre annuel d'œufs libérés. Nous donnons néanmoins le résultat des quelques observations effectuées sur des ovaires pleins comme une toute première esquisse pour traiter ce problème difficile.

Longueur standard (mm)	R.G.S.	Nombre d'œufs mûrs
50	10,7	40
55	5,0	26
85	6,0	112
85	4,3	57
92	5,5	115
95	8,2	338

2.7. Sex-ratio

Il existe chez *Orestias agassii* un dimorphisme sexuel externe. Comme l'a déjà remarqué LAUZANNE (1982), les nageoires dorsale et anale sont plus grandes et la cténoïdie — présence de minuscules épines sur les rayons des nageoires dorsale, anale et pectorale —, plus accentuée chez les mâles que chez les femelles. Ces petites épines sont des organes de contact qui permettraient au mâle lors de la fraye de connaître sa position exacte par rapport à la femelle (WILEY et COLLETTE, 1970). Avec un peu d'entraînement, il est possible de reconnaître le sexe au toucher de la nageoire anale chez les individus de 100 mm et plus, cette nageoire étant rugueuse chez les mâles, et lisse ou à peine rugueuse chez les femelles. Cependant dans l'étude qui suit, le sexe a presque toujours été reconnu par examen des gonades.

TABLEAU XI

Sex-ratio chez *Orestias agassii* : nombres d'individus examinés et pourcentage de mâles en fonction de la zone, de l'engin de capture et de la taille (classes de 15 mm d'amplitude). P.L., Petit lac ; G.L., Grand lac ; F.M., filet maillant ; C.B., chalut-bœuf

L.S.	Nombres				Total	% de mâles			
	P. l.		G. l.			P. l.		G. l.	
	F.M.	C.B.	F.M.			F.M.	C.B.	F.M.	
50	225	28	115	368	44,4	32,1	41,7	42,7	
65	728	132	293	1153	47,3	37,1	37,5	43,6	
80	617	92	326	1035	40,2	44,6	44,8	42,0	
95	310	103	109	522	30,6	49,5	23,9	33,0	
110	590	114	49	753	34,7	46,5	6,1	34,7	
125	527	219	31	777	18,8	30,6	22,6	22,3	
140	124	75	4	203	13,7	20,0	0,0	15,8	
155	6	7	1	14	0,0	0,0	0,0	0,0	
	3127	770	928	4825					

Le sex-ratio est exprimé sous la forme du pourcentage des mâles dans l'ensemble des mâles et des femelles. Trois grands échantillons sont présentés (tabl. XI). Le plus important est constitué par les individus capturés aux filets maillants dans le Petit Lac : à partir d'un pourcentage de mâles assez élevés, quoique significativement inférieur à 50 %, il y a diminution de ce pourcentage qui devient faible à partir de 125 mm, puis nul pour les très grands individus.

Les deux autres échantillons présentent des variations analogues avec quelques différences. Dans l'ensemble, il y a nettement moins de mâles que de femelles et cette différence s'accroît avec la taille.

3. ALIMENTATION ET CONDITION

Après avoir étudié les variations de l'état d'embouppement ou « condition » du poisson par l'intermédiaire du coefficient de condition, nous donnerons quelques indications sur la composition du régime alimentaire des *Orestias agassii*.

3.1. Étude de la condition

L'état de maigreur ou d'embouppement d'un groupe de poissons peut être mesuré grâce au coefficient de condition $K = 10^5 P L^{-3}$, P étant le poids du corps en gramme et L la longueur standard en millimètres. Des précautions méthodologiques doivent être prises afin d'éliminer l'influence des variations de la forme du poisson selon le sexe, l'âge, les populations, sur ce coefficient. Une étude préliminaire de la relation allométrique $P = aL^b$ reliant le poids et la longueur standard est donc nécessaire.

3.1.1. RELATION LONGUEUR-POIDS

Notre but n'est pas de rechercher une relation longueur-poids caractéristique des *Orestias agassii* du Petit Lac, problème difficile. Comme l'a d'ailleurs montré RICKER (1973), la quasi-totalité des relations présentées dans les publications sont plus ou moins biaisées. Nous cherchons simplement à voir quelle peut être l'influence des variations de forme sur K, de façon à constituer des échantillons qui puissent être comparés sans crainte de biais.

Pour cela 4 relations longueur-poids, 2 pour les mâles et deux pour les femelles, ont été calculées pour deux périodes différentes en donnant autant que possible le même poids à chaque classe de taille. Les coefficients b obtenus sont de 2,907, 2,968, 2,722 et 2,926 avec des coefficients de corrélation de 0,99. On voit que les variations de K avec la taille sont toujours notables, quelquefois fortes, et de plus variables avec les saisons. Tout cela interdit de regrouper les poissons quelle que soit leur taille, car la valeur moyenne de K pourrait varier selon les poids relatifs des différents groupes de taille.

Nous étudierons donc la condition en considérant trois groupes de poissons : les individus de moins de 80 mm (en pratique de 50 à 79 mm, car il y a très peu d'individus de moins de 50 mm) comprenant un mélange de juvéniles et de jeunes adultes ; les individus de 80 à 99 mm (adultes avec quelques prépubères) ; les grands individus d'au moins 100 mm qui dépassent rarement 120 mm pour les mâles et 130 mm pour les femelles.

3.1.2. CONDITION ET SEXE

Il n'est pas rare que K varie avec le sexe, cette différence pouvant n'apparaître que chez les adultes, de façon permanente ou temporaire. Nous avons comparé les K des mâles et des femelles à l'aide du test t de Student-Fisher (tabl. XII) pour les différents échantillons obtenus d'octobre 1979 à novembre 1981.

TABLEAU XII

Condition et sexe. N.S., nombre de valeurs non significatives ; S, nombre de valeurs significatives ; H.S., nombre de valeurs hautement significatives ; K_f , valeur moyenne de K relative aux femelles ; k_m , valeur moyenne de K relative aux mâles

	Groupe de longueur standard L (mm)		
	L < 80	80 ≤ L < 99	L ≥ 100
(N.S.)	23	23	12
(S)	1	1	2
(H.S.)	2	2	
$K_f > K_m$	11	15	4
$K_f = K_m$	3	1	1
$K_f < K_m$	12	10	9
Nombre de comparaisons	26	26	14

Quelle que soit la taille, il n'y a que très peu de valeurs de t significativement différentes, 8 sur 66 au total. D'autre part, ce sont tantôt les mâles et tantôt les femelles qui ont les valeurs moyennes les plus élevées (de nombreuses valeurs non significatives mais toutes dans le même sens auraient introduit un doute). On peut donc conclure qu'il n'y a pas de différence entre les mâles et les femelles en ce qui concerne la condition, et nous les regrouperons par la suite.

3.1.3. VARIATIONS SAISONNIÈRES DU COEFFICIENT DE CONDITION

Les 20 échantillons du Petit Lac et les 8 échantillons du Grand Lac sont représentés par la date du jour médian (tabl. XIII et fig. 2 pour le Petit Lac, tabl. XIV pour le Grand Lac). Il s'agit uniquement d'individus capturés aux filets dormants de fond.

On constate qu'il n'apparaît aucun cycle saisonnier de la condition quel que soit le groupe de taille considéré et quelle que soit la région. On peut observer certaines irrégularités autour du niveau moyen de 2,60 : K est plus faible que ce niveau moyen en fin d'échantillonnage chez les petits

TABLEAU XIII

Variations saisonnières du coefficient de condition K chez *Orestias agassii* dans le Petit Lac. S, écart-type

Dates	Classes de longueur standard (mm)								
	<80			80 - 99			≥100		
	\bar{K}	N	s	\bar{K}	N	s	\bar{K}	N	s
30.10.1979	2,60	93	0,225	2,46	24	0,245	2,51	12	0,217
27.11.1979	2,58	251	0,296	2,42	151	0,330	2,34	114	0,284
1.01.1980	2,61	190	0,260	2,38	144	0,273	2,35	79	0,266
17.02.1980	2,53	90	0,242	2,41	62	0,288	2,29	34	0,277
1.04.1980	2,55	95	0,225	2,50	61	0,190	2,48	21	0,287
15.05.1980	2,62	113	0,243	2,49	40	0,277	2,71	22	0,279
19.06.1980	2,60	42	0,214	2,68	31	0,211	2,70	26	0,269
26.09.1980	2,70	180	0,310	2,46	54	0,247	2,70	49	0,374
28.11.1980	2,65	96	0,267	2,55	27	0,285	2,53	37	0,424
27.12.1980							2,61	50	0,277
01.02.1981							2,60	9	0,189
12.03.1981	2,57	142	0,199	2,64	50	0,201	2,55	102	0,258
07.05.1981	2,60	148	0,329	2,61	35	0,256	2,64	115	0,327
28.05.1981	2,57	139	0,199	2,53	43	0,196	2,38	14	0,343
09.07.1981	2,68	127	0,215	2,72	118	0,222	2,73	250	0,269
31.07.1981	2,59	59	0,212	2,58	43	0,254	2,51	23	0,251
12.08.1981	2,56	54	0,217	2,64	74	0,220	2,74	238	0,253
10.09.1981	2,49	167	0,235	2,47	85	0,234	2,54	47	0,263
01.10.1981	2,56	112	0,219	2,61	65	0,219	2,71	164	0,251
12.11.1981	2,45	181	0,210	2,48	47	0,320	2,52	24	0,322

TABLEAU XIV

Variations saisonnières du coefficient de condition K chez *Orestias agassii* dans le Grand Lac

Dates	Classes de longueur standard (mm)								
	<80			80 - 99			≥100		
	\bar{K}	N	s	\bar{K}	N	s	\bar{K}	N	s
28.03.1980	2,53	50	0,199	2,28	54	0,286	2,39	24	0,263
10.05.1980	2,55	66	0,277	2,39	49	0,284			
25.06.1980	2,56	83	0,273	2,44	50	0,285	2,56	13	0,299
30.10.1980	2,56	62	0,251	2,62	27	0,284	2,62	19	0,320
10.12.1980	2,64	214	0,244	2,34	65	0,280	2,43	29	0,341
26.02.1981	2,64	75	0,362	2,68	30	0,299	2,40	15	0,310
23.07.1981	2,60	110	0,232	2,55	80	0,253	2,51	57	0,298
24.09.1981	2,62	161	0,287	2,55	64	0,293	2,60	36	0,357

individus, en début d'échantillonnage chez les deux autres groupes de tailles ; K varie en dents de scie à partir de juin 1981 chez les grands individus. Mais ces irrégularités ne se retrouvent pas dans les périodes correspondantes des autres cycles annuels, comme cela est le cas lorsqu'intervient une fluctuation saisonnière importante d'un facteur du milieu, ou un phénomène biologique (migration, reproduc-

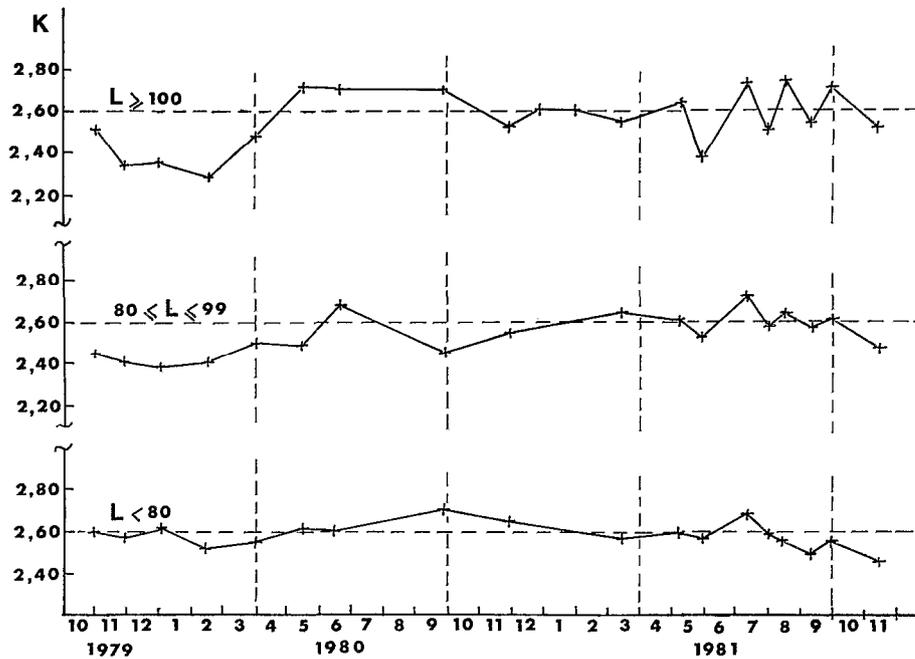


FIG. 2. — Variations du coefficient de condition K chez *Orestias agassii*

tion groupée, ...) consommateur d'énergie. Les irrégularités constatées sont l'indice d'une hétérogénéité pouvant provenir des milieux échantillonnés — les pêches n'ont pas été faites aux mêmes endroits —, de la reproduction — par variation dans les proportions d'individus aux différents stades de maturation —, de différences raciales, ou être simplement aléatoires.

3.2. Régime alimentaire

Le régime alimentaire d'*Orestias agassii* a été étudié dans le Petit Lac sur des individus choisis au hasard pendant les différentes sorties de pêche parmi les spécimens n'ayant pas l'estomac vide. L'examen des contenus stomacaux a été fait à la loupe binoculaire sur des contenus frais. S'agissant d'une étude qualitative simple, nous avons utilisé la méthode d'occurrence : le nombre d'estomacs contenant une certaine catégorie de proie a été noté et le pourcentage correspondant calculé. 7 catégories d'aliments ont été distinguées : le zooplancton (Cladocères et Copépodes), les Amphipodes, les Ostracodes, les Insectes (larves essentiellement), les algues coloniales (surtout filamenteuses), les macrophytes (fragments) et finalement des éléments divers.

L'alimentation des individus périmacrophytiques apparaît très variée (tabl. XV). *Orestias agassii*

TABLEAU XV

Régime alimentaire des *Orestias agassii* périmacrophytiques, m, mâle ; f, femelle

Catégorie d'aliments	% d'occurrence			Fréquences		
	f	m	m+f	f	m	m+f
Zooplancton	61	58	60	27	26	53
Amphipodes	59	40	39	17	18	35
Algues	41	33	37	18	15	33
Ostracodes	30	16	22	13	7	20
Insectes	13	20	19	8	9	17
Macrophytes	11	9	10	5	4	9
Divers	1	11	12	2	24	13
Nombre d'estomacs examinés				44	45	89

se nourrit de tous les organismes de petite taille, animaux ou végétaux, présents dans la ceinture végétale. Il peut être considéré comme euryphage. Nous avons examiné aussi les estomacs de 17 individus capturés au chalut-bœuf : tous ne renfermaient que du zooplancton. Ces résultats rejoignent ceux de LAUZANNE (1982) et confirment la grande adaptabilité d'*Orestias agassii* à des conditions de milieu diverses. Cette adaptabilité, et la stabilité de

l'ambiance lacustre chez laquelle n'apparaît aucun changement susceptible d'entraîner globalement une réduction importante de la nourriture disponible, conduisent à penser qu'*Orestias agassii* dispose toute l'année d'une nourriture abondante et variée. Cela est en plein accord avec les conclusions obtenues par l'étude du coefficient de condition.

4. DÉTERMINATION DE L'ÂGE

Deux méthodes ont été essayées sans succès pour arriver à la connaissance au moins approximative, de ce paramètre,

L'examen in toto des écailles et des otolithes n'a montré aucun système de marques suffisamment claire pour que l'interprétation en puisse être tentée. En effet, à côté de marques nettes qui peuvent être reconnues par n'importe quel observateur, on constate l'existence de tout un gradient de marques de plus en plus confuses dans lequel il n'est pas possible d'introduire de coupure objective. Ce résultat n'est d'ailleurs pas surprenant puisqu'aucune composante connue de l'ambiance organique et inorganique ne montre de variations saisonnières sensibles susceptibles d'imprimer sa marque sur le cycle biologique de l'espèce qu'il s'agisse de la température, de l'espace vital, de la disponibilité de la nourriture ou de modifications importantes des peuplements ichthyologiques.

Deux expériences de marquage ont été tentées en 1981 dans des baies assez bien fermées de la côte méridionale du Petit Lac. Les marquages ont porté sur 3 156 *Orestias agassii* de 45 à 100 mm. Quatre à cinq poissons marqués seulement ont pu être récupérés, trop peu de temps après la remise à l'eau pour que l'on puisse observer une croissance significative. D'autre part la méthode de Petersen

serait très probablement vouée à l'échec étant donné l'étalement de la reproduction sur l'année entière. La solution du problème passe par la mise en œuvre de méthodes comme l'élevage dans la nature ou en pisciculture, ou l'observation des marques journalières de croissance sur les otolithes.

CONCLUSION

Bien qu'encore très incomplètes, ces quelques notions sur la biologie d'*Orestias agassii* permettent d'orienter les recherches et d'avoir une idée de l'impact de l'exploitation actuelle sur les stocks.

Sur ce dernier point, *Orestias agassii*, contrairement à d'autres espèces comme *Orestias cuvieri* déjà disparu ou *Orestias penlandi* peu commun dans la partie bolivienne du lac, ne semble pas en danger. La taille de maturité sexuelle de 60-65 mm (poissons de 5 à 7 g) est très inférieure à la taille maximale observée (150 mm), nettement inférieure aussi à la taille moyenne des individus capturés au chalut-bœuf (90-100 mm, 19 g) (LOUBENS *et al.*, 1984). Dans une exploitation très intensive, les adultes disparaissent rapidement après la première reproduction. D'autre part, les caractéristiques de l'alimentation, de la reproduction et du domaine vital, — la pêche est très difficile dans les herbiers immergés qui constitueront une zone de réserve en cas de surexploitation des eaux libres —, mettent les stocks d'*Orestias agassii* à l'abri d'une disparition totale analogue à celle subie par l'espèce pélagique *Orestias cuvieri*. Elles permettraient aussi une reconstitution rapide de ces stocks par simple réduction d'un effort de pêche devenu trop important.

*Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 13 mai 1985
et reçu au Service des Éditions le 14 mai 1985*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BUSTAMANTE (E.), TREVIÑO (H.), 1980. — Descripción de las pesquerías en el Lago Titicaca. *Inst. Mar Perú, Lab. Puno*, 62 p., 14 tabl.
- FRANC (J.), LAUZANNE (L.), ZUNA (F.), 1979. — Algunos datos sobre las pesquerías de la parte oriental del Lago Titicaca menor. Convenio UMSA-ORSTOM, La Paz, 24 p.
- LAUZANNE (L.), 1982. — Les *Orestias* (Pisces, Cyprinodontidae) du Petit Lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15, 1 : 39-70.
- LOUBENS (G.), 1980. — Biologie de quelques espèces de Poissons du lagon néo-calédonien. II. Sexualité et reproduction. *Cah. Indo-pacifique*, 2, 1 : 41-72.
- LOUBENS (G.), OSORIO (F.), SARMIENTO (J.), 1984. — Observations sur les Poissons de la partie bolivienne du Lac Titicaca. I. Milieux et peuplements. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17, 2 : 153-161.
- LOWE-Mc CONNELL (R. H.), 1979. — Ecological aspects of seasonality in fishes of tropical waters. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 44 : 219-241.
- RICKER (W. E.), 1973. — Linear regressions in fishery research. *J. Fish. res. Bd. Can.*, 30, 3 : 409-434.
- TREVIÑO (H.), 1974. — Estudio preliminar sobre análisis de contenido estomacal de la especie *Orestias agassii* (carachi blanco), en las localidades de Capachica, Chuiucto, Piata, Conima, en los meses de mayo, junio, julio y agosto. *Tes. Bach. Univ. Nac. San Agustín de Arequipa, Perú*, 60 p. (Non vidi).
- VILLWOCK (W.), 1963. — Die Gattung *Orestias* (Pisces, Microcyprini) und die Frage der intralakustrischen Speziation im Titicaca Seengebiet. *Verh. Dt. Zool. Ges. Wien 1962, Zool. Anz. Suppl.*, 26 (1963) : 610-624.
- WELCOMME (R. L.), 1979. — Fisheries ecology of floodplain rivers. Longman, London and New York, 317 p.
- WILEY (M. L.), COLLETTE (B. B.), 1970. — Breeding tubercles and contact organs in fishes : their occurrence, structure and significance. *Bull. Am. nat. Hist.*, 143, 3 : 143-216.
- ZUNIGA (E.), 1941. — Regimen alimenticio y longitud del tubo digestivo en los peces del genero *Orestias*. *Mus. Hist. nat. « Javier Prado », Lima*, 16 : 79-86. (Non vidi).