

***Les macro-invertébrés
associés à la végétation aquatique
dans la partie bolivienne
du lac Titicaca***

Claude DEJOUX (1)

RÉSUMÉ

La végétation aquatique du lac Titicaca est à la fois abondante et variée, couvrant de très grandes superficies principalement dans le Petit Lac (Huiñaimarca) et dans les baies de Puno et d'Achacachi. Les macro-invertébrés peuplant les principaux herbiers ont été étudiés, tant sur un plan qualitatif que quantitativement. Les biotopes les plus favorables à des peuplements denses sont les herbiers à Elodea et les Chara. À l'opposé, les « totoras » (Schoenoplectus tatora), et à moindre titre les Potamogeton, représentent des biotopes peu colonisés par la faune benthique. Les portions d'herbiers situées en profondeur sont plus densément peuplées que les parties en surface. Les densités d'invertébrés peuvent dépasser largement 1 000 individus pour 10 g de poids sec de certains herbiers et deux grands groupes faunistiques (les mollusques et les amphipodes) représentent l'essentiel de la biomasse qui peut, dans les cas favorables, atteindre 10 à 15 g (poids alcoolique) pour 10 g de poids sec de macrophytes. Les deux groupes taxinomiques dominant la biomasse sont des décomposeurs primaires de la matière organique ; en facilitant le rôle ultérieur des bactéries, ils sont de première importance dans l'équilibre biologique du lac Titicaca.

MOTS CLÉS : Macro-invertébrés — Eaux douces — Herbiers — Écologie — Amérique du Sud — Lac Titicaca.

SUMMARY

MACRO-INVERTEBRATES ASSOCIATED WITH AQUATIC MACROPHYTES
IN THE BOLIVIAN PART OF THE LAKE TITICACA

The aquatic vegetation of Lake Titicaca is both abundant and diversified and covers large areas, mainly in the Lesser Lake (Huiñaimarca) as well as in Puno and Achacachi bays. The macro-invertebrates living in different macrophyte species have been qualitatively and quantitatively studied. The more suitable biotopes for the benthic fauna are formed by the Elodea and Chara beds. On the contrary, the « totoras » (Schoenoplectus tatora) and to a certain extent the Potamogeton have to be considered as less suitable for large invertebrate communities. The aquatic plants located deeply in water are more appropriate for the colonization by invertebrates than those growing close to the surface. Invertebrate densities can exceed 1 000 individuals per 10 g dry weight of macrophytes and two taxonomical groups (Molluscs and Amphipods) represent the main part of the biomass which can reach up to 10 or 15 g (alcoholic weight) per 10 g of vegetal dry weight. The two most important groups, in terms of biomass, are primary decomposers of the organic matter ; by making easier the further action of the bacteria they are of first importance in the biological equilibrium of Lake Titicaca.

KEY WORDS : Macro-invertebrates — Fresh waters — Aquatic plants — Ecology — South America — Lake Titicaca.

(1) Hydrobiologiste ORSTOM, 7A, rue du Moulin de Bordes, 33260, La Teste, France.

La végétation aquatique représente en superficie et en biomasse un biotope très important du lac Titicaca. Chacun connaît bien entendu les «roseaux» ou «totoras», dont l'image est associée à la fabrication des fameuses embarcations de ce grand lac d'altitude, mais l'importance globale des macrophytes et leur part dans la production de l'écosystème lacustre est beaucoup moins connue.

Si beaucoup de voyageurs du siècle dernier comme D'ORBIGNY (1835-1847), PENTLAND (1848), AGASSIZ et GARMAN (1876), signalent au passage la présence abondante de plantes aquatiques sur les rives du lac, il faut cependant attendre la publication des travaux de la Percy-Sladen Trust Expedition (GILSON, 1964) et plus récemment ceux de COLLOT (1980), COLLOT *et al.* (1983), pour avoir une bonne connaissance de leur réelle importance et de leur distribution.

Deux grands ensembles doivent être distingués : la végétation émergée et la végétation immergée. On peut avoir une idée de l'importance de la première par simple analyse de photographies prises par satellite et par un complément d'observations aériennes, ce qui nous a permis de dresser la figure 1. Malgré la transparence des eaux, il est plus difficile de se rendre compte de la réelle étendue de la végétation immergée et il faut avoir recours soit à la plongée,

soit à des sondages systématiques avec un collecteur. En reprenant les données publiées par COLLOT *et al.* (1983), et en les complétant par nos propres observations faites au cours de plusieurs missions effectuées sur le lac entre 1986 et 1989, nous avons établi les figures 2 et 3.

Une étude longue et systématique permit à COLLOT et ses collaborateurs d'estimer les surfaces occupées par les principales espèces de macrophytes dans deux zones du lac Titicaca où elles sont particulièrement abondantes : le Petit Lac et la baie de Puno. Dans le Petit Lac (Huíñaimarca), les *Schoenoplectus* occupent une superficie approximative de 185 km², les *Chara* 436, les *Potamogeton* 308 et les *Elodea* et *Myriophyllum* des surfaces sensiblement égales, de l'ordre de 220 km² chacune. Dans la baie de Puno où se retrouvent sensiblement les mêmes espèces, les superficies estimées sont les suivantes : *Schoenoplectus* 238 km², *Chara* 196, *Potamogeton* 261, *Elodea* 185, *Myriophyllum* 227 et enfin *Nitella* 2 km². Ce sont donc dans toute une partie du lac Titicaca, et quand la profondeur le permet, des surfaces très vastes qui sont peuplées de macrophytes et qui sont à même d'abriter une faune de macro-invertébrés dont nous avons voulu connaître la nature et l'importance.

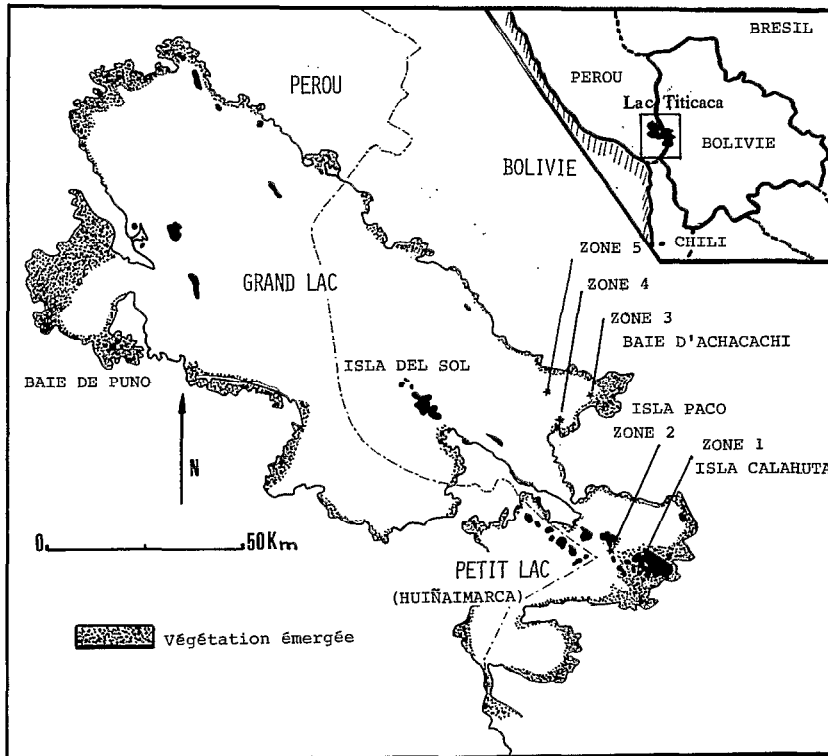


FIG. 1. — Localisation et étendue de la végétation aquatique émergée (essentiellement *Schoenoplectus tatora*) du lac Titicaca, d'après images Landsat et observations aériennes. Situation des zones d'étude des macro-invertébrés associés aux macrophytes.

Localization and cover of emerged aquatic vegetation (mainly Schoenoplectus tatora) in Lake Titicaca, from Landsat documents and air observations. Situation of studied areas.

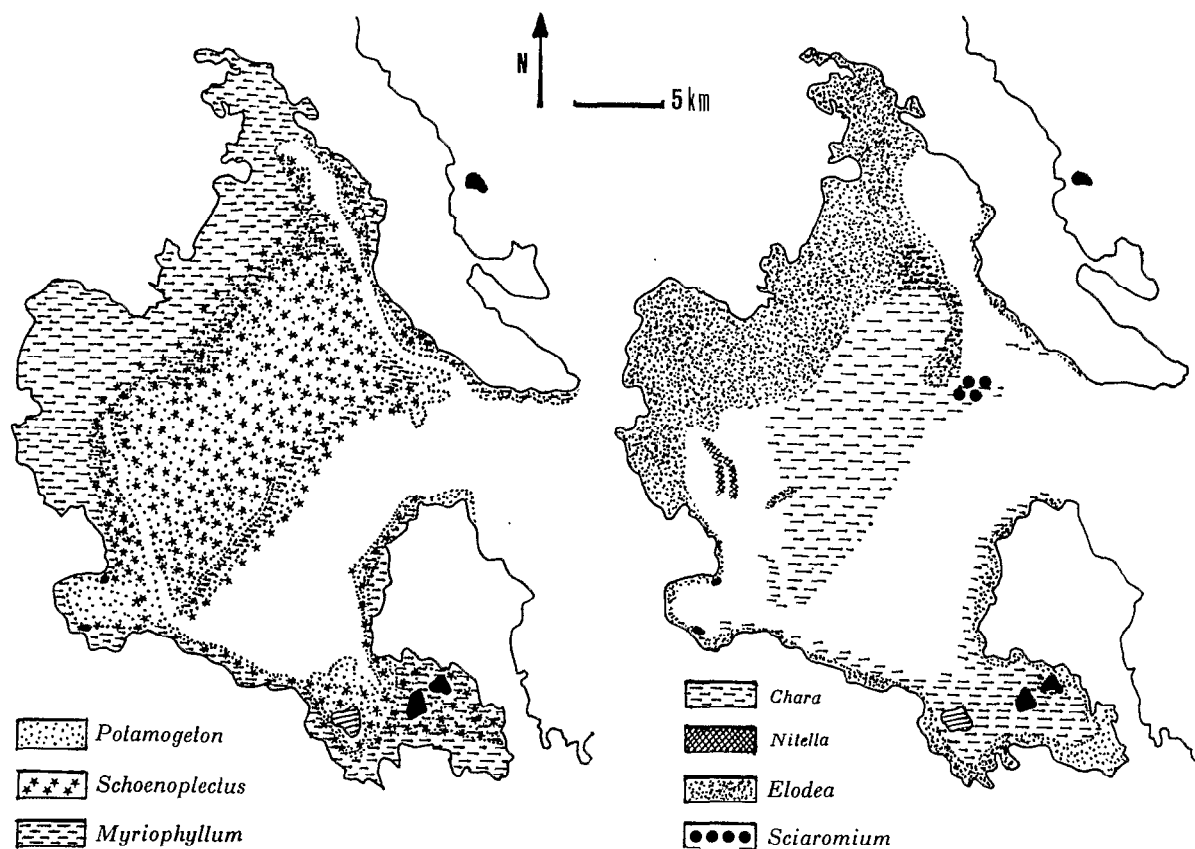


FIG. 2. — Importance et distribution des différentes espèces de végétaux aquatiques dans la baie de Puno (partie péruvienne du Grand Lac), d'après COLLOT *et al.*, 1983.

*Importance and distribution of the main aqualic plant species inside the Puno Bay (Peruvian part of the Great Lake), from COLLOT *et al.*, 1983.*

Un travail similaire effectué sur le lac Tchad, en Afrique, nous ayant permis de montrer que les peuplements d'invertébrés liés à la végétation différaient en nombre et en nature selon l'espèce de macrophyte les abritant (DEJOUX et SAINT-JEAN, 1972; DEJOUX, 1983) nous avons recherché s'il en était de même dans ce milieu original qu'est le lac Titicaca où l'endémisme est élevé et la variation des espèces en fonction des facteurs du milieu, importante (MOURGUIART, 1987).

ZONES D'ÉTUDE ET MÉTHODOLOGIE

Cinq zones d'étude ont été choisies dans la partie bolivienne du lac Titicaca, elles sont positionnées sur la figure 1 et présentent les caractéristiques suivantes :

Zone 1 - Située dans le Petit Lac, il s'agit de la bordure sud-ouest de l'île Calahuta. Largement couverte de végétation aquatique cette région comporte presque toutes les espèces de macrophytes signalées du lac, en peuplements monospécifiques ou en associations. La profondeur de la partie étudiée variait de quelques centimètres (au niveau du rivage), à environ trois mètres, à une distance approximative de cinquante mètres de la berge. Les prélèvements ont été effectués dans les espèces suivantes : *Schoenoplectus latora*, *Myriophyllum elatinodes*, *Elodea polamogeton*, *Chara* spp., *Ranunculus trichophyllus*, ainsi que dans les racines libres d'une Crucifère indéterminée, vivant en bordure de rivage.

Mis à part les *Schoenoplectus* et la Crucifère récoltées à la main, les autres végétaux ont été échantillonnés en utilisant une benne d'Ekman de 15 × 15 cm d'ouverture, que la grande transparence de l'eau permettait de positionner et de fermer avec

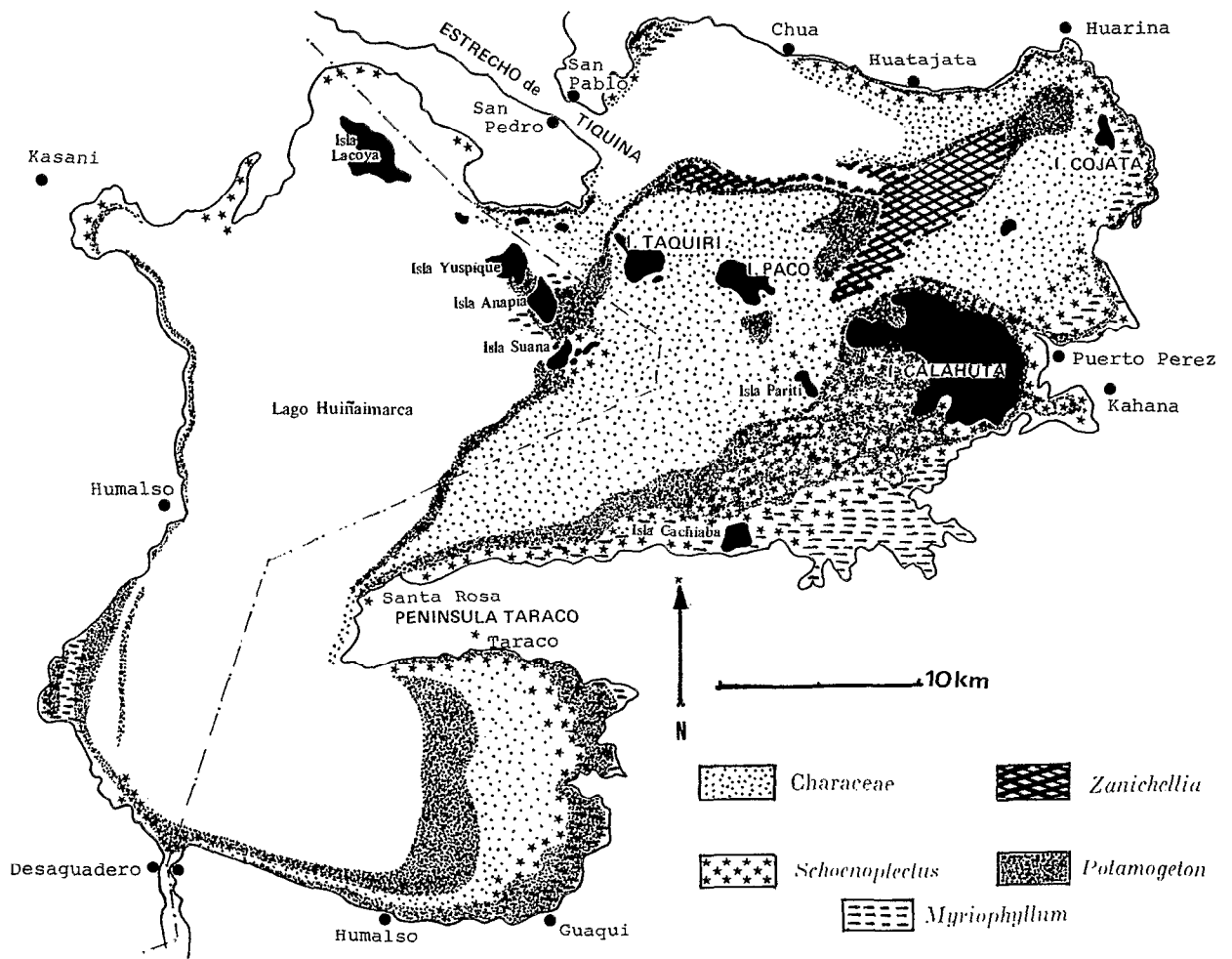


FIG. 3. — Répartition des principales espèces de macrophytes aquatiques dans le Huiñaimarca (d'après COLLOT *et al.*, 1983 et mise à jour par observations de l'auteur entre 1986 et 1988).
 Distribution of the main macrophyte species in the Huiñaimarca (from COLLOT *et al.*, 1983, completed by author observations carried out from 1986 to 1988).

une relative précision au niveau de la portion de l'herbier que nous souhaitions étudier. Les portions de macrophytes ramenées en excès et débordant des mâchoires de la benne ou de son couvercle étaient éliminées en les sectionnant, afin de ne conserver que celles situées à l'intérieur. Tout le contenu de la benne était recueilli dans une cuvette, puis filtré sur un tamis de 250μ de vide de mailles.

Les *Schoenoplectus* ont été récoltés en coupant la partie supérieure des tiges à environ 20 cm sous la surface, puis ensuite plus en profondeur, à la limite d'extension du bras, ce qui permettait de ramener avec précaution à la surface des tronçons d'environ

40 à 50 cm, qui étaient immédiatement introduits dans des flacons et fixés au formol comme tous les autres échantillons récoltés durant cette étude. Un seul échantillon de la crucifère a été étudié, en raison de sa présence peu fréquente dans le lac. Il nous a cependant semblé intéressant de le récolter car, à l'instar des *Eichhornia* ou des *Pistia* (non présentes à cette altitude...), c'est la seule plante du lac présentant un système racinaire flottant et suffisamment dense pour abriter une faune spécifique. Une touffe a donc été prélevée manuellement, en la sortant de l'eau doucement afin de la placer le plus directement possible au-dessus d'un récipient dans lequel seules

les racines précédemment immergées ont été recueillies pour être tamisées et fixées, la partie aérienne sectionnée étant éliminée.

Au laboratoire et d'une manière générale, les végétaux une fois débarrassés des organismes qu'ils contenaient ont été séchés à l'étuve à 60 °C pendant plusieurs jours, jusqu'à poids constant, avant d'être pesés avec précision. Après comptage, les densités d'organismes ont été systématiquement exprimées en nombre d'individus pour 10 g de poids sec de végétal. Nous avons préféré ce mode d'expression des densités à celui par mètre carré, car il exprime mieux les potentialités d'abri et de support des

macrophytes, les quantités de végétaux récoltés dans une benne pouvant varier grandement d'un prélèvement à l'autre (Tabl. I).

Zone 2-La même méthodologie de récolte et d'étude ayant été employée dans les différentes zones, nous nous bornerons dans les lignes suivantes à spécifier la nature de l'échantillonnage effectué.

Dans le cas présent, la zone étudiée était située au niveau du rivage sud de l'île Paco. Nous y avons récolté la faune des *Elodea*, très denses et peu profondes (environ 50 cm) à cet endroit. Puis, afin de mettre en évidence une éventuelle différence de

TABLEAU I

Présentation synoptique de l'ensemble de l'échantillonnage effectué durant la présente étude faite en janvier 1988, et paramètres afférents aux différents échantillons

Sampling procedure and sample parameters related to the present study carried out in January 1988

Type de milieu échantillonné	Nombre d'échantillons récolté	Profondeur de récolte	Poids sec des végétaux récoltés (g)*
ZONE 1			
1 <i>Myriophyllum</i> (propres, en surface)	4	40 cm	1,72-4,51
2 <i>Myriophyllum</i> (densément recouverts de <i>Spirogyra</i>)	4	1,50 m	1,97-3,94
3 <i>Elodea</i>	4	1,20 m	2,57-8,93
4 <i>Schoenoplectus</i>	3	60 cm	0,80-3,45
5 <i>Chara</i>	2	2 m	3,09-1,52
6 <i>Ranunculus</i>	2	20 cm	2,70-2,84
7 Crucifère	1	20 cm	4,81
ZONE 2			
8 <i>Elodea</i>	4	40 cm	8,25-4,72
9 Faune des pierres (quali.)	1	10-50 cm	----
10 Faune des pierres (quant.)	4	50 cm	----
ZONE 3			
11 <i>Potamogeton</i>	4	1,50 m	1,17-4,41
12 <i>Elodea</i>	4	2,50 m	3,15-0,91
13 <i>Schoenoplectus</i>	2	60 cm	
14 <i>Myriophyllum</i>	4	1 m	2,07-3,06
15 Fonds de vase meuble	3	2,50 m	----
ZONE 4			
16 Faune des pierres (quali.)	1	10-50 cm	----
17 Faune des pierres (quant.)	4	50 cm	----
ZONE 5			
18 <i>Chara</i>	2	5 m	1,12-0,81

* Valeurs extrêmes des poids secs de macrophytes récoltés dans chaque benne.

* *Extrem values of macrophyte dry weights collected in each dredge.*

composition faunistique entre les substrats végétaux et les substrats inorganiques rencontrés dans la même zone, nous avons à cette même station récolté la faune vivant sur les fonds caillouteux situés dans les parties libres de végétation, entre 10 et 50 cm de profondeur. La benne était alors manipulée en l'enfonçant fortement à la main dans le sédiment et en s'assurant à chaque fois de la bonne fermeture des mâchoires.

Zone 3 - Elle était située en baie d'Achacachi, dans le Grand Lac, dans une région où les macrophytes sont très abondants et intensivement exploités par les riverains, servant de nourriture aux bovins. Les végétaux suivants ont été récoltés : *Schoenoplectus*, *Elodea*, *Potamogeton* et *Myriophyllum*.

Zone 4 - Toujours située en baie d'Achacachi, c'est cette fois le rivage sud qui a été étudié, alors que les stations de récolte de la zone précédente étaient localisées au centre de la baie où la profondeur était de l'ordre de 2,50 m. Comme au sud de l'île Paco, des échantillons ont été récoltés dans la zone caillouteuse située en bordure du rivage, avec la même technique.

Zone 5 - Cette dernière zone étudiée était située vers l'extérieur de la baie d'Achacachi où nous avons rencontré des fonds tapissés de *Chara* à environ 5 m de profondeur.

Un bilan de l'ensemble de l'échantillonnage effectué durant cette étude est dressé dans le tableau I.

LA DISTRIBUTION DE LA FAUNE BENTHIQUE : ASPECT QUALITATIF

L'examen du tableau II, où les récoltes effectuées dans les différents milieux étudiés ont été analysées sur les simples bases du critère présence/absence, permet une première série de constatations.

Rencontrées dans 7 biotopes sur 18, les hydres ne sont pas des organismes très communs. Elles se tiennent de préférence près du fond, particulièrement abondantes dans les *Elodea*. Elles vivent toutefois dans des herbiers d'autre nature ainsi que sur les pierres, près du rivage. Les hydracariens *Hydrozeles* sp. sont plus ubiquistes, puisque rencontrés dans 10 biotopes sur 18. Ils sont cependant nettement plus fréquents dans le Petit Lac et n'ont été récoltés dans le Grand Lac que sur les fonds sans végétation ou bien dans les *Chara* de la zone 5, plus profonde.

Les turbellariés sont un élément très commun des zones peu profondes des deux cuvettes lacustres. Ils n'étaient pas présents sur les fonds de vase meuble où probablement la pellicule limoneuse de surface ne leur convient pas. Leur absence des *Schoenoplectus* de

la baie d'Achacachi est par contre certainement fortuite, de même que leur absence des prélèvements effectués dans les cailloux du rivage, ce dernier biotope étant généralement leur habitat de prédilection.

Présents dans 12 biotopes sur 18, les oligochètes sont un élément quasi constant des peuplements d'herbiers, mais on les retrouve de la même manière dans les zones sans végétation.

Les Tipulidae et surtout les Elmidae sont par contre nettement plus exigeants quant au biotope. Les premiers préfèrent, dans les herbiers qu'ils fréquentent (*Myriophyllum* et *Potamogeton*), les portions proches de la surface et les seconds ne se rencontrent que dans les endroits peu profonds. Ils sont rares dans la végétation et plus abondants localement dans les pierres du rivage.

Parmi les Chironomidae, un *Cricotopus* et un *Paratanytarsus* sont, chacun avec une présence dans 12 biotopes, des taxons que l'on peut considérer comme ubiquistes. Les autres espèces sont beaucoup plus limitées dans la diversité des biotopes utilisés, une situation extrême étant rencontrée avec un *Corynoneura*, uniquement récolté dans les pierres de la baie d'Achacachi.

Une situation similaire se présente avec les amphipodes du genre *Hyaella* (seul genre représenté dans le lac Titicaca) pour lesquels une espèce apparaît comme très rare (*H. armatus*), n'ayant été trouvée que dans les *Potamogeton* de la baie d'Achacachi, alors que d'autres comme *H. cupreus* et *H. latimanus*, présents dans respectivement 11 et 12 biotopes, sont des espèces très communes. Notons cependant au passage que l'espèce *H. longistilus*, abondante dans des biotopes variés du Petit Lac, n'a pas été récoltée dans le Grand Lac.

Avec les mollusques nous trouvons des situations bien tranchées mais qui n'ont pas nécessairement une explication aisée. S'il est ainsi normal que les Sphaeriidae, lamellibranches fouisseurs, ne se rencontrent pas dans la végétation aquatique (la présence d'une croix dans la colonne 18 provient du fait que du sédiment sous-jacent a été récolté en même temps que les *Chara*...), il est plus difficile de comprendre pourquoi *Taphius montanus*, une espèce très commune dans tout le lac Titicaca (DEJOUX a, à paraître), n'a pas été récoltée dans les herbiers de la zone d'Achacachi, alors qu'elle est régulièrement présente dans ceux du Huiñaimarca ! Une situation semblable se rencontre également pour les Littoridinae *andecola*, pour lesquelles la forme *culminea* était présente partout dans les biotopes du Huiñaimarca alors que la forme *neveui* en était complètement absente. Si l'on considère par ailleurs que certains organismes, même s'ils sont peu abondants à l'échelle du lac (DEJOUX b, à paraître), ne sont signalés dans cette étude que des herbiers du Huiñai-

TABLEAU II

Analyse de la composition des différents échantillons récoltés, sur la base de la présence (+) ou de l'absence (-) des différents taxons ou groupes taxinomiques rencontrés

Sample composition analyze on the presence (+), absence (-) basis, for different taxa or groups of taxa collected

Taxons	1	2	3	4	5	6	7	8	11	12	13	14	18	9	10	15	16	17
Hydres	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
Hydracariens																		
<i>Hydrozetes</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+
<i>Limnesia minuscula minuscula</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
Turbellariés																		
<i>Euplanaria dorotocephala</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	-
Hirudinées	-	+	+	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+	+	+	-
Oligochètes	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	+	-
Tipulidae	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chironomides																		
<i>Paratanytarsus</i> sp.	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	-	+	+	-	+	-	-	+
<i>Polypedilum titicacae</i>	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cricotopus (isocladus?)</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+
<i>Chironomus</i> sp.	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Cricotopus</i> sp. ChBF	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+
<i>Cricotopus</i> sp. ChBG	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Corynoneura</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Elmidae																		
<i>Austrelmis</i> cf. <i>consors</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
Corixidae																		
<i>Ectemnostegella</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Coenagriidae																		
<i>Protallagma titicacae</i>	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Trichoptères																		
<i>Oxyethira</i> sp.	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+
<i>Orthotrichia</i> sp. TB17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Orthotrichia</i> sp. TB28	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
Amphipodes																		
<i>Hyaella armatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hyaella</i> sp. AB3	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hyaella</i> cf. <i>latimanus</i>	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+
<i>Hyaella</i> cf. <i>cupreus</i>	+	+	+	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Hyaella</i> sp. AB7	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Hyaella</i> sp. AB8	+	+	+	-	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-	+	+	-	+
<i>Hyaella longistilus</i>	+	+	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Hyaella longipalmus</i>	+	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-
Mollusques																		
<i>Taphius montanus</i>	+	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+
<i>Sphaerium forbesi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>Littoridina andecola culminea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>Littoridina andecola neveui</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Anisancylus crequii</i>	+	+	+	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Littoridina</i> sp. MB11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhamphopoma magnum</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Rhamphopoma parvum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Littoridina aperta</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bryozoaires																		
<i>Stolella agilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
Spongiaires																		
<i>Balliviaspongia wirrmanni</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-

* Les codes (AB6 par ex.) correspondent aux références des organismes dans un catalogue des invertébrés de l'Altiplano bolivien, en cours d'élaboration.

Les stations 9, 10, 15, 16 et 17, placées en fin de tableau correspondent aux biotopes sans végétation.

* Codes such as AB6 correspond to the references of taxa gathered in a catalogue of the Bolivian Altiplano invertebrates, in course of establishment.

The stations 9, 10, 15, 16 et 17, presented at the end of the table correspond to biotopes without macrophytes.

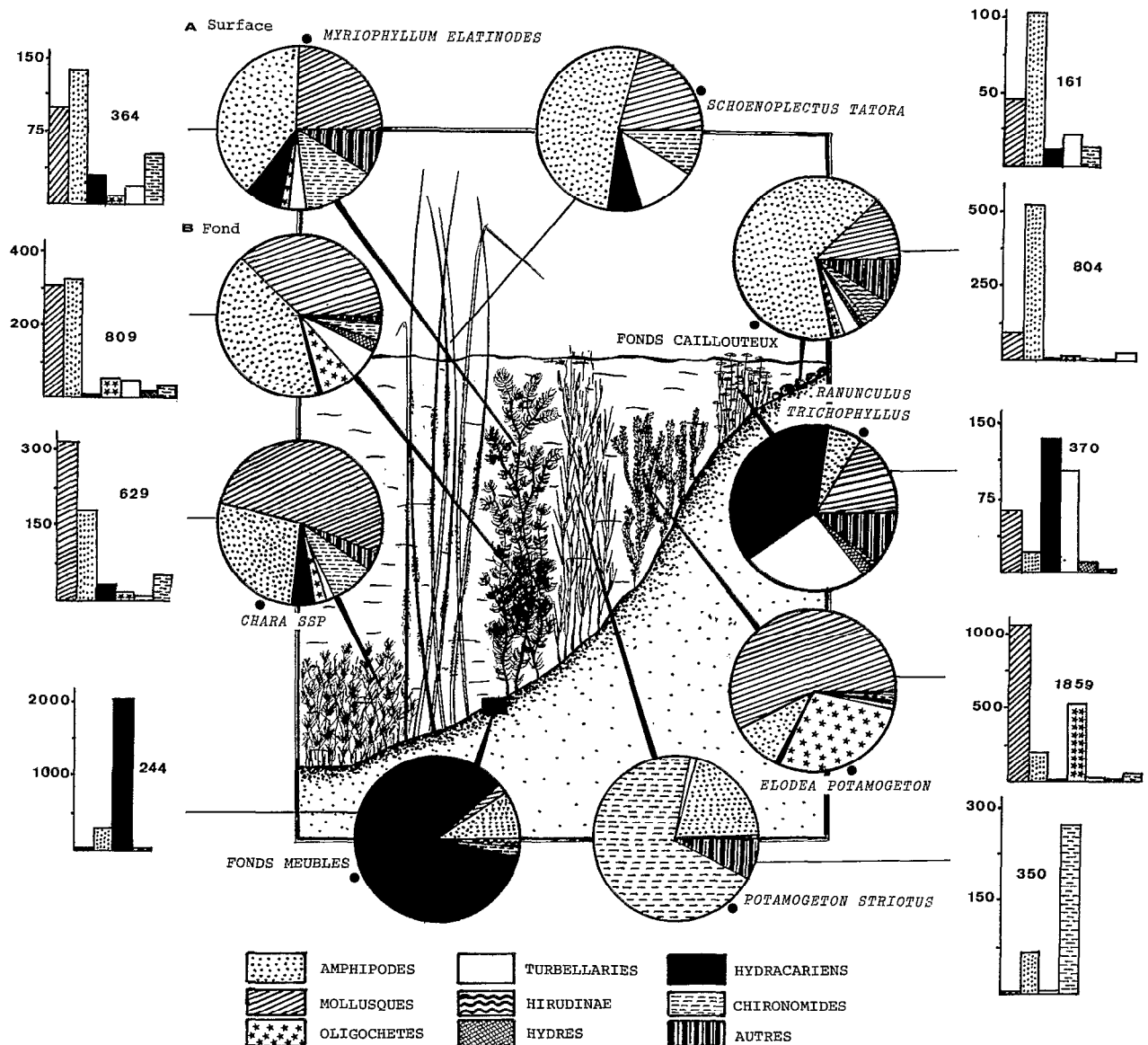


FIG. 4. — Schématisation de la répartition des grands groupes taxinomiques de macro-invertébrés vivant dans les principaux herbiers aquatiques du lac Titicaca (en pourcentages des densités pour 10 g de poids sec de végétal).
 Schematic distribution of the main macro-invertebrate groups living in the most common aquatic plants of the Lake Titicaca (density percentages in 10 g dry weight of vegetal).

marca (*Protallagma titicacae*, *Orthotrichia* sp. TB17, bryozoaires et spongiaires), cette dernière zone apparaît plus diversement peuplée que le Grand Lac.

L'examen du tableau II montre enfin que certains taxons n'ont jamais été récoltés ailleurs que dans la végétation aquatique. Il s'agit essentiellement des diptères Tipulidae, des hémiptères Corixidae, d'un odonate Coenagriidae (une seule espèce dans chaque

cas), de deux amphipodes (*Hyaella armatus* et *H.* sp. AB3) et de quatre mollusques (*Littoridina andecola neveui*, *L.* sp. MB11, *Rhamphopoma magnum* et *Littoridina aperta*). À l'opposé, seuls les bryozoaires, les spongiaires, plusieurs mollusques (*Ramphopoma parvum* et Sphaeriidae) et un Chironomidae (*Corynoneura*) n'ont été récoltés que dans les zones dépourvues de végétation.

LES PEUPELEMENTS D'INVERTÉBRÉS DES DIFFÉRENTS HERBIERS AQUATIQUES : ASPECTS QUANTITATIFS

Nous venons de voir que les peuplements d'invertébrés des macrophytes ne sont pas homogènes et qu'ils diffèrent qualitativement autant d'un faciès végétal à l'autre qu'en fonction de la localisation des biotopes. Pour quantifier ces différences, nous avons étudié la structure de chaque peuplement échantillonné en utilisant quelques critères simples mais qui décrivent bien une communauté donnée d'organismes, pour peu qu'elle soit relativement isolée. Nous avons ainsi pour chaque biotope recherché la densité moyenne, soit pour 10 g de poids sec de végétal, soit par mètre carré dans le cas des milieux sans végétaux qui nous servent de terme de comparaison. Le nombre d'unités taxonomiques présentes dans chaque biotope a ensuite été recherché, afin de calculer l'indice de diversité taxonomique de SHANNON-WEAVER, l'indice de diversité de SIMPSON et l'équitabilité.

Il n'est pas dans notre propos de discuter ici la valeur et les limites de l'utilisation des indices de diversité, pas plus que de redéfinir des termes souvent employés, mais avec des nuances variables, comme ceux de biotopes, écosystème ou biocénose. Toutes ces notions sont largement définies, avec plus ou moins de concordance, par de nombreux auteurs parmi lesquels nous ne citerons que les suivants : BLANDIN et LAMOTTE (1988), BLONDEL (1979), DAGET (1979), ODUM (1976), POOLE (1974).

Il nous semble par contre important de justifier le choix des paramètres étudiés. Tout d'abord il est certain qu'à l'intérieur du vaste écosystème que représente le lac Titicaca, les macrophytes constituent une mosaïque de biotopes particuliers susceptible d'accueillir des peuplements différents, en fonction des facteurs d'environnement qui s'y rencontrent. Plus un type d'herbier sera apte à procurer des conditions favorables (architecture complexe servant d'abri et de support, nourriture...), plus son peuplement devrait être riche et abondant. Cependant, s'il semble évident qu'une tige ronde et lisse de *Schoenoplectus* soit moins favorable à l'établissement d'un peuplement dense et diversifié d'invertébrés qu'une tige d'*Elodea* à la structure complexe, il l'est moins que des différences existent entre deux herbiers d'espèces différentes, mais de structure morphologique proche. Il est important de s'en assurer quand on connaît les différences de développement de chaque espèce végétale à l'échelle de tout le lac et donc leur rôle respectif dans la production de ce milieu.

Il faut enfin considérer qu'un herbier représente un milieu relativement isolé pour les macro-invertébrés aquatiques dont beaucoup se déplacent peu. les

échanges sont donc limités, tant avec le milieu d'eau libre qui l'entoure qu'avec le milieu sédimentaire qui le supporte, ce qui nous autorise à étudier chacun de ces biotopes comme des entités écologiques spécifiques.

N'ayant pas toujours comparé des échantillons de même taille, nous avons par ailleurs choisi de calculer l'indice de diversité de SHANNON-WEAVER (1963) plutôt que celui de MARGALEF (1956). Par contre nous avons également calculé l'indice de SIMPSON (1949), dans la mesure où il témoigne de la concentration d'abondance d'une ou deux espèces de la communauté étudiée. Sa valeur absolue est d'autant plus forte que certains taxons sont dominants. Enfin, comme on sait que la diversité dépend de la fréquence relative des taxons et de leur nombre, paramètres susceptibles de varier fortement d'un peuplement à l'autre, nous avons calculé l'équitabilité (rapport de la diversité réelle à la diversité maximale théorique du peuplement), une faible valeur de ce coefficient témoignant également d'une nette abondance d'un ou plusieurs taxons.

Dans notre étude nous nous attacherons plus aux variations entre biotopes de ces différents paramètres qu'à leurs valeurs absolues dont la signification écologique est moins évidente. L'ensemble de ces paramètres, caractérisant les différents peuplements des herbiers étudiés, est présenté dans le tableau III. Nous y avons également signalé, à titre de comparaison, les valeurs obtenues pour cinq autres types d'échantillons. Deux sont qualitatifs et deux autres quantitatifs, obtenus respectivement par broissage et tamisage de pierres du littoral ou à la benne, le dernier provenant de fonds de sédiments meubles, dépourvus de végétation.

Distribution des densités

L'analyse des données présentées dans le tableau III permet de distinguer deux grands ensembles de macrophytes en fonction des densités d'organismes qui s'y rencontrent.

Le premier est constitué par les végétaux présentant plus de 500 individus par 10 g de poids sec (que nous considérerons comme l'unité de poids), avec en premier lieu les *Chara* de la baie d'Achacachi qui abritent près de 3500 organismes par unité de poids. Il faut toutefois noter que dans ce peuplement les hydracariens représentent plus de 50 % des effectifs et l'on peut considérer cette situation comme particulière si on compare cette valeur aux seuls 4,5 % rencontrés dans le même faciès végétal, dans le Huiñaimarca. Malgré cela et si l'on néglige complètement les hydracariens, la densité demeure supérieure à 1500 organismes, donc très élevée. De plus il faut

TABLEAU III

Évaluation d'un certain nombre de paramètres dans 18 milieux du lac Titicaca, milieux comprenant différents faciès de macrophytes et les zones adjacentes sans végétation

Paramètres concernés : nombre moyen d'organismes par 10 g de poids sec des différents végétaux ou par mètre carré; indice de diversité de SHANNON-WEAVER; nombre d'espèces récoltées; équitabilité et indice de diversité de SIMPSON

Evaluation of some parameters from 18 biotopes of the Lake Titicaca including different aquatic plants and few neighbouring areas without vegetation

Parameters are : mean number of organisms per 10 g dry weight of each macrophyte species or per square meter; SHANNON-WEAVER diversity index; number of collected species; equitability and SIMPSON diversity index

MILIEUX ETUDIES	N / 10g	I Sh.	N esp.	Equit.	I Simp.
ZONE 1					
1 <i>Myriophyllum</i> (surface)	364	3,34	16	0,84	0,14
2 <i>Myriophyllum</i> (fond)	809	3,26	19	0,77	0,14
3 <i>Elodea</i> (prof. 1,2 m)	1859	2,26	18	0,54	0,30
4 <i>Schoenoplectus</i>	161	2,77	11	0,80	0,15
5 <i>Chara</i>	629	2,90	18	0,69	0,26
6 <i>Ranunculus</i>	370	2,74	14	0,72	0,23
7 Crucifère	1145	2,00	7	0,74	0,30
ZONE 2					
8 <i>Elodea</i> (prof. 0,4 m)	390	2,26	14	0,59	0,30
9 Faune des pierres (qual.)	281*	2,70	14	0,71	0,19
10 Faune des pierres (quant.)	8932**	2,33	14	0,61	0,32
ZONE 3					
11 <i>Potamogeton</i>	350	2,26	10	0,68	0,27
12 <i>Elodea</i> (prof. 2,5 m)	1312	3,24	19	0,76	0,15
13 <i>Schoenoplectus</i>	181	1,32	3	0,83	0,46
14 <i>Myriophyllum</i>	265	1,73	9	0,55	0,39
15 Fonds de vase (2,5 m)	2414**	1,76	9	0,55	0,42
ZONE 4					
16 Faune des pierres (qual.)	1518*	1,75	16	0,44	0,51
17 Faune des pierres (quant.)	10710**	1,18	11	0,34	0,64
ZONE 5					
18 <i>Chara</i>	3467	1,86	12	0,52	0,37

* Nombre total d'organismes récoltés.

** Nombre moyen d'organismes sur une surface échantillonnée de 1 m². (En réalité la surface réelle disponible pour les invertébrés est plus grande, en raison de la structure complexe des pierres et graviers récoltés dans chaque benne d'Ekman).

* Total number of collected organisms.

** Mean number of organisms per square meter. (In fact the real usefull surface for invertebrate colonization is larger, according to the structure complexity of stones and gravel inside the Ekman dredge sample.)

savoir que les hydracariens constituent un élément faunistique souvent abondant dans les herbiers du lac, et les Characae en particulier, ce qui ne justifie pas de les exclure de nos calculs.

Toujours dans le même ensemble à forte densité de peuplement nous trouvons ensuite les *Elodea* de la

zone profonde (1,20 m à 2,50 m), la Crucifère indéterminée, les *Myriophyllum* et les *Chara* du Petit Lac.

Dans le second ensemble nous trouvons les espèces végétales où se retrouvent moins de 500 organismes par unité de poids, avec en tête de cet ensemble les

Elodea de la zone de rivage et à l'opposé les *Schoenoplectus*.

Ce n'est certainement pas un hasard si le premier ensemble regroupe tous les biotopes situés près du fond et le second ceux situés près de la surface. Sachant que l'oxygène est uniformément réparti dans toute l'épaisseur d'eau échantillonnée quand les profondeurs sont faibles (RICHERSON *et al.*, 1977, CARMOUZE *et al.*, 1984) et que la transparence est très élevée, le disque de SECCHI disparaissant en moyenne vers 6 à 7 m dans le Huiñaimarca et vers 12 m dans le Grand Lac (ILTIS, 1987) avec un maximum observé de 19 m, il est certain que ces deux facteurs ne peuvent être considérés comme limitants et à l'origine de la différence constatée. D'autres facteurs sont donc responsables de la situation observée, mais il est difficile de les classer par ordre d'importance, d'autant que cet ordre varie probablement selon les espèces végétales concernées.

Tout d'abord les herbiers ou portions d'herbiers situés près de la surface sont soumis à un certain

lavage par action des vagues. Ce phénomène peut jouer autant près du rivage, affectant par exemple les *Elodea* vivant dans 40 à 50 cm d'eau, qu'au niveau des portions d'herbiers à *Myriophyllum* atteignant la surface, dans des zones du lac plus profondes. À cela s'ajoute le fait que les échantillons dits «de surface» concernent les parties jeunes des herbiers dont la récente présence dans le milieu n'a pas encore permis une colonisation complète par les organismes. Ces portions d'herbiers sont d'ailleurs moins densément recouvertes de périphyton que les parties profondes.

Enfin, il ne faut pas négliger le facteur que nous avons déjà qualifié de potentiel «volume-abri» (DEJOUX, 1972), représenté par l'architecture organique fine des macrophytes, véritable paysage écologique à petite échelle qui favorise plus ou moins l'installation de nombreux organismes. C'est ainsi qu'il est remarquable comme nous le disions plus haut que ce soient les *Schoenoplectus* qui, avec moins de 200 organismes par unité de poids, soient les

TABLEAU IV

Répartition des densités moyennes (pour 10 g de poids sec) des grands groupes faunistiques récoltés dans différents faciès végétaux aquatiques du lac Titicaca

Mean densities distribution of large taxonomical units from different macrophyte beds in Lake Titicaca (per 10 g dry weight of vegetal)

MILIEUX ETUDIES	DENSITES DES DIFFERENTS GROUPES FAUNISTIQUES									
	MOL	AMP	HYD	OLI	TUR	COE	CHI	HIR	TIP	TRI
ZONE 1										
<i>Myriophyllum</i> *	88	142	29	6	14	-	54	-	27	4
<i>Myriophyllum</i> **	302	327	8	58	50	18	36	1	-	9
<i>Elodea</i>	1076	186	6	521	18	6	42	4	-	-
<i>Schoenoplectus</i>	33	84	11	19	3	-	12	-	-	-
<i>Chara</i>	324	170	428	11	23	-	55	16	3	-
<i>Ranunculus</i>	67	28	141	15	95	11	2	-	2	-
Crucifère	101	221	269	-	520	-	-	-	-	34
ZONE 2										
<i>Elodea</i>	140	21	2	-	178	1	40	1	-	-
ZONE 3										
<i>Potamogeton</i>	1	71	-	-	4	-	150	-	22	-
<i>Elodea</i>	497	564	-	28	8	-	124	94	-	-
<i>Schoenoplectus</i>	-	155	-	26	-	-	-	-	-	-
<i>Myriophyllum</i>	5	154	-	-	2	-	104	-	-	-
ZONE 5										
<i>Chara</i>	207	806	1895	85	20	-	455	-	-	-

* Herbier situé en surface; ** Herbier situé au fond.

* *Surface located weed*; ** *Weed growing in deph.*

moins densément peuplés, les tiges supportant les peuplements les plus élevés étant par ailleurs celles où le périphyton forme à leur surface un manchon organique nettement visible, qui crée un volume habitable supplémentaire et représente une source de nourriture pour certains taxons. La structure particulière des *Potamogeton* aux feuilles longues, fines et lisses constitue de la même manière un facteur peu favorable pour que les invertébrés y rencontrent un milieu adéquat et stable.

Richesse taxonomique, diversité, densités et distribution des pourcentages des grands groupes de macro-invertébrés

Les résultats regroupés dans les tableaux III, IV et V permettent d'affiner notre analyse et apportent certains éléments supplémentaires.

Si l'on sait que les unités taxonomiques non définies au niveau de l'espèce, que nous avons présentées dans ces tableaux (oligochètes, turbellariés, hydres,

TABLEAU V

Distribution des pourcentages des 10 principaux groupes d'organismes récoltés dans les herbiers aquatiques du lac Titicaca et quelques milieux adjacents

Percentage distribution of the 10 main taxonomical groups collected in the Lake Titicaca aquatic plants and from some adjacent biotopes

MILIEUX ETUDIES	GROUPES FAUNISTIQUES										
	MOL	AMP	HYD	OLI	TUR	COE	CHI	HIR	TIP	TRI	AUT
ZONE 1											
<i>Myriophyllum</i> *	24,3	38,9	8,0	1,7	3,7	-	14,8	-	7,4	1,2	-
<i>Myriophyllum</i> **	37,3	40,4	0,9	7,2	6,2	2,2	4,4	0,1	-	0,1	0,2
<i>Elodea</i>	57,8	10,0	0,3	28,0	1,0	0,3	2,2	0,2	-	-	0,2
<i>Schoenoplectus</i>	20,3	52,2	6,6	-	11,8	-	7,4	-	-	-	1,7
<i>Chara</i>	51,4	26,9	4,5	2,5	1,7	-	8,5	2,5	0,5	1,2	0,3
<i>Ranunculus</i>	16,8	5,0	38,0	-	25,5	3,0	0,5	-	0,5	-	4,1
Crucifère	8,7	19,3	23,5	-	45,4	-	-	-	-	3,0	0,2
ZONE 2											
<i>Elodea</i>	35,7	6,3	0,5	-	45,6	0,3	10,2	0,1	-	-	1,3
Pierres (qual.)	24,6	30,9	-	0,3	23,1	-	0,3	3,9	-	0,6	16,3
Pierres (quan.)	13,0	66,7	0,1	1,4	3,1	0,4	0,5	5,8	-	-	9,0
ZONE 3											
<i>Potamogeton</i>	0,1	20,2	-	-	1,1	-	70,5	-	6,2	-	1,9
<i>Elodea</i>	37,9	42,9	-	2,1	0,6	-	9,4	7,1	-	-	-
<i>Schoenoplectus</i>	-	86,0	-	14,0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myriophyllum</i>	1,8	57,8	-	-	0,9	-	38,9	-	-	-	0,6
Fonds de vase	1,8	10,4	84,0	-	-	-	1,8	1,8	-	-	0,2
ZONE 4											
Pierres (qual.)	2,5	70,5	2,7	0,7	0,3	-	12,0	0,1	-	0,3	10,9
Pierres (quan.)	0,2	81,5	0,4	-	-	0,3	16,9	-	-	0,5	0,2
ZONE 5											
<i>Chara</i>	5,9	23,2	54,6	2,5	0,6	-	13,0	-	-	-	0,1

* Herbier situé en surface; ** herbier situé au fond.

MOL = Mollusques; AMP = Amphipodes; HYD = Hydracariens; OLI = Oligochètes; TUR = Turbellariés; COE = Hydres; CHI = Chironomides; HIR = Hirudinae; TIP = Tipulidae; TRI = Trichoptères; AUT = autres groupes.

* Surface located aquatic plants; ** aquatic plants growing in depth.

MOL = Molluscs; AMP = Amphipods; HYD = Hydrachnids; OLI = Oligochetes; TUR = Triclad; COE = Hydra; CHI = Chironomids; HIR = Hirudinae; TIP = Tipulidae; TRI = Caddis flies; AUT = other groups.

bryozoaires...), ne comportent généralement qu'une à deux espèces, on se rend compte que les milieux échantillonnés n'abritent dans leur ensemble qu'une quarantaine d'espèces au minimum et une cinquantaine au maximum, les difficultés d'identification ne nous permettant pas à l'heure actuelle d'être plus précis (cf. tabl. I). Le maximum d'unités taxonomiques rencontrées dans un biotope (19) atteint à peine la moitié du total récolté dans cette étude, ce qui signifie qu'aucun de ces biotopes n'est véritablement accepté par l'ensemble des invertébrés étudiés.

En mettant à part les *Elodea* vivant à 2,5 m de fond, il apparaît que tous les biotopes des zones 3, 4 et 5 qui sont situés en baie d'Achacachi, dans le Grand Lac, représentent un ensemble assez homogène. Ces biotopes sont caractérisés par une faible diversité (Ish. variant entre 1,18 et 2,26), une faible équitabilité et un fort indice de SIMPSON (E variant entre 0,33 et 0,68; I Simp. entre 0,27 et 0,64) qui témoignent d'une répartition très inégale des taxons avec forte dominance d'une ou deux espèces. On y rencontre un petit nombre d'espèces variant entre 3 et 12 selon les milieux, si l'on ne tient pas compte du prélèvement récolté dans les pierres et qui contenait plus de 1500 organismes. Seules donc les *Elodea* peuvent, en ce qui concerne leur peuplement en macro-invertébrés, être rapprochées des faciès végétaux récoltés dans le Huiñaimarca, que l'on peut eux-mêmes diviser en deux groupes à l'aide des paramètres étudiés.

Le premier groupe comprend les *Schoenoplectus*, les *Ranunculus*, la Crucifère et les prélèvements de bordure de rivage récoltés soit dans les *Elodea* soit dans les cailloux. Ce sont là des milieux déstabilisés par le brassage de l'eau et l'indice de diversité de SHANNON s'y échelonne entre 2,00 et 2,77 seulement, l'équitabilité quant à elle variant en moyenne entre 0,60 et 0,74, n'atteignant 0,80 que dans les *Schoenoplectus* où le nombre de taxons présent ne dépasse pas 14.

À l'opposé, un second groupe est constitué par les faciès végétaux situés plus en profondeur, abritant entre 16 et 19 groupes taxonomiques d'invertébrés. L'indice de diversité y est élevé, atteignant 3,34; l'équitabilité forte et l'indice de SIMPSON faible attestent d'une distribution relativement homogène des effectifs de chaque taxon, ou tout au moins de l'absence de fortes dominances.

Mis à part les présences caractéristiques de certaines espèces de mollusques et d'insectes (*Pisidium* et *Austrelmis* entre autres), on ne peut dire que les fonds meubles ou caillouteux représentent des milieux très différents des faciès végétaux, par la diversité et la composition des peuplements. Certains groupes faunistiques peuvent parfois y dominer comme dans le cas des hydracariens sur les fonds de

vase meuble (84 % du peuplement total présent), mais ces organismes sont aussi très abondants dans la végétation.

Bien que n'ayant pas spécifiquement évalué les biomasses des invertébrés récoltés dans notre étude, il est certain que seuls deux groupes faunistiques (les mollusques et les amphipodes) ont une réelle importance dans la végétation aquatique. Les chironomides viennent en troisième position, malgré que ce soient surtout les Tanytarsini, dont les larves sont toujours d'une taille et d'un poids très faibles, qui dominent dans les effectifs. Quand on sait que le poids moyen d'un amphipode *Hyalella* sp. est de l'ordre de 5 mg et ceux de mollusques comme *Taphius montanus* ou *Littoridina culminea* sont de respectivement 20 mg et 6,7 mg, on peut estimer que des biomasses d'environ 10 à 15 g d'invertébrés pour 10 g de poids sec de macrophytes peuvent se rencontrer dans les végétaux les plus densément peuplés, comme les *Elodea* et les *Chara* (1). Nous nous garderons de toute extrapolation (à l'échelle du Huiñaimarca par exemple...), mais on conçoit aisément en fonction des surfaces occupées par les macrophytes dans cette partie du lac Titicaca, que les macro-invertébrés y représentent une biomasse globale instantanée considérable.

CONCLUSION

Les faciès végétaux du lac Titicaca que nous avons étudiés sont dans leur ensemble des biotopes d'une richesse moyenne par rapport aux zones caillouteuses des rivages où se rencontrent fréquemment des densités dépassant 50 000 organismes au mètre carré, mais grande en comparaison de celle des milieux sédimentaires de profondeur où ces mêmes densités dépassent rarement quelques centaines d'individus dans le Grand Lac et 2 à 3 000 dans le Huiñaimarca (DEJOUX b, à paraître). En raison de l'importance de la biomasse de ces végétaux à l'échelle du lac, la faune de macro-invertébrés qui les habite est donc loin d'être négligeable et représente un élément de production globale important pour le lac Titicaca, ne serait-ce qu'en tant que nourriture pour les petites espèces de poissons qu'ils abritent ou pour les jeunes d'espèces plus grandes qui y séjournent dans la première phase de leur vie (LOUBENS *et al.*, 1984).

(1) Il s'agit ici de biomasses moyennes, calculées sur plusieurs centaines d'organismes conservés en alcool, donc inférieures aux biomasses de matériel vivant. Le poids moyen des mollusques est donné coquilles comprises, ces dernières représentant de l'ordre de 2/3 de la biomasse d'un individu.

Les macrophytes immergés sont d'autant plus favorables aux macro-invertébrés qu'ils sont situés en profondeur (donc abrités de l'effet des vagues) et que leur structure morphologique est complexe. Élodées et charophytes sont de ce fait les espèces végétales les plus densément peuplées. Sachant que les *Chara* couvrent plus de 30 % des fonds du Petit lac, on se rend donc compte de l'importance de ces herbiers. Il est par ailleurs remarquable que les groupes d'organismes dominant en densité et biomasse (mollusques et amphipodes), sont des décomposeurs « primaires », qui fractionnent les macrophytes et

amorcent ainsi la décomposition de cette fraction de la matière organique, décomposition qui sera ensuite poursuivie par les bactéries. Enfin, les invertébrés vivant dans les herbiers jouent un rôle primordial dans la biologie du lac, servant de nourriture aux poissons qui y vivent en permanence (principalement *Orestias agassii* qui est très pêché) ou aux jeunes d'espèces pellagiques qui s'y abritent (*Basilichthys bona-riensis* par exemple).

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 20 février 1991

RÉFÉRENCES

- AGASSIZ (A.), GARMAN (S.W.), 1876. — Exploration of Lake Titicaca. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, III, 273 et 349.
- BLONDEL (J.), 1979. — Biogéographie et écologie. *Collection d'écologie*, 15, Masson Éd., 173 p.
- CARMOUZE (J.P.), ARCE (C.), QUINTANILLA (J.), 1984. — Le lac Titicaca : stratification physique et métabolismes associés. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (1) : 3-12.
- COLLOT (D.), 1980. — Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopo, lacs des vallées d'Hichu Khota et d'Ovejhujo). ORSTOM, Paris, 115 p., *multigr.*
- COLLOT (D.), KORIYAMA (F.), GARCIA (E.), 1983. — Répartition, biomasses et productions des macrophytes du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (3) : 241-261.
- DAGET (J.), 1979. — Les modèles mathématiques en écologie. *Collection d'écologie*, 8, Masson Éd., 172 p.
- DEJOUX (C.), 1983. — The fauna associated with aquatic vegetation. In : Lake Chad : ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem, J.P. Carmouze, J.R. Durand & C. Lévêque (Eds.). *Monographiae Biologicae* 53. Junk, Den Hague : 273-292.
- DEJOUX (C.), SAINT-JEAN (L.), 1972. — Étude des communautés d'invertébrés du lac Tchad : recherches préliminaires. *Cah. ORSTOM, sér. hydrobiol.*, 5 (3-4) : 213-223.
- DEJOUX (C.) a, à paraître. — Les Mollusques. In : Lake Titicaca, synthesis of limnological knowledge. Édition prévue dans la série *Monographiae Biologicae*, Kluwer Publishers, Dordrecht.
- DEJOUX (C.) b, à paraître. — La faune benthique de la partie bolivienne du lac Titicaca : composition, densité et évolution saisonnière. *Ibid.*
- D'ORBIGNY (A.), 1835-47. — *Voyage dans l'Amérique méridionale*. Paris, 9 vol., 4 t. (vol. III). Édition espagnole traduite et annotée par V.E. Marchant, avec une annexe sur la géologie par L. Zundt. La Paz, 1907.
- ILTIS (A.), 1987. — Datos sobre la temperatura, el pH, la conductibilidad eléctrica y la transparencia de las aguas de superficie del lago Titicaca boliviano. Convenio UMSA/ORSTOM, informe 14, 50 p., *multigr.*
- 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.
- MOURGUIART (P.), 1987. — Les Ostracodes lacustres de l'Altiplano bolivien. Le polymorphisme, son intérêt dans les reconstitutions paléohydrologiques et paléoclimatiques de l'holocène. Thèse 3^e cycle, Univ. Bordeaux I, 362 p., *multigr.*
- ODUM (E.P.), 1976. — Écologie. Éditions HRW, Doins Éd., Paris, 254 p.
- PENTLAND (J.B.), 1848. — The Laguna of Titicaca and the valleys of Yukay, Collao and Desaguadero in Peru and Bolivia, from geodesic and astronomical observations made in the years 1827 and 1828, 1837 and 1838. British Admiralty Chart No. 1868. London, 1848.
- RICHERSON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), 1977. — The limnology of Lake Titicaca (Peru-Bolivia). A large high altitude tropical lake. *Inst. Ecol. Publ.* n° 14. Univ. of California, Davis.
- POOLE (W.R.), 1974. — An introduction to quantitative ecology. Mc Graw Hill series in population ecology, New York, 532 p.
- SHANNON (C.E.), WEAVER (W.), 1963. — The mathematical theory of communication. Urbana Univ. Press, Illinois : 117-127.
- SIMPSON (E.H.), 1949. — Measurement of diversity. *Nature* (London), 163 : 688.