

*Les milieux aquatiques
de la région de Trinidad
(Béni, Amazonie bolivienne)*

Gérard LOUBENS (1), Laurent LAUZANNE (2)
Bernard LE GUENNEC (3)

RÉSUMÉ

Les Llanos de Mojos (Province du Béni, Amazonie bolivienne) restent encore très peu connus, ce qui conduit à présenter une courte synthèse de la géographie physique de cette région. L'hydrologie des Llanos dépend d'une part des pluies locales abondantes d'octobre à avril, d'autre part de l'énorme apport des cours d'eau d'origine andine. Le régime du rio Mamoré à Trinidad est de type tropical, très irrégulier et sujet à de fréquentes crues éclair. Un ensemble de facteurs morphologiques, hydrologiques et anthropiques explique l'inondation, durant cinq mois environ, de superficies considérables dépassant 100 000 km² aux plus hautes eaux. Deux types d'eau se partagent les principaux milieux aquatiques de la région : les eaux « blanches » d'origine andine, neutres, turbides, de conductivité moyenne, et les eaux « noires » d'origine locale, acides, peu chargées de matières en suspension et de faible conductivité. Les principaux milieux permanents de la région de Trinidad sont décrits, en particulier le rio Mamoré, les lacs de méandre de la forêt-galerie du Mamoré et les nombreux lacs plats orientés de la savane qui l'encadrent.

MOTS CLÉS : Bolivie — Amazonie — Béni — Hydrologie — Milieux aquatiques — Mamoré
— Lac de méandre — Lac plat orienté — Plaines d'inondation.

SUMMARY

THE AQUATIC BIOTOPES OF THE TRINIDAD REGION (LLANOS DE MOJOS, BOLIVIAN AMAZON)

A short synthesis of the physical geography of the floodplains of the Llanos de Mojos (Province of Beni, Bolivia) is presented. The Llanos hydrology depends both on the october-april regional heavy rainfall and on the large Andean rivers supply. The regime of the rio Mamoré at Trinidad is tropical, very irregular and subject to frequent flash floods. Morphological, hydrological and anthropological factors explain the inundation, during about five months, of extensive areas reaching more than 100 000 km² when the water level is at its highest. Two types of water share the principal aquatic biotopes : « white » waters of Andean origin, neutral, turbid, with medium conductivity and « black » waters from local origin, acidic, with little suspended material and low conductivity. The main permanent biotopes of the Trinidad region are described, particularly the rio Mamoré, oxbow lakes in the rio Mamoré riparian forest and the numerous flat, orientated, lakes spread in the surrounding savanna.

KEY WORDS : Bolivia — Amazon — Beni — Hydrology — Aquatic biotopes — Mamoré — Oxbow lake — Flat orientated lake — Floodplain.

(1) Hydrobiologiste Orstom, 12, rue de l'Espérance, 33400 Talence, et Cemagref, Groupement de Bordeaux, BP 3, 33611 Gazinet cedex.

(2) Hydrobiologiste Orstom, BP 165, 97323 Cayenne cedex, Guyane française.

(3) 3, rue Cronstadt, 24000 Périgueux.

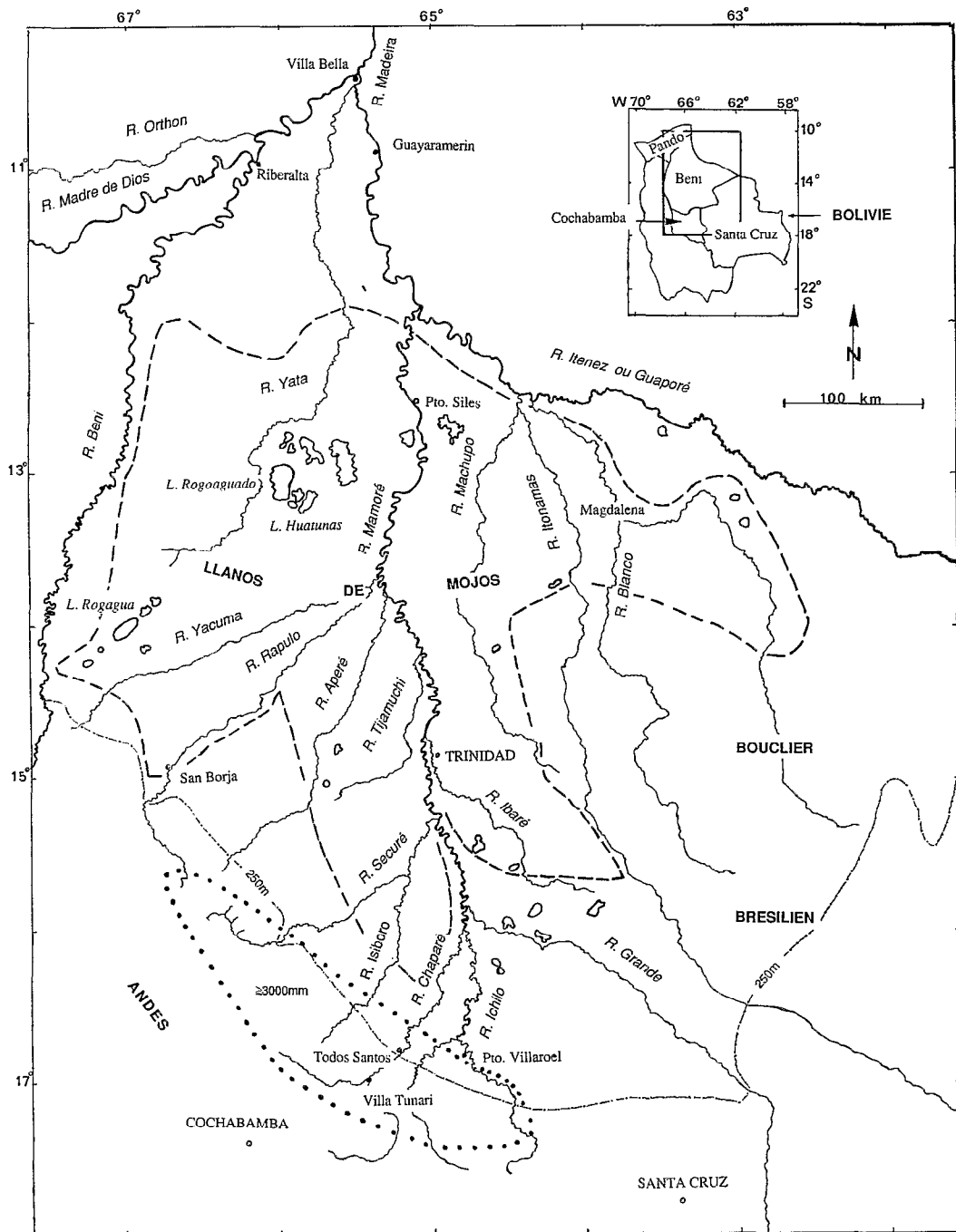


FIG. 1. — Les Llanos de Mojos (Amazonie bolivienne).
Llanos de Mojos (Bolivian Amazon).

- — — — Zone à savane dominante. *Dominant savannah area.*
- - - - - Situation schématique de l'isohypse 250 m. *Schematic location of the 250 m isohypse.*
- Zone de très forte pluviosité (< 3000 mm). *Very high rainfall area (< 3000 mm).*

RESUMEN

LOS MEDIOS ACUÁTICOS DE LA REGIÓN DE TRINIDAD (LLANOS DE MOJOS, AMAZONIA BOLIVIANA)

Los Llanos de Mojos (Departamento del Beni, Amazonia boliviana) quedan aún casi desconocidos. Por eso presentamos una breve síntesis de la geografía física de esta región. La hidrología de los Llanos depende por una parte de las lluvias locales abundantes desde octubre hasta abril, de otra parte del aporte enorme de los ríos de origen andina. El régimen del río Mamoré a Trinidad es de tipo tropical, muy irregular y sujeto a frecuentes, cortas y bruscas crecidas. Un conjunto de factores morfológicos, hidrológicos y antrópicos explica la inundación durante alrededor de cinco meses de superficies considerables sobrepasando de 100 000 km² al más alto nivel del agua. Dos tipos de agua se reparten los principales medios acuáticos de la región : las aguas « blancas » de origen andina, neutras, turbias y de conductividad mediana, y las aguas « negras » de origen local, ácidas, poca cargadas de materias en suspensión y de conductibilidad débil. Los principales medios acuáticos de la región de Trinidad están descritos, particularmente el río Mamoré, los lagos de meandro de la selva galería del Mamoré, y los numerosos lagos planos y orientados de la sabana que la enmarca.

PALABRAS CLAVE : Bolivia — Amazonia — Beni — Hidrología — Medios acuáticos — Mamoré — Lago de meandro — Lago plano orientado.

Des recherches ichtyologiques ont été menées dans la région de Trinidad (Province du Béni, Bolivie) de 1981 à 1987 par un groupe de travail franco-bolivien dans le cadre d'un accord entre l'Orstom, l'UTB (Université technique du Béni) et la Cordebene (Société de développement du Béni). Si de nombreux travaux ont été faits depuis quelques dizaines d'années en Amazonie centrale, principalement autour de Manaus, l'Amazonie bolivienne, constituée essentiellement par le bassin supérieur du Madeira (ou Madera en espagnol), reste encore très peu connue. Les révisions mondiales de WELCOMME (1979) et LOWE-Mc CONNELL (1987) n'en font pas la moindre mention alors que ce bassin inclut pourtant une des zones inondées les plus vastes du monde. Il paraît donc nécessaire de présenter la région étudiée même si les renseignements disponibles restent encore réduits, peu précis et de fiabilité souvent incertaine. Nous décrirons à grands traits les Llanos de Mojos (ou Moxos), unité géographique à laquelle appartient la région de Trinidad, et donnerons quelques détails supplémentaires sur les principaux milieux aquatiques de cette région.

1. CADRE GÉOGRAPHIQUE

1.1. Définition, situation

L'Amazonie bolivienne constitue les deux tiers de la Bolivie, soit 744 000 km² sur 1 099 000 km² (fig. 1). Située entre 10 °S et 20 °S, elle est une zone de transition entre l'Amazonie centrale équatoriale et la zone tropicale sèche de l'extrême sud bolivien et du Chaco paraguayen. Cette situation, ajoutée à la

diversité du relief, des sols et des paysages végétaux, en fait un ensemble très varié. Dans cet ensemble, les plaines basses et chaudes, ou llanos, couvrent environ 500 000 km². La partie centrale de ces llanos est formée par les Llanos de Mojos, ou plaine du Béni, dont la région de Trinidad constitue la partie centro-méridionale.

Les Llanos de Mojos s'étendent sur presque toute la province du Béni et une petite partie des provinces de Santa Cruz et de Cochabamba, soit environ 200 000 km². Ses limites sont, à l'ouest, le rio Béni ; au nord, le parallèle 12 °S et une partie du rio Itenez (ou Guaporé pour les Brésiliens) ; à l'est, le rio Blanco (ou Baures) qui coule en bordure du bouclier brésilien ; au sud-ouest, les Andes. Entre les Andes et le bouclier brésilien il existe un couloir d'environ 160 km de large conduisant du Béni aux Llanos de Santa Cruz.

1.2. Géologie, pédologie

La plaine du Béni est constituée de sédiments récents (fin du tertiaire et quaternaire), très épais le long des Andes où ils atteignent plusieurs milliers de mètres, s'amincissant vers l'est jusqu'à l'apparition en surface du bouclier brésilien précambrien le long de la rive droite du rio Blanco. Entre le Mamoré et le Blanco, et sur le Mamoré lui-même à partir de Puerto Siles, quelques affleurements de ce bouclier provoquent l'apparition de rapides dans les cours d'eau, ou de monticules ou collines basses au-dessus de la plaine (PLAFKER, 1964 ; MONJE ROCA, 1977). En dehors des cônes de déjection des rivières andines, les sols sont de type alluvionnaire, de sable fin ou d'argile, mal drainés, à réaction généralement

acide. La teneur en argile croît avec la profondeur, et il y a souvent une strate argileuse de 5 à 20 cm à une profondeur de 0,3 à 1,5 m (DENEVAN, 1980). Ce sont des sols pauvres en azote, phosphore et calcium.

1.3. Topographie, relief

La plaine du Béni est presque parfaitement horizontale. De Guayaramerin au nord, situé à 127 m d'altitude sur les bords du Mamoré, à Todos Santos au sud à 203 m, il y a 670 km, soit une pente de 11 cm au km (1). Cette pente très faible augmente brusquement à l'approche des Andes vers 200-250 m. Nous prendrons l'isohypse 250 m comme limite entre la plaine et le piémont.

Les accidents du relief appartiennent à 3 catégories :

- les crêtes rocheuses du bouclier brésilien dans la partie orientale des llanos, qui peuvent atteindre au maximum une trentaine de mètres de hauteur ;
- les incisions actuelles ou anciennes des cours d'eau et les levées alluvionnaires de leurs rives ;
- quelques collines ou tertres (*lomas*), d'origine naturelle (2 à 3 m de hauteur) ou artificielle (3 à 16 m). Ces dernières ont été élevées par les indiens Mojos avant la conquête espagnole (DENEVAN, *op. cit.*).

La plaine elle-même ne comporte que de très faibles dénivellations, de l'ordre du mètre, qui ont cependant, comme nous le verrons, une grande influence sur la végétation.

1.4. Climat

1.4.1. TEMPÉRATURE

À Trinidad, la moyenne des températures moyennes annuelles pour la période 1943-1982 est de 26,5 °C (RONCHAIL, 1985). Les extrêmes sont de 24,9 ° et 27,3 °, l'écart-type de 0,52 °. Les moyennes des moyennes mensuelles sont comprises entre 27 et 28 °C de septembre à mars. Elles s'abaissent ensuite en avril et mai jusqu'au minimum de juin et juillet (23,8 et 23,9 °C respectivement). De mai à septembre des fronts froids appelés *surazos*, secs ou pluvieux, balaient la plaine en provenance du sud-est. Ils peuvent faire baisser brutalement la température à moins de 15 °C. Ces fronts froids sont les seuls accidents notables dans un climat thermique dans l'ensemble très régulier si l'on ajoute que, mis à part

ces *surazos*, les écarts thermiques moyens journaliers restent inférieurs à 10 °C toute l'année. La période 1981-1987 a été nettement moins chaude que la période de référence 1943-1982.

Dans le reste de la plaine du Béni, les températures augmentent très légèrement vers le nord (27 °C à Magdalena) tandis qu'elles s'affaiblissent vers le sud-est (24,5 °C à Santa-Cruz), ou à l'approche des Andes par suite de l'augmentation de la pluviosité (25 °C à San Borja et à Todos Santos).

1.4.2. PRÉCIPITATIONS

Pour la période 1943-1983 les précipitations annuelles à Trinidad ont varié entre 1 216 et 2 454 mm, avec une moyenne de 1 845 mm et un écart-type de 345 mm (RONCHAIL, 1985). Les précipitations mensuelles pour la période 1951-1974 (BOERO, 1977) sont données dans le tableau I qui comprend aussi nos propres observations faites à l'Université de Trinidad de 1982 à 1987. Ces données mettent en évidence de fortes irrégularités comme dans tout climat tropical. On peut cependant distinguer une saison des pluies de 7 mois, d'octobre à avril (82 % des précipitations), et une saison plus sèche de 5 mois, de mai à septembre (moins de 100 mm par mois). Presque la moitié des pluies tombe en 3 mois, de décembre à février. Nos travaux de terrain correspondent à des années très pluvieuses, sauf 1985. La considération des années hydrologiques efface d'ailleurs cette exception (tabl. I).

Dans le reste des Llanos de Mojos, la pluviosité reste la même vers le nord et diminue vers l'ouest en restant toujours supérieure à 1 200 mm (ROCHE et ROCHA, 1985). Les précipitations augmentent au fur et à mesure que l'on s'approche des Andes. Des pluies énormes, jusqu'à 6 m par an, tombent sur les premières chaînes andines dans la région de Villa Tunari à 250 km à vol d'oiseau dans le sud-sud-ouest de Trinidad, donc à faible distance. Ce fait est évidemment très important à signaler pour expliquer l'hydrologie des cours d'eau de la région de Trinidad qui en dépend en grande partie.

1.4.3. AUTRES ÉLÉMENTS DU CLIMAT

L'humidité relative moyenne varie de 64 %, en août, à 77 %, en janvier et février (BOERO, 1977). Les vents sont généralement faibles, inférieurs à 12 km/h sauf sous les orages ou à l'arrivée des fronts froids. Ils proviennent surtout du nord-ouest (84 % en fréquence), beaucoup plus rarement du nord-est (8 %) et du sud-est (8 %) (Atlas de Bolivia, 1985).

(1) Ces données d'altitude ont été réévaluées récemment (cartes de l'Institut géographique militaire, La Paz), la plupart des documents donnant encore des altitudes supérieures de quelques dizaines de mètres à celles indiquées.

TABLEAU I

La pluviométrie à Trinidad (mm)
Monthly rainfall data for Trinidad (mm)

MOIS	PÉRIODE 1951-1974	PÉRIODE 1982-1987	
		Moyenne	Extrêmes
Janvier	295	387	289-504
Février	277	222	112-335
Mars	174	231	85-367
Avril	125	132	58-187
Mai	79	117	20-291
Juin	63	33	0-85
Juillet	45	44	12-103
Août	43	123	29-266
Septembre	79	96	59-159
Octobre	122	184	106-243
Novembre	174	244	110-338
Décembre	225	287	134-549
TOTAL	1701	2100	1599-2390
Par année hydrologique (août à juillet)			1909-2320

1.5. Les formations végétales

Les paysages principaux des Llanos de Mojos est formé d'immenses prairies, vertes ou jaunes selon les saisons, parsemées de dépressions marécageuses — *bañados* ou *bajios* —, d'arbustes ou de palmiers. Des bosquets, *islas*, apparaissent par taches, implantés sur de très faibles exhaussements du sol qui suffisent néanmoins à soustraire la végétation aux effets des inondations. L'horizon est souvent barré par une forêt-galerie indiquant la présence d'un cours d'eau. Deux types de formation végétale se partagent ainsi le Béni : la savane ou pampa, parfois arborée, et la forêt. Chacune de ces deux formations, mais surtout la savane, présentent des surfaces en eau d'extension très variable selon les saisons.

1.5.1. LA SAVANE

Les superficies respectives de savane et de forêt sont mal connues. Différents auteurs fournissent des renseignements difficiles à comparer car portant sur des régions dont les limites sont mal définies. En outre, les sources ne sont pas indiquées.

La savane représenterait, selon DENEVAN (1980), 80 % des Llanos de Mojos, soit 145 000 km² sur 181 250. AYALA (1978) accorde à la savane 62 % de la province du Béni, soit 132 410 km², valeur à laquelle il faudrait ajouter la fraction des Llanos occupant le nord des provinces de Santa Cruz et de Cochabamba.

MUÑOZ REYES (1980) donne 129 362 km² pour la superficie des prairies dans les « Pampas de Mojos ». Cependant, le récent atlas de l'Institut géographique militaire (1985) indique seulement 98 000 km² pour l'ensemble des plaines de Mojos et d'Ixiamas, celle-ci située à l'ouest du fleuve Béni et de taille réduite. Les savanes des Llanos de Mojos ne feraient alors qu'environ 90 000 km². Si les trois premières estimations sont voisines, la dernière est nettement plus faible, sans doute parce que, dans ce cas, la limite septentrionale des Llanos de Mojos a été fixée nettement plus au sud (cf. carte « Mapa físico del Beni »), ce qui ne semble pas justifié.

La savane du Béni est loin d'être homogène et présente différentes formations végétales, encore très mal connues, en fonction principalement, semble-t-il, du niveau du sol et donc de la durée de l'inondation.

1.5.2. LA FORÊT

La forêt tropicale humide couvre tout le pourtour des Llanos de Mojos sur une largeur très variable. Dans la partie centrale où domine la savane, les cours d'eau sont encadrés de forêts-galeries dont la plus grande, celle du Mamoré, atteint environ 12 km de large. En dehors du bourrelet des rives, il n'est pas sûr que le sol de ces forêts-galeries soit surélevé par rapport à la pampa. Il y existe en tous cas de vastes zones d'inondation régulièrement envahies par les eaux. Là encore, les phytogéographes distingueraient certainement de nombreuses formations différentes en fonction de la durée moyenne de l'inondation.

1.5.3. LA VÉGÉTATION AQUATIQUE

La végétation supérieure n'a donné lieu qu'à peu de travaux. On trouvera quelques notions (liste de noms scientifiques avec les noms vernaculaires correspondants) dans KEMPF MERCADO (1976) et dans MUÑOZ REYES (1980). La systématique des algues d'eau douce a été étudiée récemment par THÉREZIEN (1989).

1.6. La vie animale

La vie aquatique est abondante et variée. Trois cent vingt-sept espèces de poissons ont été récoltées dans le bassin du Mamoré (264 000 km², non compris le bassin du rio Guaporé), ce qui indique une grande diversité spécifique (LAUZANNE *et al.*, 1991). 41 espèces dépassent le poids de 1 kg, mais seulement une dizaine d'entre elles sont exploitées, d'ailleurs faiblement. Les plus importantes pour la pêche sont *Colossoma macropomum*, *Pseudoplatystoma tigrinum* et *P. fasciatum*.

Les autres classes de vertébrés aquatiques n'ont pas donné lieu à des inventaires aussi approfondis. On peut signaler l'abondance des tortues aquatiques (*Podocnemis cayennensis* et *P. expansa*) ; des crocodiliens (5 espèces) dont le plus grand, *Melanosuchus niger*, a été décimé tandis que le «lagarto», *Paleosuchus trigonatus*, reste très commun ; du grand rongeur herbivore, *Hydrochoerus hydrocharis* (Capybara), qui peut atteindre 50 kg et dont on peut observer de nombreux groupes d'une dizaine d'individus le long des rives.

Le dauphin d'eau douce ou «bufeo», *Inia boliviensis* selon les uns, *I. geoffrensis boliviensis* selon les autres, est très commun dans le Mamoré et absent du fleuve Béni, sans doute à cause des chutes de Cachuela Esperanza. Sa densité a été évaluée par PILLERI (1977) à un individu par kilomètre dans le rio Machupo, rivière de taille moyenne du bassin du Guaporé. Son abondance et son régime piscivore en font un des prédateurs les plus importants des populations de poissons du Mamoré.

En ce qui concerne les oiseaux, KEMPF MERCADO (1985) donne une liste de 1512 espèces présentes en Bolivie, ainsi que les principales références utiles à leur sujet.

Enfin, il faut signaler l'important troupeau bovin du Béni, environ 1 500 000 têtes, dont les déjections et les cadavres jouent un rôle probablement non négligeable, au moins dans certaines zones, dans le recyclage de la matière végétale et l'enrichissement des eaux lors de l'inondation annuelle. Une fraction notable de ce troupeau meurt chaque année aux hautes eaux, faute d'espace et de nourriture.

2. L'HYDROLOGIE

2.1. Hydrographie

Quatre grands fleuves drainent vers le nord les eaux de l'Amazonie bolivienne. Ce sont, de l'est vers l'ouest, le Madre de Dios, le Béni, le Mamoré et le Guaporé ou Itenez. La réunion du Mamoré et du Béni à Villa Bella (10°24' S) forme le Madeira, affluent majeur de l'Amazone. Seule une fraction infime de l'Amazonie bolivienne, à l'extrême nord-ouest du pays (région de Cobija) ne fait pas partie du bassin du Madeira mais de celui du rio Purus.

Le Mamoré constitue l'axe central des Llanos de Mojos. Il prend naissance à El Pico (15°50' S), lieu de confluence du rio Grande et du rio Ichilo. Il est navigable en toutes saisons par des bateaux à fond

plat de faible tirant d'eau depuis sa naissance jusqu'à Guayaramerin (10°48' S), soit sur 1 042 km (MONJE ROCA, 1977). À partir de cette ville, la traversée de l'extrémité nord-est du bouclier brésilien se traduit par de nombreuses chutes et des rapides jusqu'à Porto Velho au Brésil. Ce passage à travers le bouclier brésilien constitue à la fois un niveau de base pour les cours d'eau situés en amont, et une barrière écologique freinant ou empêchant la circulation des animaux aquatiques. L'Amazonie bolivienne constitue ainsi une province relativement isolée du reste de l'Amazonie.

La partie occidentale des Llanos de Mojos est drainée par toute une série d'affluents dont la plupart prennent naissance dans les Andes. Ils coulent vers le nord ou le nord-est jusqu'à leur jonction entre eux ou avec le Mamoré sur sa rive gauche. Les principaux sont, du sud au nord, l'Ichilo, le Chaparé, l'Isiboro, le Sécuré, l'Apere, le Rapulo et le Yacuma (2). D'autres cours d'eau, moins nombreux, prennent naissance, comme le Tijamuchi, dans la plaine. Au nord du rio Yacuma, de vastes dépressions marquent ce qui était sans doute une ancienne voie de passage du rio Béni (PLAFKER, 1964). Elles sont couvertes en grande partie par des marécages et de grands lacs plats (Rogagua, Huatunas, Rogoaguado) et sont drainées vers le nord par le rio Yata.

Sur sa rive droite, le Mamoré ne reçoit qu'un affluent d'importance naissant dans la plaine, le rio Ibaré. La partie nord-orientale des Llanos dépend du bassin du Guaporé (rio Machupo, rio Itonamas). Cependant, au nord de Trinidad, les bassins du Mamoré et du Guaporé sont mal définis : aux hautes eaux on peut passer en bateau directement de l'un à l'autre à travers la pampa. La région entre l'Itonamas et le rio Baures est une zone de transition entre les Llanos de Mojos et les plaines basses alluvionnaires du bouclier brésilien, très peu connues.

Finalement, on a affaire à un ensemble très varié de cours d'eau plus ou moins influencés, selon la répartition des différentes zones qui composent leurs bassins versants, par les Andes ou par le bouclier brésilien, et plus ou moins régularisés par les lacs, marécages et zones d'inondation avec lesquels ils communiquent.

Une fois parvenus dans la plaine, tous ces cours d'eau ont une pente extrêmement faible et un cours très sinueux. Le Mamoré, par exemple, a un coefficient de sinuosité (rapport de la longueur du lit à celle du segment de droite correspondant) de 1,95. Sa pente est de 0,06 ‰. En outre, aucun obstacle

(2) Les cours d'eau changent souvent de nom tout au long de leurs cours. Les noms indiqués sont ceux des biefs terminaux.

TABLEAU II

Paramètres d'inondation du Mamoré à Trinidad d'après les niveaux observés à l'échelle de crue de Puerto-Ganadero (Phicab et observation des auteurs)

The Mamoré flood parameters as measured in Trinidad on the gauge of Puerto Ganadero (data from PHICAB and from the authors)

Paramètre	ANNÉE OU PÉRIODE							
	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1981-1987
P.d.	27/1- 24/4	17/12- 10/5	8/12- 25/6	18/1- 22/5	22/11- 28/5	20/1- 11/6	30/12- 9/4	
D.d.	90	144	199	126	188	143	99	141,3
T.H.E.	37	91	0	92	143	0	37	57
H.M.E.	1,58	2,03	1,08	2,18	2,45	0,96	1,47	1,68
I	142	292	215	275	461	137	146	238
\bar{I}	0,60	1,23	0,90	1,16	1,94	0,58	0,61	

P.d., période de débordement (niveau ≥ 750 cm); D.d., durée des débordements en jours; T.H.E., durée de la période de très hautes eaux (niveau ≥ 950 cm); H.M.E., hauteur moyenne excédentaire en mètre(s); I, importance de l'inondation ($D.d. \times H.M.E.$); \bar{I} , importance moyenne de l'inondation.

P.d., overflowing period (level ≥ 750 cm); D.d., overflowing duration in days; T.H.E., duration of very high waters period (level ≥ 950 cm); H.M.E., mean excess height in meters; I, overflowing size ($D.d. \times H.M.E.$); \bar{I} , mean overflowing size.

important ne s'oppose aux divagations du fleuve. C'est un cas typique de lit à fond mobile, selon l'expression de TRICART (1977), c'est-à-dire de lit dont la géométrie se modifie rapidement, laissant de part et d'autre de nombreux méandres abandonnés.

2.2. Les régimes fluviaux

Les cours d'eau de l'Amazonie bolivienne sont étudiés depuis quelques années par les hydrologues du projet franco-bolivien Phicab dont nous utilisons certains résultats (ABASTO *et al.*, 1985; ROCHE *et al.*, 1986; BOURGES *et al.*, 1987; ROCHE et FERNANDEZ, 1987) complétés parfois par nos propres observations.

2.2.1. LE RÉGIME DU MAMORÉ À TRINIDAD

Les niveaux du Mamoré à l'échelle de crue de Puerto Ganadero, situé sur le fleuve à la latitude de Trinidad, sont indiqués en centimètre, pour les années 1981-1987 dans le tableau II et sont illustrés dans la figure 2. En l'absence de données pour les six premiers mois de 1986, nous avons évalué les niveaux pour cette période grâce à certains repères sur le terrain (coupures de route, ouvertures de chenaux). À partir de juillet 1986, les observations ont repris grâce à une autre échelle établie à Puerto Varador à quelques kilomètres en amont de la première.

Le cycle annuel du Mamoré peut être divisé en quatre phases : les basses eaux en août, septembre et octobre; la crue en novembre et décembre; les hautes eaux de janvier à avril; la décrue de mai à juillet. Naturellement, il s'agit de données moyennes susceptibles de fortes variations d'une année à l'autre.

L'étiage

Le niveau moyen mensuel est le plus faible en général en septembre (4 fois sur 6). Le minimum absolu a eu lieu, selon les années, entre le 28 juillet et le 14 octobre.

Pendant l'étiage, le niveau du fleuve varie fréquemment et fortement en raison des pluies abondantes et soudaines qui peuvent s'abattre dans les Andes, même en saison sèche, dans l'un ou l'autre des différents sous-bassins. Ces crues éclair peuvent entraîner une élévation de niveau de 1 mètre en un jour, et de 2,5 mètres en 3 jours. Le niveau retombe aussi rapidement qu'il est monté.

Il y a aussi de fortes fluctuations annuelles : le niveau moyen pendant le mois de plus faible débit a varié entre 65 cm (septembre 1984) et 310 cm (août 1986). Cette différence de 2,5 m est très importante par rapport à la profondeur moyenne du fleuve qui n'est alors que de quelques mètres. Le volume fluvial de refuge pour les animaux aquatiques en saison sèche est donc très variable au cours d'un étiage, et d'un étiage à l'autre.

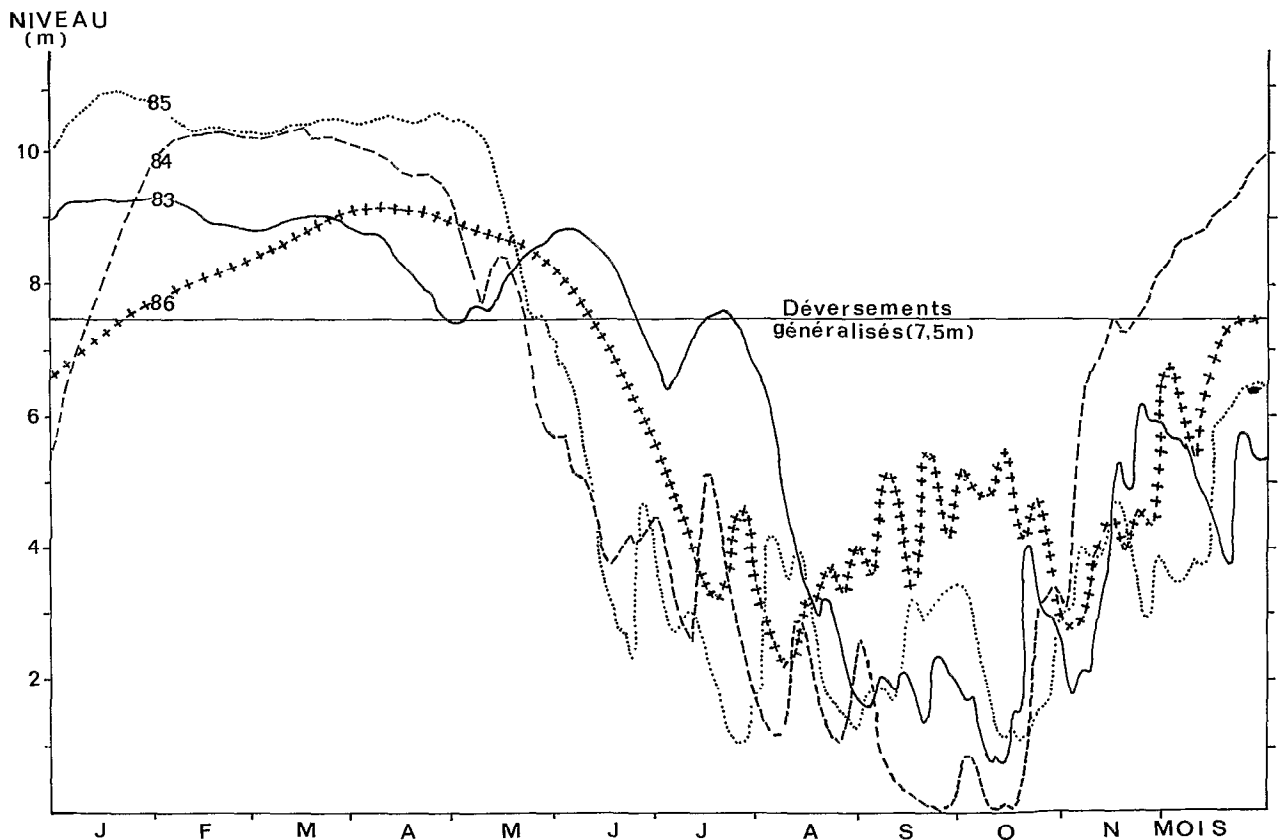


FIG. 2. — Niveaux du rio Mamoré à Puerto Ganadero au cours des années 1983-1986.
Mamoré water levels at Puerto Ganadero during the years 1983-1986.

Il n'y a pas eu, semble-t-il, de jaugeage à Puerto Ganadero, mais d'après ceux faits plus en aval à Puerto Siles, les débits les plus faibles (0 de l'échelle de crue) sont de l'ordre de 600 m³/s.

La crue et les hautes eaux

La crue de novembre-décembre est souvent très irrégulière avec des arrêts et des retraits des eaux parfois très importants. En 1983 par exemple, le fleuve a baissé de 2,5 mètres entre le 25 novembre et le 21 décembre, donc en pleine période théorique de crue. La montée des eaux peut aussi être puissante et régulière comme en 1982 et en 1984. En moyenne, le fleuve s'élève de 4 mètres en 2 mois.

D'après nos observations sur le terrain, le fleuve remplit entièrement son lit au niveau 750, niveau atteint entre la fin novembre et la fin janvier selon les années. Les déversements généralisés commencent alors, d'abord par les échancrures du bourrelet de berge, puis au-dessus, partout où ces berges sont

un peu moins élevées : c'est le début de la grande inondation qui va recouvrir tout le paysage.

La période pendant laquelle le fleuve dépasse le niveau 750, ou période de débordement, ne coïncide pas avec la période d'inondation, mais elle peut être prise, faute de mieux, comme un indice de cette dernière. La durée des déversements qui en résulte doit être complétée, pour avoir une meilleure idée de l'importance de l'inondation, par la hauteur moyenne excédentaire H.M.E. (tabl. II) définie comme la différence moyenne qui existe, pendant la période de débordement, entre le niveau du fleuve et le niveau 750. L'importance de l'inondation I — notion évidemment un peu vague, mais il ne peut en être autrement avec les données disponibles — sera finalement évaluée par le produit de la durée des déversements par la hauteur moyenne excédentaire. Il s'agit simplement de la surface des courbes de crue au-dessus de l'ordonnée 750.

Là encore, les variations sont très fortes. Le fleuve

déborde en moyenne pendant 141 jours par an avec des extrêmes allant de 90 à 188 jours. La hauteur moyenne excédentaire s'étage de 0,96 à 2,45 mètres et finalement l'importance de l'inondation I s'exprime par des nombres variant de 137 (1986) à 461 (1985), soit un rapport de 1 à 3,4.

Un débit de 8010 m³/s (niveau de l'échelle 1001 cm) a été mesuré le 26.2.1987 (Cepima, projet de coopération belgo-bolivien). Pour un tel niveau, ce débit n'a qu'une signification limitée en raison des innombrables déversements qui se produisent sur les deux rives et qui se mêlent aux eaux de pluie. Dans la pampa, une immense nappe s'écoule lentement vers le nord.

La décrue peut se faire selon différentes modalités dont les années 1985 et 1983 représentent les types extrêmes. En 1985, la décrue a été régulière et rapide durant les trois mois de mai, juin et juillet. Le niveau du fleuve a baissé de 9,5 mètres. Il y a eu une seule interruption de ce mouvement par une crue éclair de quelques jours fin juin. 1983 est l'année la plus atypique : la décrue s'est amorcée en avril, mais elle a été interrompue par deux fortes crues secondaires de sorte que le niveau est resté élevé jusqu'en juillet.

Finalement, chaque année présente sa physiologie hydrologique particulière dont les conséquences sur la vie animale devront être examinés cas par cas avant toute généralisation actuellement encore impossible étant donné le petit nombre d'années d'observations.

2.2.2. LE RÉGIME DU MAMORÉ

Le Mamoré à Guayaramerin est un grand fleuve comparable à la Volga par son débit moyen de 8500 m³/s. L'observation des débits sur la période 1971-1986 confirme que les années 1982-1986 ont été très pluvieuses. Par rapport à Trinidad, les courbes de crue sont décalées de un mois aux plus basses eaux (septembre-octobre au lieu d'août-septembre) et de deux mois aux plus hautes eaux (avril-mai au lieu de février-mars). Les débits moyens mensuels varient de 2200 m³/s en septembre-octobre à 16000 m³/s en avril-mai. L'influence des crues éclair est très amortie.

2.2.3. LES RÉGIMES DES AUTRES COURS D'EAU

Ces régimes sont encore très peu connus. Deux faits importants peuvent cependant être signalés : dans toute la région, la répartition chronologique des pluies est à peu près la même de sorte que tous les cycles hydrologiques sont en phase ; les pluies sont beaucoup plus abondantes sur les parties andines des bassins de l'Ichilo, du Chaparé et du Sécure que sur le reste des Andes ou sur les Llanos. Il s'ensuit que la montée du Mamoré, formé en grande partie par ces trois cours d'eau, est plus rapide et plus forte que

celle des autres affluents. Leurs eaux sont en partie bloquées par celles du Mamoré et se répandent dans la plaine. L'Ibaré, près de Trinidad, peut même couler vers l'amont.

2.3. L'inondation saisonnière

À partir de la fin du mois de décembre en général, un ensemble de causes conduit au recouvrement de la plus grande partie des Llanos de Mojos par une nappe d'eau provenant à la fois des cours d'eau andins en crue et des pluies locales. Certaines de ces causes sont morphologiques : étroitesse du passage que le Madeira doit emprunter à travers le bouclier brésilien ; faiblesse de la pente ; section du lit des cours d'eau insuffisante par rapport au volume à évacuer ; paysage sans obstacle en léger contrebas par rapport au bourrelet des berges. D'autres sont hydrologiques : abondance des pluies ; nappe phréatique très près de la surface ; blocage des affluents par le Mamoré. On peut ajouter une cause anthropique récente : la construction en digue d'une route orientée est-ouest de Trinidad à San Borja, constituant un frein supplémentaire à l'écoulement des eaux.

La surface couverte par les eaux est énorme. Cependant, aucune étude précise n'a été faite et on ne peut donner que des ordres de grandeur.

Parcourant cette région au début des années 1880, le colonel Church indiquait déjà l'existence d'une zone de 40000 miles carrés (103600 km²) inondée pendant 3 mois par une nappe de 0,6 à 1,5 m (HEATH, 1883). Récemment, DENEVAN (1980) a estimé la superficie couverte par les eaux au maximum de la crue à 100000 km² en année normale, 130000 à 150000 km² en année exceptionnelle. Presque toute la zone de savane et une partie des zones boisées sont alors submergées.

Nous ne pouvons que confirmer ces ordres de grandeur en ajoutant que ce qui paraissait exceptionnel à DENEVAN — 10 années de forte inondation sur 165 selon cet auteur — est devenu habituel depuis 1980. Au niveau 950 cm de l'échelle de Puerto Ganadero, atteint en moyenne pendant deux mois par an (T.H.E., tabl. II) il y a deux à trois mètres d'eau dans de nombreuses zones de la forêt-galerie du Mamoré. Les alentours de Trinidad disparaissent totalement sous les eaux. En allant par avion vers le nord, on n'observe qu'un immense lac jusqu'à parallèle 12 °S environ.

La chronologie de l'inondation est indiquée avec un certain décalage par la période des débordements (tabl. II) mais l'inondation dure plus longtemps que ces derniers. Les Llanos semblent se remplir plus vite qu'ils ne se vident. De vastes dépressions marécageuses, lieux de rendez-vous des oiseaux

piscivores, subsistent jusqu'en juin ou juillet. Il s'agit en somme d'une des plaines d'inondation les plus importantes du monde à la fois par la superficie couverte et par la durée de l'inondation. Elle est comparable au « Gran Pantanal » du Paraguay, ou à l'ensemble des varzeas de l'Amazonie centrale estimé globalement à 1 ou 2 % de la superficie totale, soit environ 100 000 km² (SIOLI, 1975), ou encore au Sudd du Nil dans le Soudan méridional. Elle dépasse nettement, selon les données rassemblées par WELCOMME (1979), les zones inondées des Llanos de l'Orénoque (70 000 km²) ou celles du réseau fluvial Chari-Logone en Afrique (63 000 km²).

2.4. Physico-chimie des eaux

Elle s'explique par l'existence dans les Llanos de Mojos de deux types d'eau : les eaux « blanches », apportées par les cours d'eau andins, et les eaux « noires » se formant dans la plaine à partir des pluies locales. Ces deux types d'eau (SIOLI, 1964 et 1968) évoluent ensuite de plusieurs façons selon les circonstances de leur séjour dans les Llanos.

2.4.1. LES EAUX BLANCHES

Ce sont des eaux assez minéralisées et fortement chargées de matières en suspension qui renvoient la lumière, d'où leur nom. Elles se forment dans les Andes par l'action des précipitations sur les sols ou les roches qu'elles rencontrent. À l'arrivée dans la plaine amazonienne, ces eaux sont toujours très troubles, étant donné la vitesse du courant, et de conductivité très variée mais toujours notable : 595 $\mu\text{S}/\text{cm}$ à 25 °C (465 mg/l) pour le rio Grande, le plus salé de tous ; 173 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (129 mg/l) pour le Chaparé à sa naissance à Villa Tunari ; 50 à 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$ pour les autres bassins andins encore mal connus (ROCHE *et al.*, 1986).

Ces eaux se mêlent entre elles et aux apports locaux pour donner aux eaux du Mamoré dans la région de Trinidad les caractéristiques suivantes (ROCHE *et al.*, 1986 ; CORBIN *et al.*, 1988) :

— eaux très limoneuses, marron clair. Le disque de Secchi disparaît à 9 cm en moyenne (extrêmes, 3 et 15 cm), ce qui correspond à 300 mg/l de matières en suspension ;

— eaux chaudes : températures en surface variant entre 24,4 °C à la saison fraîche (mai à août) et 27,4 à la saison chaude (janvier à avril). Cependant, en hiver, la température peut s'abaisser durant de courtes périodes en dessous de 20 °C sous l'effet des fronts froids ;

— pH pratiquement neutre, peu variable de 6,78 à 7,13 ;

— pourcentage de saturation en oxygène variant autour de 80 % en eaux basses et moyennes, pouvant s'abaisser sensiblement aux hautes eaux (46 % pour 3 mesures seulement) ;

— conductivité fluctuant entre un maximum de septembre (174 $\mu\text{S}/\text{cm}$ à 25 °C pour 129 mg/l) et un minimum de janvier-février pendant la première partie des hautes eaux (118 $\mu\text{S}/\text{cm}$ et 85 mg/l). La moyenne annuelle s'établit à 139 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (101 mg/l) ;

— composition chimique de type bicarbonaté-calciq. Les proportions en poids des principaux ions sont : CO_3H^- , 51 % ; SO_4^{--} , 21 % ; Ca^{++} , 12 % ; Mg^{++} , 5 % ; Na^+ , 4,9 %.

En continuant sa course vers le nord, le Mamoré reçoit différents affluents de conductivité plus faible que la sienne, en particulier le Guaporé (34 μS et 18 mg/l), de sorte que finalement, avant de rencontrer le Béni pour former le Madera, sa conductivité n'est plus que de 85 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (58 mg/l), très proche de celle du Béni (88 $\mu\text{S}/\text{cm}$ et 61 mg/l). Il y a donc un net gradient décroissant de conductivité et de salinité depuis les Andes jusqu'à la naissance du Madera.

Les eaux du Mamoré à Trinidad se rattachent incontestablement aux eaux blanches, expression utilisée depuis plusieurs dizaines d'années pour décrire les eaux de nombreux cours d'eau d'Amazonie centrale, en particulier le Solimões et l'Amazone. Cependant, elles présentent avec ces dernières plusieurs différences importantes :

— le Mamoré à Trinidad est beaucoup plus chargé de matières en suspension que l'Amazone : disque de Secchi disparaissant entre 3 et 15 cm au lieu de 25-40 cm (DAY et DAVIES, 1986). Il s'agit du type le plus extrême d'eaux blanches ;

— ses eaux sont un peu moins chaudes : 26 °C contre 29 °C ;

— et surtout, la salinité totale moyenne est deux fois plus élevée : 101 mg/l au lieu de 53. Cette dernière différence est importante, car elle correspond à des eaux potentiellement beaucoup plus productives que les eaux pauvres en électrolytes de l'Amazonie centrale.

Si l'on sort du bassin amazonien, le Mamoré à Trinidad est également plus chargé de matières en suspension, et de conductivité et de pH plus élevés que l'Orénoque moyen (WEIBEZAHN, 1990) ou que la plupart des grands fleuves africains (WELCOMME, 1979). Cependant, dans le Mamoré, les matières en suspension sont en excès et empêchent le développement du phytoplancton. L'avantage indiqué ne peut jouer que si une partie au moins des matières en suspension peut se déposer. C'est ce qui se produit dans les nombreux bras intermittents ou abandonnés qui jalonnent le lit du fleuve, et dont les caractéristiques seront indiquées plus loin.

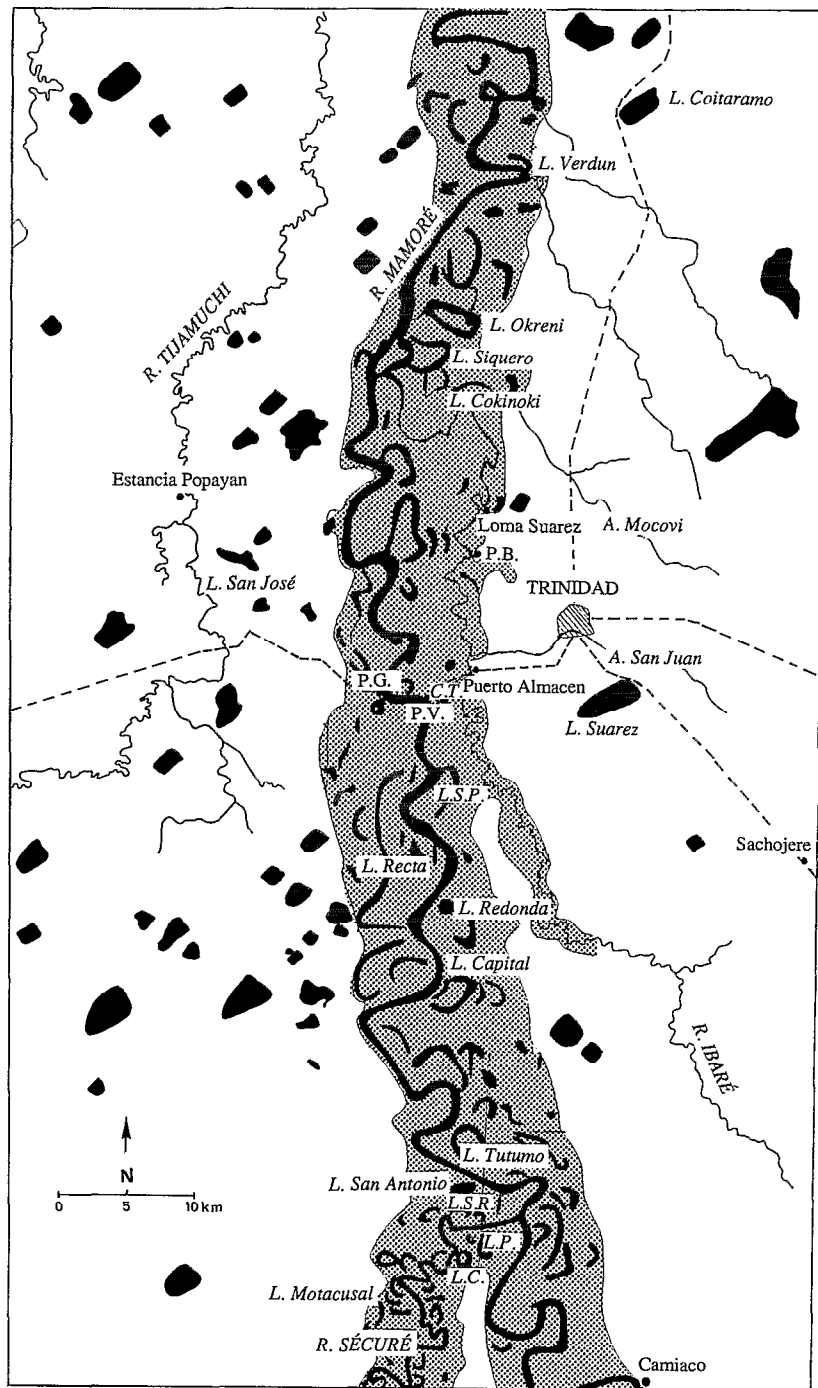


FIG. 3 — Les milieux aquatiques permanents de la région de Trinidad.

The permanent aquatic environments of the Trinidad region.

Noms de villages ou de lieux, du nord au sud — *Names of the villages or places, from north to south* : P.B., Puerto Ballivian; P.G., Puerto Ganadero; P.V., Puerto Varador; L.S.P., Laguna San Pedro; L.S.R., Laguna Santa Rosa; L.P., Laguna de los Peroques; L.C., Laguna Camacho.

Autres abréviations — *Others abbreviations* : A, Arroyo; C.T., Corte Toribio; L, Laguna; R, Rio.

Signes — *Signs* : ———, limites des forêts-galeries du Mamoré et du Sécure — *Boundaries of the Mamoré and Sécure riparian forest*; ———, route ou chemin — *Road or path*.

2.4.2. LES EAUX NOIRES

Le type le plus pur semble être rencontré lors des hautes eaux dans les pampas de la région de Trinidad et dans les cours d'eau qui les drainent, comme le rio Tijamuchi, hors de toute influence des cours d'eau andins :

— eaux limpides, légèrement teintées de brun quand on les observe par transparence. Le disque de Secchi disparaît vers 150 cm. Ces eaux ne sont pas noires en elles-mêmes mais ne réfléchissent pas la lumière, non plus que le sol qu'elles recouvrent ;

— eaux acides, pH variant entre 5,7 et 6,2 ;

— conductivité très faible, 15 à 25 $\mu\text{S}/\text{cm}$;

— composition encore peu connue, de type bicarbonaté-sodique. Le calcium était indétectable dans les quelques mesures effectuées.

Ces eaux évoluent sur place ou se mélangent aux eaux blanches, ce qui conduit toujours à une augmentation de la conductivité et de la turbidité (cf. paragr. 3). Même dans leur forme la plus pure, elles offrent des conditions moins extrêmes que les eaux noires d'Amazonie centrale, encore plus acides (pH 3,8-5,2), encore plus pauvres en électrolytes (autour de 10 $\mu\text{S}/\text{cm}$) et avec des teneurs en calcium souvent aussi indétectables (DAY et DAVIES, 1986).

3. LES PRINCIPAUX MILIEUX AQUATIQUES DE LA RÉGION DE TRINIDAD

La région de Trinidad ne constitue pas une région géographiquement bien définie. Par cette expression, nous entendons simplement la zone entourant Trinidad où nous avons travaillé, c'est-à-dire le Mamoré et les milieux adjacents sur une centaine de kilomètres du nord au sud, et sur une quarantaine de kilomètres de l'ouest à l'est (fig. 3).

3.1. Les milieux lotiques

Ces milieux comprennent, dans la région de Trinidad, le fleuve Mamoré, axe central majeur du système ; la partie terminale du rio Sécuré ; deux rivières de plaine de taille moyenne, l'Ibaré et le Tijamuchi, et de très nombreux arroyos (petits cours d'eau intermittents) drainant la plaine ou la forêt-galerie à la dérive, ou servant d'effluent-affluent aux différentes collections d'eau.

3.1.1. LE MAMORÉ

L'évolution générale du fleuve au cours des saisons a été décrite, en raison de son importance, dans le paragraphe 2. Nous ferons seulement quelques remarques supplémentaires sur le fleuve et ses principaux biotopes.

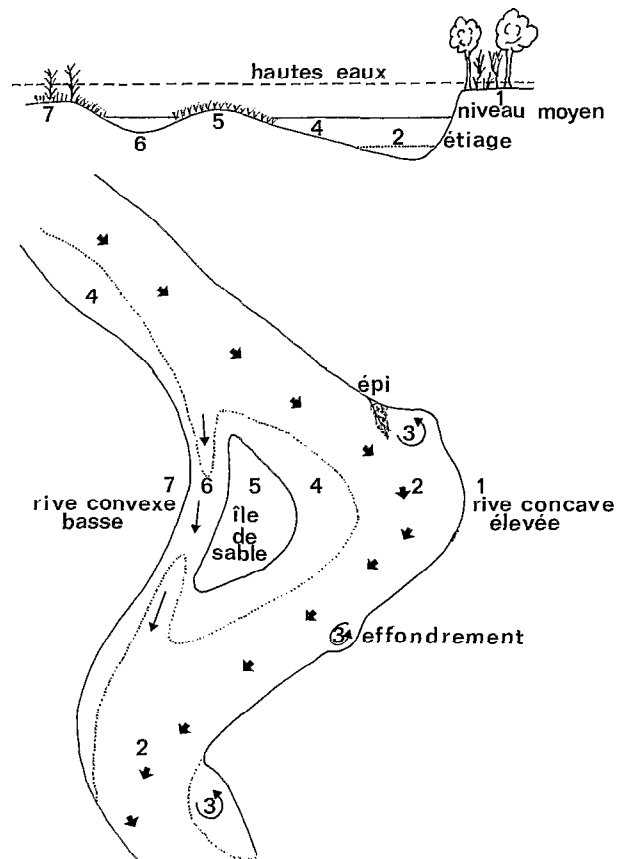


FIG. 4. — Les principaux biotopes du Mamoré.
The Mamoré main biotopes.

Le lit du fleuve est limité par les bourrelets des berges distants de 400 à 600 mètres. La profondeur moyenne aux hautes eaux est d'une dizaine de mètres, la profondeur maximale de 15 à 21 m selon les endroits. La variation annuelle du niveau de l'eau est en moyenne de 9 mètres (7 à 10,4 m). Pour la période 1981-1987, l'écart entre le minimum et le maximum est de 11 mètres. Le débit varie de 1 à 10 environ entre l'étiage et les hautes eaux. Ces quelques données montrent quelle est l'instabilité des biotopes et les profonds changements auxquels ils sont soumis. Nous tenterons néanmoins une partition du lit du fleuve entre les principaux biotopes schématisés dans la figure 4 pour un niveau d'eau moyen.

La rive concave porte une forêt dense aux arbres élevés, inondée seulement aux plus hautes eaux (biotope n° 1 de la fig. 4), et plonge dans le courant principal du fleuve (n° 2). Il s'agit du biotope le plus défavorable à la vie animale en raison de la turbidité

toujours très élevée (paragr. 2) et de la vitesse du courant. Pour des débits de 3 000 à 4 000 m³/s, celle-ci est de 2,6 à 3,6 km/h. Aux hautes eaux, une vitesse moyenne de 5 km/h a été mesurée pour un débit de 8 000 m³/s. La turbidité est un peu moins forte en période de décrue ou aux basses eaux, mais reste néanmoins très élevée (CORBIN *et al.*, 1988). Autrefois, selon les pêcheurs, le fleuve à l'étiage présentait des eaux claires. La charge solide du fleuve s'est probablement considérablement accrue par suite de la déforestation dans les Andes, en particulier dans la région du Chaparé. Au retrait des eaux, tout le paysage est couvert d'une boue fine.

Différents accidents freinent la force du courant ou même provoquent la formation d'un contre-courant le long des rives, offrant ainsi des zones d'abri à la vie animale (n° 3). Par endroits, la rive concave s'est effondrée, les grands arbres ont basculé et ont formé un épi naturel, appelé localement *palizada*, entraînant lui-même la création d'une « niche de tourbillonnement » (TRICART, 1977). D'autres zones d'abri, souvent tourbillonnaires, se constituent dans les échancrures des rives (effondrement, débouché d'un arroyo) ou à l'abri d'une pointe de la rive.

De l'autre côté du courant principal, vers la rive convexe, le courant perd sa force et sédimente. Il se forme de longues plages (n° 4), relativement peu profondes, encombrées d'arbres déposés par le fleuve, montant en pente douce vers un îlot (n° 5). Ce dernier peut se couvrir d'une végétation basse si l'assec est suffisamment long. Un bras secondaire (n° 6), généralement intermittent, sépare l'îlot de la rive convexe (n° 7), souvent moins élevée que la rive concave, et portant une végétation arbustive résistante aux inondations, à saules prédominants. Enfin, l'interface terre-eau offre de nombreux microbiotopes (n° 8, non figuré) favorables aux organismes de petite taille, surtout lorsque la végétation peut s'installer.

Tous ces biotopes évoluent sans arrêt ou même changent complètement de nature en fonction des variations fréquentes et souvent rapides du niveau de l'eau et de la vitesse du courant. Les autres facteurs (température, conductivité, turbidité, composition chimique des eaux, etc.) paraissent beaucoup plus stables ou de moindre importance. L'étude précise de ces évolutions et de leurs conséquences sur la vie animale, en particulier sur les poissons, reste à faire.

Le rio Securé présente les mêmes caractéristiques que le Mamoré. En particulier tout son haut bassin se trouve situé dans la zone andine de plus forte pluviosité (fig. 1). En décembre 1986, sa conductivité moyenne était de 75 μ S/cm. Son débit moyen annuel a été évalué à 570 m³/s (ROCHE *et al.*, 1986).

3.1.2. LE RIO TIJAMUCHI

Cette rivière prend naissance dans les Llanos à une centaine de kilomètres dans l'ouest-sud-ouest de Trinidad. Elle est très sinueuse mais n'a pas assez de force, ni de charge solide pour créer de nombreux méandres abandonnés comme les rivières andines. Elle est bordée d'une forêt-galerie très étroite. Elle se rapproche du Mamoré à la hauteur de Trinidad, mais en reste suffisamment éloignée — une douzaine de kilomètres — pour ne jamais être atteinte par ses débordements. Il s'agit donc du type le plus pur de rivière de plaine aux eaux noires.

Elle n'a pu être étudiée qu'une seule fois aux hautes eaux le 9.3.1987 pour un niveau d'eau de l'échelle du Mamoré de 974 cm. Aux caractéristiques indiquées dans le tableau III s'ajoutent une température constante de 0 à 5 m de profondeur, égale à 30,2 °C, et un important déficit de saturation en oxygène (20-23 %) également stable avec la profondeur. En saison sèche, la rivière peut se réduire à un filet d'eau.

3.1.3. L'ARROYO MOCOVI

Bien qu'il porte sur les cartes le nom de rio, il s'agit plutôt d'un arroyo, car il peut s'arrêter de couler en saison sèche. Il draine une zone de savane située immédiatement au nord de Trinidad, puis il pénètre dans la forêt-galerie du Mamoré où il rejoint une série de lacs de méandre constituant le complexe de Siquero.

Comme pour le rio Tijamuchi, la conductivité est très faible et le pH bas, sans variations saisonnières perceptibles (tabl. III). À signaler toutefois, aux très hautes eaux (niveau 1006), une valeur élevée de la conductivité (79 μ S/cm) indiquant peut-être une pénétration des eaux du Mamoré jusqu'au lieu des observations (intersection de la piste et de l'arroyo).

La transparence mesurée au disque de Secchi est par contre beaucoup plus variable et moins élevée que celle du Tijamuchi. Aux basses eaux, lorsque la profondeur est faible (0,4-2,5 m), elle reste comprise entre 4 et 15 cm. Cela peut être dû, au moins en partie, à la remise en suspension des sédiments par le vent, le courant, les animaux. Cependant, même aux hautes eaux, cette transparence reste assez faible (25 à 72 cm), ce qui ne paraît pas explicable avec les données disponibles.

Il y a toujours un déficit de saturation en oxygène, très fort aux hautes eaux de la surface au fond (15 % à 30 %), modéré en eaux basses ou moyennes (55 à 87 %). Enfin, la vitesse du courant est presque toujours faible ou très faible, inférieure à 2 km/h.

Deux autres arroyos, internes à la forêt-galerie du Mamoré, montrent, selon les étapes de la crue et du retrait des eaux, des caractéristiques variables entre celles des eaux blanches et celles des eaux noires.

TABLEAU III

Principales caractéristiques physico-chimiques de quelques cours d'eau de la région de Trinidad d'après CORBIN (*comm. pers.*), CORBIN *et al.* (1988), ROCHE *et al.* (1986)
Environmental characteristics of some rivers in the region of Trinidad

NOM DU COURS D'EAU	<i>Tijamuchi</i> (1)	<i>Mocovi</i>	<i>Ibaré</i>	<i>Mamoré</i>
Largeur (m) (hautes eaux)	40	10	60-100	400-600
Profondeur (m) (hautes eaux)	12	6	11	15-21
Transparence (cm) (disque à Secchi)	150	22(4-72)	17(15-24)	9(3-15)
Conductivité ($\mu\text{S}/\text{cm}$ à 20°C)	23	32 (23-79)	59 (30-138)	139 (87-260)
pH	5,75	5,9 (5,3-6,4)	6,5 (5,8-7,4)	6,9 (6,8-7,1)
% saturation en oxygène (2)	23	56 (15-87)	60(24-115)	66(34-85)
Couleur de l'eau <i>in situ</i>	noir	variable (marron à noir)	variable (marron à noir)	marron clair

(1) Une seule série de mesures aux hautes eaux.

(2) Mesures faites entre 9 h 00 et 17 h 00.

(1) Only one set of measurements at high waters.

(2) Measurements were made between 9 a.m. and 17 p.m.

3.1.4. LE RIO IBARÉ

Cette grande rivière se forme dans les Llanos à 150 km environ au sud-est de Trinidad. Dans sa partie terminale près de Trinidad, elle longe le Mamoré à quelques kilomètres de distance et communique avec lui par l'intermédiaire de plusieurs arroyos, parfois appelés *corte* lorsqu'ils permettent de raccourcir les durées de navigation. Le plus important est le corte Toribio (C.T., fig. 3) qui relie les deux cours d'eau à partir du niveau d'eau 750 cm environ. Les forêts-galeries du Mamoré et de l'Ibaré sont coalescentes à partir du lac de San Pedro (L.S.P.).

Les variations des caractéristiques physico-chimiques du bas Ibaré sont complexes et ne peuvent être comprises qu'à travers une connaissance détaillée des événements antérieurs récents. Par exemple, le 10 septembre 1986, sa conductivité était de 138 $\mu\text{S}/\text{cm}$, nettement supérieure à celle du Mamoré

(98 $\mu\text{S}/\text{cm}$) qui ne pouvait donc pas être à l'origine de ce pic de conductivité. Ce dernier avait probablement pour cause les fortes pluies d'août 1986 (230 mm) qui ont lessivé les terrains restés à l'air libre depuis au moins 2 mois et soumis à l'action des feux de brousse. Un mois plus tard, le 14 octobre, pour un niveau des eaux très semblable, la conductivité de l'Ibaré est très basse, 30 $\mu\text{S}/\text{cm}$, l'effet de lessivage après l'étiage ayant disparu. CORBIN *et al.*, 1988, signalent un autre pic de conductivité à l'étiage d'août 1987, dû cette fois à une crue éclair du Mamoré dont les eaux ont pénétré dans l'Ibaré par son embouchure.

À partir du niveau 750 cm, les eaux de l'Ibaré se mélangent aux eaux du Mamoré qui affluent par les arroyos et cortes, et finalement directement à travers la forêt inondée. Les eaux du bas Ibaré acquièrent alors une composition et des caractéristiques intermédiaires.

3.2. Les milieux lenticques

Au Béni, les collections d'eau stagnante sont appelées *lagunas* si elles comportent des eaux libres, et *curiches* si elles sont recouvertes en grande partie par des végétaux aquatiques ou amphibiens. Le mot *laguna* ne peut se traduire en français par lagune qui évoque un lac peu profond ou un étang, généralement saumâtre, communiquant avec la mer, ni par lagon comme le proposent DAVIES et GASSE (1987), car ce terme désigne un plan d'eau marin abrité par un récif corallien. Ces collections d'eau, permanentes ou temporaires, peuvent être divisées en lac, étang, marais et marécage selon la proportion de la surface du plan d'eau occupée par la végétation. Cette proportion est faible pour un lac, moyenne pour un étang, élevée pour un marais et proche de 100 % pour un marécage. Il s'ensuit que la profondeur d'un lac peut être quelconque — comme on peut le constater dans la littérature (lac Balaton et lac Baïkal par exemple) — tandis qu'un marais ou un marécage ne peut être que de faible profondeur.

Au début de la décrue, une partie des eaux couvrant les Llanos arrive à s'écouler par les innombrables rivières et arroyos qui drainent la plaine de façon très imparfaite. L'autre partie se trouve bloquée par les nombreux seuils et forme alors de vastes étendues peu profondes qui évoluent sur place, souvent jusqu'à l'assèchement. Malgré leur importance évidente (superficie considérable) ces milieux temporaires n'ont pas encore été étudiés, de même que les étangs, marais et marécages permanents. Il ne sera question ici que des lacs permanents même s'ils sont soumis à de très fortes variations de surface et de volume qui peuvent les réduire à peu de chose et en changer complètement les caractéristiques.

3.2.1. LES BRAS MORTS OU LÔNES

Un cours d'eau de plaine peut changer de lit soit en abandonnant un bras secondaire obstrué peu à peu par les sédiments et les débris végétaux, soit en coupant l'un de ses méandres, processus décrit pour l'Amazone par TRICART (1977). Le premier phénomène aboutit à la formation d'un lac de chenal abandonné, relativement rectiligne, dont il existe peu d'exemplaires dans la région de Trinidad (Laguna Recta, fig. 3). Les recoupements de méandre ont été et sont par contre très nombreux tout le long du Sécure et du Mamoré et aboutissent à la formation de lacs de méandre, encore appelés méandres abandonnés, lac en croissant, lac en fer à cheval. Ces lacs constituent le type de milieu aquatique le plus important pour la région de Trinidad étant donné leur nombre et leur richesse.

Morphologie, hydrologie

La forêt-galerie du Mamoré dans la région de Trinidad renferme sur une centaine de kilomètres une soixantaine de lacs de méandre à différents stades d'évolution. Les plus récents sont les plus proches du Mamoré, les plus grands et les plus profonds. Plusieurs d'entre eux peuvent former une chaîne communiquant par des arroyos et traversant entièrement la forêt-galerie, mais on n'en trouve pas à l'extérieur de cette forêt (fig. 3).

Leur superficie est comprise entre 0,4 et 3,5 km² en eaux moyennes. Leur superficie totale pour la région de Trinidad est d'environ 100 km²; elle est approximativement égale à celle délimitée par le lit du fleuve. Des plus basses eaux aux plus hautes eaux, les surfaces en eau, tous milieux confondus, varient entre 100 et 1 000 km² pour une superficie totale de forêt-galerie égale à 1 200 km².

Pour une quinzaine d'entre eux les profondeurs de la zone centrale sont comprises entre 4 et 13 mètres. Aux basses eaux certains sont réduits à des mares ne dépassant pas un mètre de profondeur (lac Cokinoki) tandis que d'autres gardent encore 4 à 5 mètres d'eau (lac Okreni).

Leurs connections avec le Mamoré ou avec les rivières de plaine, et les échanges d'eau qui en résultent, se font selon des modalités variables et complexes qu'il serait très important d'étudier de façon précise et détaillée pour tenter de mettre en évidence les processus de production dominants ou d'expliquer les mouvements des animaux aquatiques. Certains lacs sont en communication fréquente et prolongée avec le fleuve, comme le lac Okreni : des entrées d'eau peuvent se produire, même en pleine saison sèche, grâce à une crue éclair. D'autres méandres abandonnés situés en bordure de la forêt-galerie ne sont touchés qu'aux hautes eaux par les eaux blanches et subissent par contre des arrivées importantes d'eaux noires de la pampa (lac Cokinoki). Sous le nom de lac de méandre, on trouve donc toute une série de milieux assez différents et de productivité probablement très variée.

Physico-chimie

On trouvera dans le tableau IV un exemple de ces différences d'après les données publiées par CORBIN *et al.* (1988). Il s'agit de moyennes obtenues d'après des mesures faites au large en deux points différents au cours de sorties de deux à trois jours.

Le lac Okreni est un lac de méandre profond, grand (3,4 km²), en communication facile et directe avec le fleuve. L'excessive turbidité du Mamoré est ramenée à un degré acceptable (transparence de 18 à 52 cm), sauf en janvier au plus fort de la poussée de la crue. Le phytoplancton peut se développer, comme le montre la coloration souvent verdâtre de

TABLEAU IV

Variations saisonnières de quelques caractéristiques physico-chimiques des lacs Okreni (I) et Cokinoki (II) d'après CORBIN (*comm. pers.*) et CORBIN *et al.* (1988)
Seasonal variations of some environmental variables in Lake Okreni (I) and Lake Cokinoki (II). Data from CORBIN et al. (1988) and CORBIN pers. comm.

MOIS ET ANNÉE		7/86	9/86	11/86	1/87	2/87	3/87	
I (1)	Profondeur (m)	6,0	6,3	3,6	8,8	11,8	11,5	
	Transparence (cm)	29	49	33	10	18	52	
	Conductivité ($\mu\text{S}/\text{cm}$ à 20°C)	93	117	121	92	87	86	
	pH	7,1	8,3	7,5	7,1	6,3	6,6	
	% saturation	0 m	105	127	102	78	44	41
	en oxygène	4 m		73	65	45	39	22
	Température	0 m	27,2	29,3	30,1	29,4	26,0	29,5
		5 m		23,9	28,3	27,0	25,7	28,6
	II (1)	Profondeur (m)	1,3	1,2	0,8	4,2		5,5
		Transparence (cm)	16	18	16	33		67
Conductivité ($\mu\text{S}/\text{cm}$ à 20°C)		34	34	41	24		65	
pH		6,1	6,6	6,4	5,4		6,3	
% saturation		0 m	81	97	77	39		29
en oxygène		4 m				22		19
Température		0 m	25,6	29,5	28,8	29,1		29,0
		4 m				27,9		28,4

(1) Mesures faites entre 11 h 00 et 16 h 00.

(1) *Measurements made between 11 a.m. and 16 p.m.*

l'eau et les sursaturations en oxygène observées dans la couche superficielle (1 à 2 m) en eaux basses ou moyennes. L'oxygénation est moins bonne en profondeur et aux hautes eaux, mais elle reste presque toujours supérieure à 2 ppm à 4 mètres et 3 ppm en surface. La conductivité reste toujours élevée, voisine de celle du Mamoré. Le pH varie légèrement autour de la neutralité. Si l'on tient compte en outre des températures élevées, des courants nuls ou faibles et des apports de la forêt ripicole, on peut conclure qu'il s'agit d'un milieu biologiquement très favorable.

Le lac Cokinoki, à l'extrémité distale du complexe lacustre de Siquero, est l'exemple d'un méandre ancien en bordure de la forêt-galerie, à moitié comblé, et alimenté par un arroyo de la savane. De taille moyenne (1,4 km²), sa profondeur très variable en fait un milieu peu stable. La transparence est faible une bonne partie de l'année : il semble qu'il y ait remise en suspension des sédiments par le vent lorsque la profondeur ne dépasse pas 2 mètres. Aux hautes eaux au contraire elle devient assez élevée, les sédiments restant au fond. On peut parfois observer

un phénomène de bataillère (DUSSART, 1966), comme en avril 1985 (niveau du Mamoré à 1056 cm) avec une partie occidentale du lac aux eaux troubles provenant du Mamoré et une partie orientale eaux claires provenant du Mocovi.

La conductivité est en général plus proche de celle des eaux «noires» typiques que de celle des eaux blanches, sauf aux très hautes eaux. Le pH est légèrement acide et l'oxygénation nettement moins bonne. La couleur de l'eau varie du noir au marron, mais n'est jamais verdâtre. Cependant, comme pour le lac Okreni, les températures sont élevées, les courants modérés et la végétation aquatique ou amphibie exubérante.

Les lacs de méandre du bas Sécuré sont plus petits (0,15 à 1,5 km²) mais plus nombreux. Proportionnellement aux débits respectifs moyens du Mamoré et du Sécuré, la forêt-galerie du Sécuré est plus large et plus densément parsemée de méandres anciens ou en voie de recouplement. On y trouve aussi, comme dans le complexe Motacusal, tout une série de lacs de méandre plus ou moins profonds et plus ou moins

TABLEAU V

Variations saisonnières de quelques caractéristiques physico-chimiques du lac Suarez d'après CORBIN (*comm. pers.*) et CORBIN *et al.* (1988)

Seasonal variations of some environmental variables in Lake Suarez. Data from CORBIN (pers. comm.) and CORBIN et al. (1988)

DATE	3/7 1986	11/7 1986	11/9 1986	6/11 1986	19/1 1987	3/6 1987	13/7 1987
Profondeur (m)	1,2		0,7	0,8	1,2	0,8	
Transparence (cm)			14	17	22	35	24
Conductivité ($\mu\text{S/cm}$ à 20°C)	22		24	25	19	20	20
pH	6,3	6,3	6,4	6,6	6,5	6,1	6,7
% saturation en oxygène (1)	91		91	82	90	88	
Température	20,4	26,9	31,2	28,3	30,0	26,3	28,9

(1) Mesures faites entre 10 h 00 et 18 h 00.

(1) *Measurements done between 10 a.m. and 18 p.m.*

influencés par les eaux blanches du Sécure ou par les eaux noires de la savane.

3.2.2. AUTRES LACS DE FORÊT-GALERIE

En passant par-dessus le bourrelet des rives et en entrant dans la forêt-galerie, le courant se ralentit et les matières en suspension commencent à se déposer. L'accumulation inégale de sédiments entraîne l'apparition de levées alluviales, domaine des plus grands arbres, et de zones basses facilement inondables, ou noues (DUSSART, 1980), dont certaines peuvent garder de l'eau en permanence : on parle alors de lacs de dépression ou de cuvette (lacs San Antonio et Santa Rosa). Ils sont peu profonds et de forme quelconque. Enfin, l'origine de certains lacs paraît énigmatique : c'est le cas du lac Redonda, assez grand (1,5 km²), profond (8 mètres au niveau 1 000) et de forme presque parfaitement circulaire.

3.2.3. LES LACS DE LA SAVANE

Les savanes des Llanos de Mojos sont parsemées de plusieurs centaines de lacs permanents de tailles variées. Le plus grand, le lac Rogoaguado (fig. 1) atteint 520 km². Ce sont des lacs très peu profonds (1,5 à 3 mètres), alimentés essentiellement par les pluies, que l'on peut diviser en deux catégories, les lacs de dépression et les lacs plats orientés étudiés par PLAFKER (1964) :

— les lacs de dépression sont peu nombreux dans la région de Trinidad (lac San José). Ils ont une forme quelconque et une superficie variable avec les saisons et les années ;

— les lacs plats orientés sont au contraire très nombreux et possèdent des caractéristiques très

originales. Leurs rives rectilignes sont orientées selon deux directions principales, NE-SO et NO-SE. Beaucoup sont carrés ou rectangulaires. Dans une zone de 20 000 km² située immédiatement à l'ouest de Trinidad, PLAFKER (1964) a recensé environ 200 lacs plats orientés représentant 3 % de la superficie totale.

La profondeur moyenne de ces lacs est d'environ 1 mètre. Le maximum *maximorum* rencontré par PLAFKER (1964) dans un grand lac de 67 km² a été de 2,2 mètres. Le fond est très plat et dur, les rives abruptes. Leurs sommets dépassent légèrement le niveau général du sol et portent souvent une ligne d'arbres. Cette forme de la section des lacs est très curieuse, car elle ne correspond pas du tout à la forme normale en pente douce d'une cuvette naturelle. Selon PLAFKER (1964), l'origine de ces lacs serait géologique : l'orientation des rives refléterait l'existence de fractures orientées dans le soubassement précambrien cristallin sous-jacent. Cependant, ces lacs peuvent aussi, nous semble-t-il, avoir en partie une origine humaine : tout se passe comme si la couche superficielle du sol avait été décapée jusqu'à mettre à nu la couche dure imperméable sous-jacente et répartie sur les berges qui se trouvent ainsi faiblement exhausées, le but étant de constituer des réserves d'eau pour la saison sèche. On sait en effet, grâce à DENEVAN (1980), que les Llanos de Mojos sont le lieu d'une vieille civilisation indienne précolombienne dont on trouve de nombreuses traces sous forme de tertres, terre-pleins, chaussées, champs en billons, etc., que l'auteur considère comme une adaptation à l'inondation saisonnière. Les lacs plats orientés seraient une marque supplémentaire de

l'ingéniosité des Indiens Mojos, mais cette fois pour lutter contre la sécheresse parfois très sévère de l'hiver austral.

L'évolution de l'un de ces lacs, le lac Suarez, situé au sud de Trinidad (fig. 3) est indiquée dans le tableau V. On remarque d'abord la grande stabilité du niveau de l'eau malgré l'irrégularité des précipitations qui constituent la seule source externe d'alimentation. L'excès des eaux en saison des pluies est évacué par un arroyo qui rejoint l'arroyo San Juan, tandis que, en saison sèche, l'assèchement est évité grâce à la nappe phréatique superficielle. La transparence est médiocre, car le vent remet continuellement en suspension les sédiments en raison de la faible profondeur. La conductivité est très faible, le pH légèrement acide et l'oxygénation assez bonne, le tout sans variation saisonnière. La température très basse pour la région, 20,4 °C, observée en juillet est due à l'arrivée d'un front froid : quelques jours après, elle avait retrouvé un niveau normal à 27 °C. Ces fronts froids provoquent les seules variations notables dans un milieu très stable malgré son faible volume.

Cette description très incomplète des milieux aquatiques de la région de Trinidad, basée essentiellement sur l'ambiance inorganique, montre néanmoins l'existence de trois écosystèmes disposés en bandes parallèles nord-sud : deux écosystèmes de savane de part et d'autre de la forêt-galerie du Mamoré, très semblables mais isolés l'un de l'autre par les eaux blanches du fleuve ; et l'écosystème de la forêt-galerie. Il y a bien des zones de mélange des eaux dans les écotones forêt-savane, mais le Mamoré et ses grands lacs de méandre adjacents, d'une part, la plaine d'inondation, ses rivières et ses arroyos, d'autre part, ont des caractéristiques morphologiques, hydrologiques et physico-chimiques bien tranchées, sans lien direct. Il sera intéressant de voir comment les populations animales, et en particulier les poissons, réagissent à cette zonation environnementale et utilisent les différents milieux qui leur sont offerts.

Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 30 janvier 1991

RÉFÉRENCES

- ABASTO (N.), HOORELBECKE (R.), ROCHE (M. A.), CELIS (L.), 1985. — Alturas de agua y caudales limnigramas e hidrogramas de la red hidrométrica PHICAB en la cuenca amazónica de Bolivia. Informe provisional, Phicab, La Paz, 70 p., *multigr.*
- Atlas de Bolivia, 1985. — Geomundo, 227 p.
- AYALA Z. (A.), 1978. — Geografía general de Bolivia. Ayala Z. La Paz, 485 p.
- BOERO R. (H.), 1977. — Bolivia mágica. Los Amigos del Libro, La Paz, 568 p.
- BOURGES (J.), CORTES (J.), HOORELBECKE (R.), 1987. — Étude des débits du Mamoré à Guayaramerin. Phicab, La Paz, 29 p., *multigr.*
- CORBIN (D.), GUYOT (J.-L.), CALLE (H.), QUINTANILLA (J.), 1988. — Datos físico-químicos de los medios acuáticos de la zona del Mamore central (Region de Trinidad, Amazonia boliviana). Orstom, La Paz, 58 p., *multigr.*
- DAVIES (B.), GASSE (F.), 1987. — Glossaire, in Zones humides et lacs peu profonds d'Afrique. *Trav. et doc.* n° 211, Orstom, Paris : 25-33.
- DAY (J. A.), DAVIES (B. R.), 1986. — The Amazon river system. In : The ecology of river systems. Davies and Walker eds, W. Junk Publ., Dordrecht, The Netherlands : 289-217.
- DECAMPS (H.), NAIMAN (R. J.), 1988. — L'écologie des fleuves. *La Recherche*, 20 (208) : 310-319.
- DENEVAN (W. M.), 1980. — La geografía cultural aborígen de los Llanos de Mojos. Juventud, La Paz, 272 p.
- DUSSART (B.), 1966. — Limnologie. Gauthier-Villars, Paris, 677 p.
- DUSSART (B.), 1980. — Limnologie. In : *Encyclopaedia Universalis*, 11 : 47-56.
- HEATH (E.), 1883. — Exploration of the River Beni in 1880-81. *Proc. Roy. Geogr. Soc.*, 5 : 327-347.
- KEMPF M. (N.), 1976. — Flora amazónica boliviana. Acad. nac. Cienc. Bolivia, 71 p.
- KEMPF M. (N.), 1985. — Aves de Bolivia. Gisbert, La Paz, 156 p.

- LAUZANNE (L.), LOUBENS (G.), LE GUENNEC (B.), 1991. — Liste commentée des poissons de l'Amazonie bolivienne. *Rev. Hydrobiol. trop.* 24 (1) : 61-76.
- LOWE-Mc CONNELL (R. H.), 1987. — Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, 382 p.
- MONJE R. (R.), 1977. — El río Mamore. Inst. boliviano cultural, La Paz, 167 p.
- MUÑOZ R. (J.), 1980. — Geografía de Bolivia. Juventud, La Paz, 532 p.
- PILLERI (G.), 1977. — Zoologische Mission in Beni (Bolivia) und nach Uruguay (1976-1977). Verlag Hirnanatomisches Inst., Ostermundigen, Schweiz, 84 p.
- PLAFKER (G.), 1964. — Oriented lakes and lineaments of northeastern Bolivia. *Geol. Soc. America Bull.*, 75 : 503-522.
- ROCHE (M. A.), FERNANDEZ (C.), APOTEKER (A.), ABASTO (N.), CALLE (H.), TOLEDE (M.), CORDIER (J.-P.), POINTILLART (C.), 1986. — Reconnaissance hydrochimique et première évaluation des exportations hydriques et salines des fleuves de l'Amazonie bolivienne. Phicab, La Paz, 257 p., *multigr.*
- ROCHE (M. A.), FERNANDEZ (C.), 1987. — Ressources hydriques, salinités et exportations salines des fleuves de l'Amazonie bolivienne. Phicab, La Paz, 44 p., *multigr.*
- ROCHE (M. A.), ROCHA (N.), 1985. — Precipitaciones anuales, República de Bolivia, mapa 1/4000 000. Phicab, La Paz, *multigr.*
- RONCHAIL (J.), 1985. — Situations météorologiques et variations climatologiques en Bolivie. Phicab, La Paz, 65 p., *multigr.*
- SIOLI (H.), 1964. — General features of the limnology of Amazonia. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 1053-1058.
- SIOLI (H.), 1968. — Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. *Amazoniana*, 1 (3) : 267-277.
- SIOLI (H.), 1975. — Amazon tributaries and drainage basin. *In* : Coupling of land and water systems, Hasler éd., Springer Verlag, New York : 199-213.
- THÉRÉZIEN (Y.), 1989. — Algues d'eau douce de la partie amazonienne de la Bolivie. 1 : Cyanophycées, Euglenophycées, Chrysophycées, Xanthophycées, Dinophycées. 2 : Chlorophytes. 3^e contribution. *Bibliotheca Phycologica*, 82 : 124 p.
- TRICART (J.-L.), 1977. — Types de lits fluviaux en Amazonie brésilienne. *Ann. Géographie*, 473 : 1-54.
- WELCOMME (R. L.), 1979. — Fisheries ecology of floodplain rivers. Longman, London, 317 p.
- Weibezahn (F. H.), 1990. — Hidroquímica y solidos suspendidos en el alto y medio Orinoco. *In* : El río Orinoco como ecosistema, Univ. Simón Bolívar, Caracas : 151-210.