

LES MACROPHYTES DE QUELQUES LACS  
ANDINS (LAC TITICACA, LAC POOPO,  
LACS DES VALLEES D'HICHU KKOTA  
ET D'OVEJHUYO),

*Daniel Collot* \*

Travaux réalisés au cours du VSNA  
en Bolivie,  
septembre 1978 - mars 1980

\* *Aide technique : Fany Koriyama,*

*Emilia Garcia, de l'UMSA, La Paz (Bolivie).*

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION .....	3
2. LAC TITICACA .....	4
2.1. Introduction .....	4
2.2. Répartition des espèces .....	11
2.2.1. Méthode de réalisation des cartes de végétation .....	11
2.2.2. Résultats .....	17
2.2.3. Interprétation des résultats .....	30
2.3. Mesure de biomasse .....	38
2.3.1. Méthodes .....	38
2.3.2. Résultats .....	38
2.4. Mesures de production .....	48
2.4.1. Méthode à l'oxygène et résultats .....	48
2.4.2. Méthode des coupes et résultats .....	57
2.4.3. Méthode de Valiela et résultats .....	60
2.4.4. Comparaison des différentes méthodes .....	61
2.4.5. Evaluation de la production nette dans l'ensemble du Petit Lac et de la Baie de Puno .....	63
2.5. Stockage et consommation des sels minéraux par les plantes .....	65
3. LE LAC POOPO .....	71
3.1. Introduction .....	71
3.2. Résultats .....	76
3.3. Discussion .....	79
4. LES VALLEES D'HICHU KKOTA ET D'OVEJHUYO .....	81
4.1. Introduction .....	81
4.2. Résultats .....	81
5. REPARTITION DES ESPECES EN FONCTION DES GRADIENTS SALINITE - ALTITUDE .....	94
5.1. Le gradient altitude .....	94
5.2. Le gradient salinité .....	94
5.3. Extension des espèces en fonction de ces deux gradients .....	95
6. CONSIDERATIONS GENERALES .....	97

ANNEXE I : Détails des transects .....	98
ANNEXE II : Mesure de la production nette et brute des macrophytes par la méthode des bouteilles éclairée et obscure, puis dosage de l'oxygène produit et con- sommé - Etude bibliographique et améliorations proposées .....	100
ANNEXE III : Utilisation des plantes aquatiques dans le Titicaca pour l'alimentation du bétail .....	109
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	111

=====

## 1. INTRODUCTION

Le rôle de la zone littorale des lacs est souvent considéré comme négligeable dans les études de production primaire. C'est vrai dans le cas d'un lac profond dont les rives sont abruptes mais fréquemment faux dans le cas des rivières, étangs, marais ou lacs peu profonds où, dans des conditions comparables, les communautés de macrophytes sont généralement plus productives par unité de surface que les communautés phytoplanctoniques (WETZEL, 1964; WESTLAKE, 1965). Or le Lac Titicaca possède des régions peu profondes (le Petit Lac et la Baie de Puno) dans lesquelles une abondante végétation se développe. Il nous est donc apparu *a priori* que la contribution des macrophytes à l'ensemble de la production primaire devait être relativement importante. C'est la raison pour laquelle nous avons étudié les plantes aquatiques de ces régions (leur répartition, leur biomasse et leur production) à l'intérieur d'une étude plus générale sur le niveau trophique primaire entreprise par l'O.R.S.T.O.M.

D'autres milieux lacustres ont été abordés, de salure plus grande (Lac Poopó) ou d'altitude plus élevée (lacs des vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo), ce qui nous a permis de faire une étude comparative sur la répartition des espèces en fonction de ces deux paramètres.

## 2. LE LAC TITICACA

### 2.1. Introduction

Le Titicaca est un grand lac (8171 kilomètres carrés; 176 kilomètres de longueur maximum, 75 kilomètres de largeur maximum), situé en zone tropicale (latitude 15°14' - 16°35' S, longitude 68°37' - 70°02'W), et perché à 3810 mètres. Il est divisé en deux parties : le Grand Lac ou Lago Mayor et le Petit Lac ou Lago Menor ou encore Lago Huinamarca (GILSON, 1938, 1939, 1940, 1955, 1964; BAZOBERRY, 1971; RICHERSON *et al.*, 1975; WIDMER *et al.*, 1975; HEGEWALD *et al.*, 1976; BOULANGE, RODRIGO, 1976). Les données morphométriques qui nous intéressent sont fournies dans le tableau I. Le Grand Lac est véritablement un lac profond, tandis que le Petit Lac s'apparente davantage à un lac plat.

La végétation aquatique du Lac Titicaca fut un des thèmes de recherches de la PERCY SLADEN TRUST EXPEDITION de GILSON en 1937; à cette époque, six phanérogames, une mousse et deux charophytes furent reconnus et regroupés en quatre associations. Des espèces nouvelles ont été rencontrées et des associations sensiblement différentes sont apparues à la suite de l'étude que nous avons menée de 1978 à 1980 sur la répartition, la biomasse et la production des principales espèces dans le Petit Lac et la Baie de Puno située dans le Grand Lac. Cependant, les différences entre les deux époques d'observation sont minimales et cette étude confirme que la limnologie du Lac Titicaca est très influencée par la stabilité tropicale de son environnement (RICHERSON *et al.*, 1975). Malgré un cycle climatique annuel relativement marqué (un été pluvieux de décembre à mars et un hiver ensoleillé de mai à août), la végétation ne subit guère de changements, aussi bien dans sa répartition que dans sa biomasse au cours de l'année. D'autre part, le nombre réduit d'espèces de macrophytes de ce lac crée une exception à la règle générale : l'effet tropical est de stimuler la diversité spécifique (WIDMER *et al.*, 1975). Ce fait, également observé pour les poissons, le zooplancton et le phytoplancton a sans doute pour cause la haute altitude du Lac Titicaca.

Les photos LANDSAT nous ont permis de repérer très rapidement les zones où la végétation émergente était abondante (Fig. 1). Les régions particulièrement riches en végétation émergée dans le Grand Lac sont la Baie de Puno à l'ouest, la Baie d'Achacachi à l'est, la Baie de Huancané au nord-ouest et une partie des rives sud. Des profondeurs supérieures à 10 à 20 mètres étant rapidement atteintes à partir de la rive, on peut

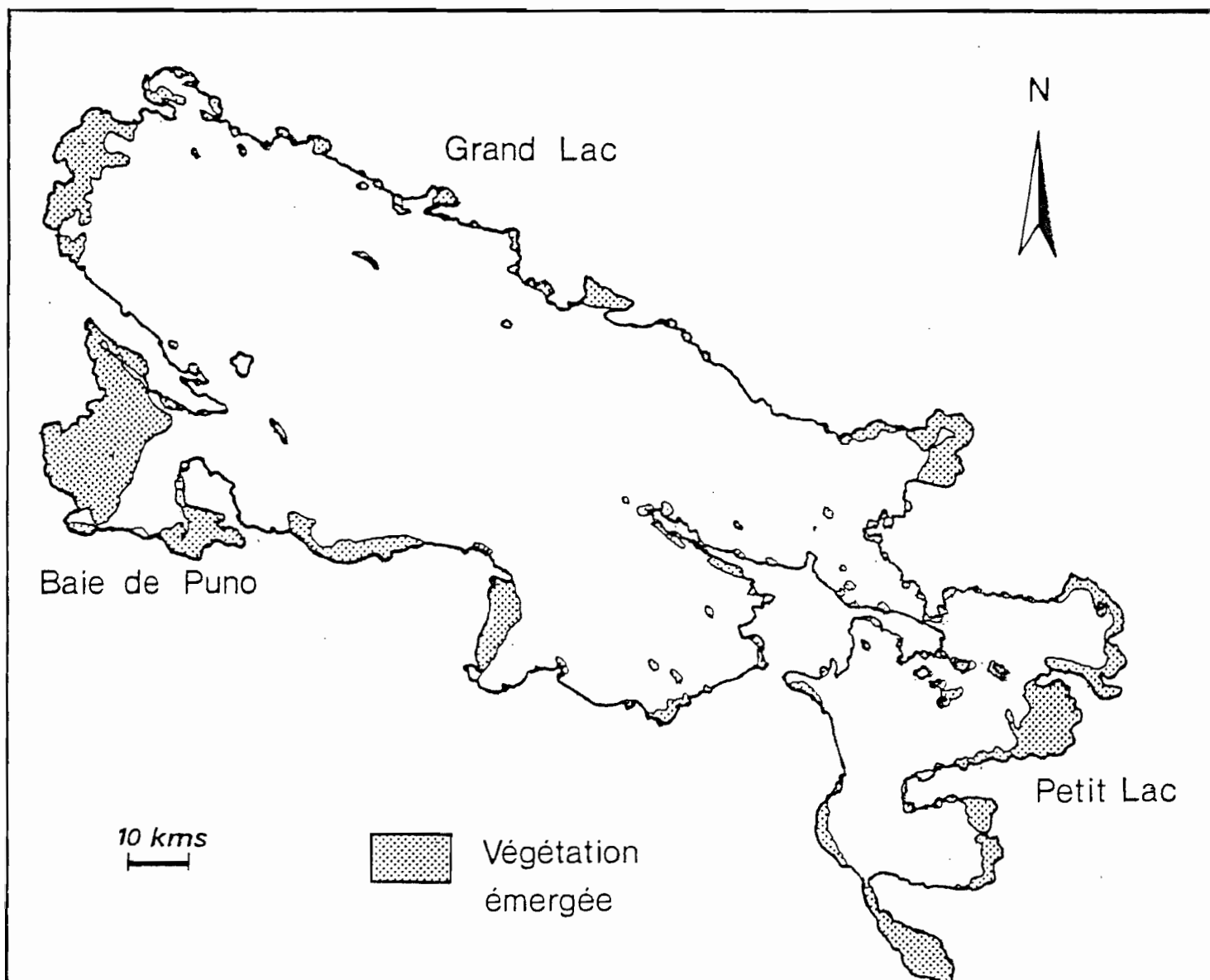


Fig. 1.- Végétation émergée apparaissant sur une photographie LANDSAT.

TABLEAU I

Quelques parametres morphométriques au lac Titicaca

	GRAND LAC	PETIT LAC
Profondeur maxi. (m)	281	44
Profondeur moy. (m)	100	5
Surface (km <sup>2</sup> )	6 671	1 438 dont 73 km <sup>2</sup> d'îles
Volume (m <sup>3</sup> )	883.10 <sup>9</sup>	12,3.10 <sup>9</sup>

considérer que la limite des plantes émergées marque sensiblement la limite de la végétation. Ce n'est pas le cas dans le Petit Lac où la profondeur moyenne de 5,00 mètres (Tabl. I) indique l'importance des zones peu profondes donc recouvertes de végétation.

Quelques caractéristiques du milieu nous serons utiles dans cette étude. Le Titicaca présente un eau dont la composition chimique moyenne est fournie dans le tableau II.

TABLEAU II

Composition chimique moyenne des eaux du Petit Lac Titicaca en surface (moyenne de juin, septembre, décembre 1976, mars, décembre 1977) (d'après CARMOUZE, a paraître).

pH (unité pH) .....	8,42
Alcalinité (mg/l) .....	118,92
SO <sub>4</sub> <sup>--</sup> (mg/l) .....	273,85
Cl <sup>-</sup> (mg/l) .....	270,16
Na <sup>+</sup> (mg/l) .....	191,16
K <sup>+</sup> (mg/l) .....	0,44
Ca <sup>++</sup> (mg/l) .....	61,99
Mg <sup>++</sup> (mg/l) .....	37,91
SiO <sub>4</sub> H <sub>4</sub> (mg/l) .....	1,12
Sels totaux dissous (mg/l) ....	955,55

S'il est certain que la composition chimique des eaux sélectionne les espèces de macrophytes que nous avons étudiées, deux critères jouent un grand rôle dans leur répartition : ce sont la morphologie des fonds et les variations de niveau du Lac.

Les premières cartes bathymétriques du Petit Lac dessinées par les SERVICES HYDROGRAPHIQUES DES FORCES NAVALES BOLIVIENNES datent de 1975. Elles ont dû être complétées, en particulier dans les zones peu profondes. Les relevés bathymétriques sont obtenus à l'aide d'une corde lestée; les fonds inférieurs à 50 mètres permettent l'emploi d'une telle méthode et la précision de la méthode est suffisante (pour une profondeur de 50 m, un écart du fil de  $10^\circ$  augmente la longueur de 0,77 mètres). La technique employée pour le positionnement au cours des transects (voir plus loin) garantit le tracé des isobathes à plus ou moins 200 mètres.

On remarque (Fig 2a) que le Petit Lac possède deux fosses dont l'une, celle de Chua, au nord, dépasse 40 mètres. Outre ces deux dépressions une autre zone est relativement profonde au sud de Huatajata et correspond sans doute à une ancienne rivière. Le reste du Petit Lac se caractérise par des fonds plats à peu inclinés, à faible profondeur et favorable à la colonisation par les macrophytes. Cette zone de 0 à 10 mètres occupe 60% de la surface du Petit Lac (Tabl.IIIa).

La carte bathymétrique de la Baie de Puno (Fig. 2b) a été tracée à partir des résultats des transects et de la carte bathymétrique des SERVICES HYDROGRAPHIQUES PERUVIENS. La surface de la Baie y compris les zones d'inondation (20 kilomètres carrés) est de 602 kilomètres carrés avec 2 kilomètres carrés d'îles. Les surfaces correspondant aux différents intervalles de profondeurs sont fournies dans le tableau IIIb. La baie présente deux zones dont les fonds sont inférieurs à 5,00 mètres, l'une au nord-ouest, l'autre au sud-est. La zone nord-ouest est encadrée de deux canaux dont la profondeur à leur entrée est pour l'un supérieur à 20 mètres, et pour l'autre supérieur à 30 mètres. Ces deux canaux correspondent également à d'anciennes rivières. Il en est de même pour les deux petits canaux au nord-ouest de Chucuito. La partie centrale dont le fond est à plus de 30 mètres est le prolongement de l'entrée de la Baie. A l'est de Puno, le canal n'est pas naturel et correspond à un dragage nécessaire à la navigation.

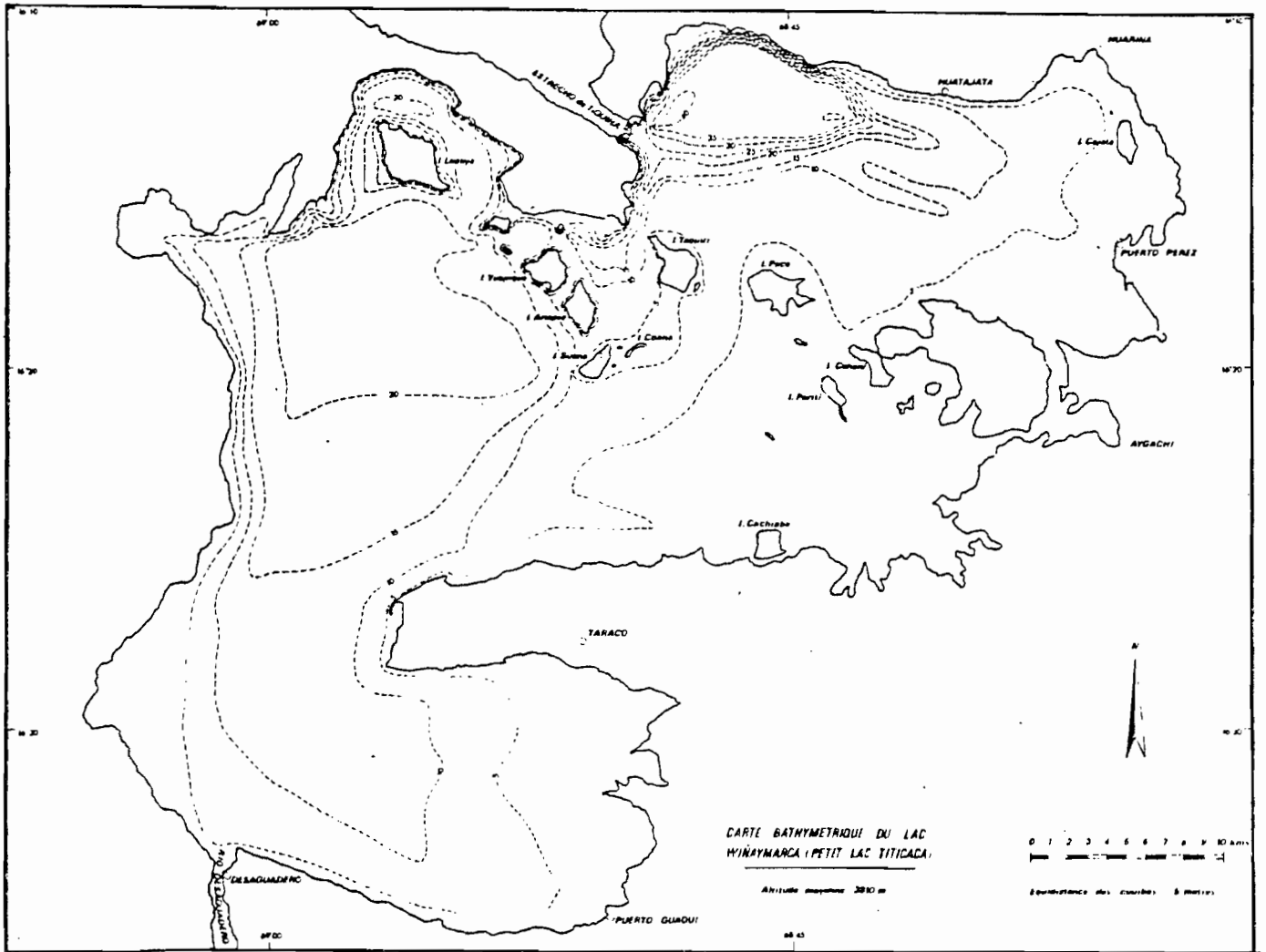


Fig.2.- Cartes bathymétriques du Petit Lac (a)  
et de la Baie de Puno (b).

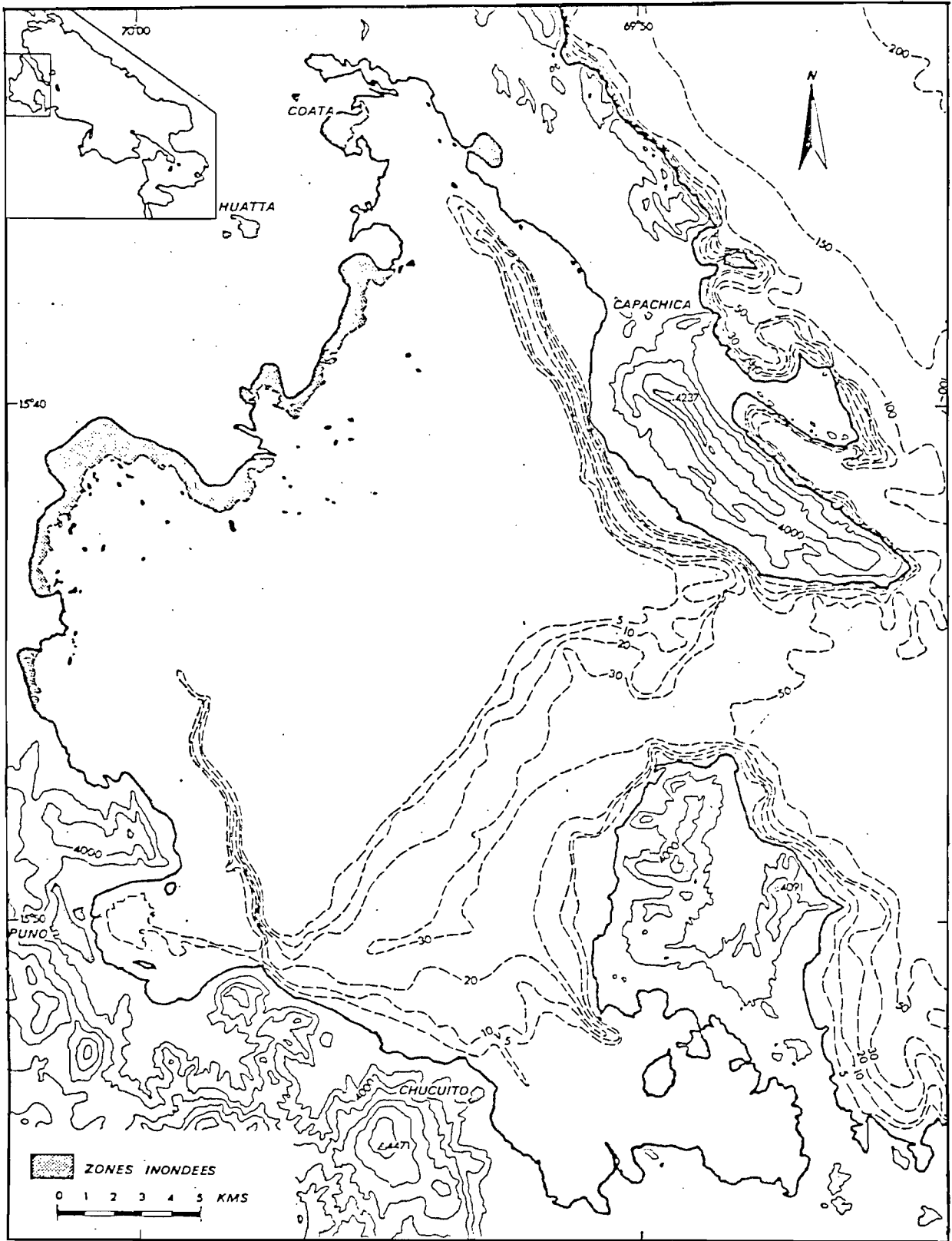


Fig. 2b.

TABLEAU III

Surfaces comprises entre différentes courbes isobathes pour le Petit Lac (A) et la Baie de Puno (B).

A Petit Lac

PROFONDEURS (m)	SURFACE (km <sup>2</sup> )	% DE LA SURFACE TOT.
< 5	461	33
5 - 10	366	27
10 - 20	380	28
20 - 30	118	9
30 - 40	38	3
> 40	2	0,1
TOTAL	1 365	100

B Baie de Puno

PROFONDEURS (m)	SURFACE (km <sup>2</sup> )	% DE LA SURFACE TOT.
< 5	417	69
5 - 10	33	6
10 - 20	45	7
20 - 30	64	11
30 - 50	38	6
> 50	5	1
TOTAL	602	100

La nature des côtes et celle des fonds influencent la répartition de la végétation. Schématiquement, on distingue les côtes rocheuses, abruptes, dont les sédiments constitués de blocs et de cailloux s'opposent à la colonisation végétale, des pentes douces, avec des plages sabloneuses ou de galets suivies de sols à sédiments fins où se rencontrent des conditions plus propices au développement des macrophytes. Les côtes abruptes se rencontrent dans la région de Tiquina et dans la partie péruvienne du Petit Lac. (partie nord) et à l'entrée de la Baie de Puno. Les rives des îles présentent souvent ce faciès, celle de Lecoya étant le cas le plus démonstratif. A l'inverse, les rives à pente douce se rencontrent plus particulièrement sur le côté ouest du Petit Lac et dans les fonds des baies; il est alors parfois difficile de distinguer les zones inondées du Lac proprement dit.

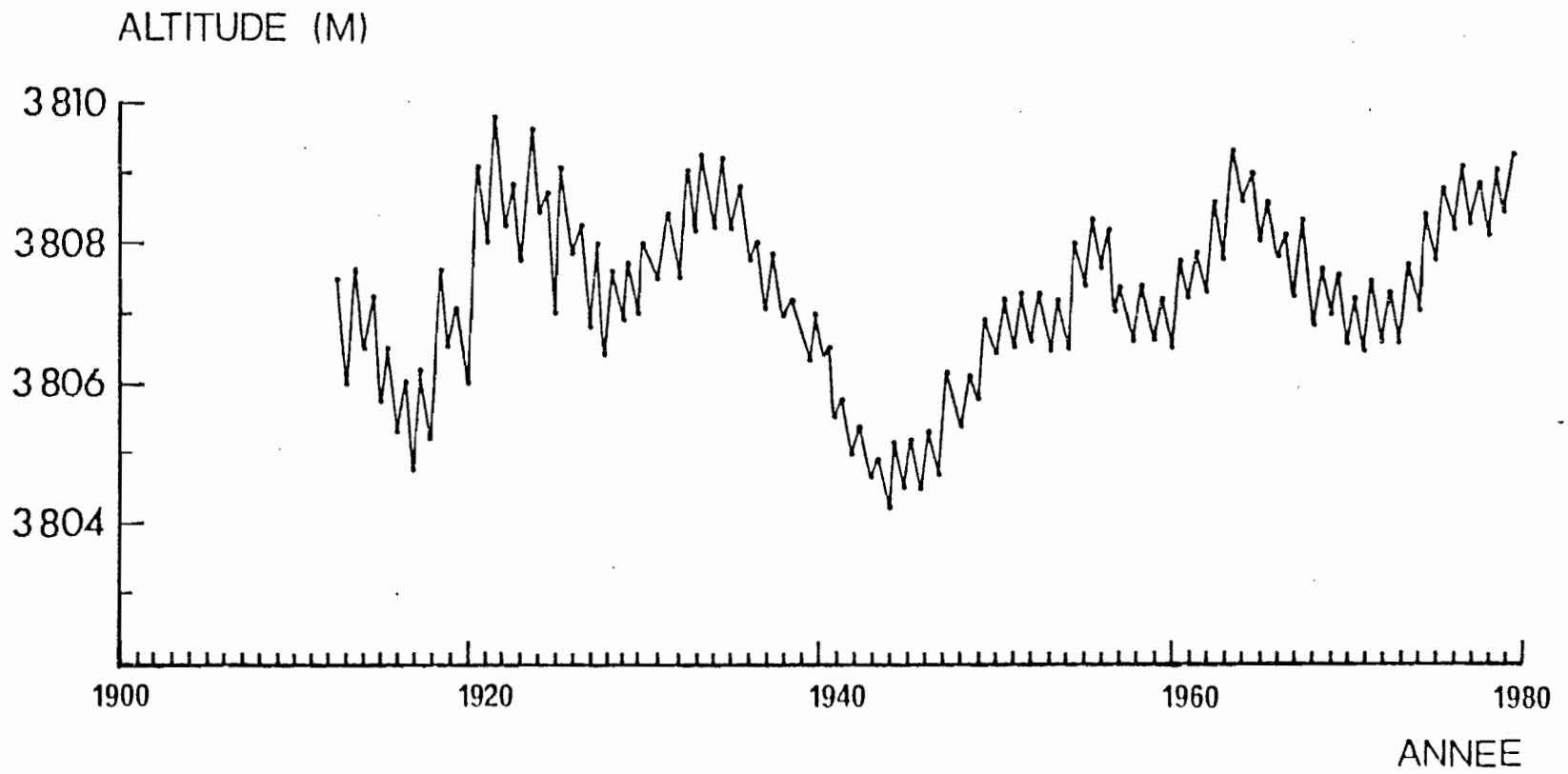
Le second facteur dont nous devons tenir compte est celui des variations du niveau du Lac (Fig. 3). D'après certains auteurs, les oscillations du plan d'eau présentent une périodicité de 11 à 12 ans (BOULANGE, RODRIGO, 1976) en relation avec la maximum des taches solaires (tous les onze ans) qui correspond à un minimum du niveau des lacs (HURST, 1962). Cette fréquence ne semble pas particulièrement nette dans le cas du Lac Titicaca mais quelles qu'en soient les causes, les oscillations observées entraînent des bouleversements dans la répartition des plantes. Ainsi, au cours de ce dernier siècle, le niveau le plus élevé, atteint en 1962-1963 (qui correspond d'ailleurs au niveau de 1979-1980) est de 5,20 mètres plus haut que le niveau le plus bas atteint en 1942 - 1943. On peut imaginer en consultant la carte bathymétrique, les limites en particulier du Petit Lac à cette époque et l'on pourra constater avec les cartes de répartition des plantes, qu'environ 75% de la végétation actuelle était à l'air libre.

## 2.2. Répartition des espèces

### 2.2.1. Méthode de réalisation des cartes de végétation

Il convient de distinguer les méthodes globales des méthodes ponctuelles.

Fig. 3.- Variation du niveau du lac Titicaca de 1912 à 1979 (d'après des résultats des Services Hydrographiques de Puno).



a) Méthodes globales

Suivant le type de végétation, l'observation d'images radar ou de photographies permet de tracer plus ou moins grossièrement des cartes. Alors que les images radar ou les photos prises par le satellite LANDSAT fournissent des renseignements sur la répartition des plantes flottantes ou émergées, seules les photos aériennes infrarouge et fausses couleurs permettent actuellement une observation des plantes submergées (LINK, LONG, 1978). N'ayant à notre disposition que des photos LANDSAT ou des photos aériennes noir et blanc, une interprétation globale n'a pu être effectuée que pour les plantes émergées.

b) Méthodes ponctuelles

La pratique de transects fournit un maximum de renseignements. Dans les zones où la végétation est variée, l'utilisation d'un TOPOFIL<sup>(1)</sup> permet des mesures précises des distances à la côte et un repérage correct des successions de végétation. En raison des distances importantes et surtout de l'uniformité de certaines zones, l'emploi d'un TOPOFIL n'est pas possible ou utile tout le long des transects mais l'utilisation du compas de relèvement et la connaissance de la vitesse du bateau et du temps écoulé entre chaque point de prélèvement permettent un repérage suffisamment précis.

Les cartes (Fig. 4) permettent de visualiser les transects effectués dans le Petit Lac et la Baie de Puno. La liste détaillée de leurs localisation et caractéristiques est fournie en annexe I.

A chaque point sont mesurés la profondeur, l'abondance de la zone et le pourcentage relatif de chaque espèce estimée visuellement. Des exemples figurent également en annexe I. Dans les zones peu profondes, l'estimation est facilitée par l'emploi d'une lunette à eau. Au delà de quatre mètres de profondeur, la vision directe n'est plus possible et seul un grappin donne des indications sur la nature de la flore. Par chance, l'homogénéité de la végétation à ces profondeurs limite les erreurs d'estimation. La limite de la végétation

---

(1) TOPOFIL : appareil principalement composé d'une bobine de fil reliée à un compteur qui permet de mesurer les distances.

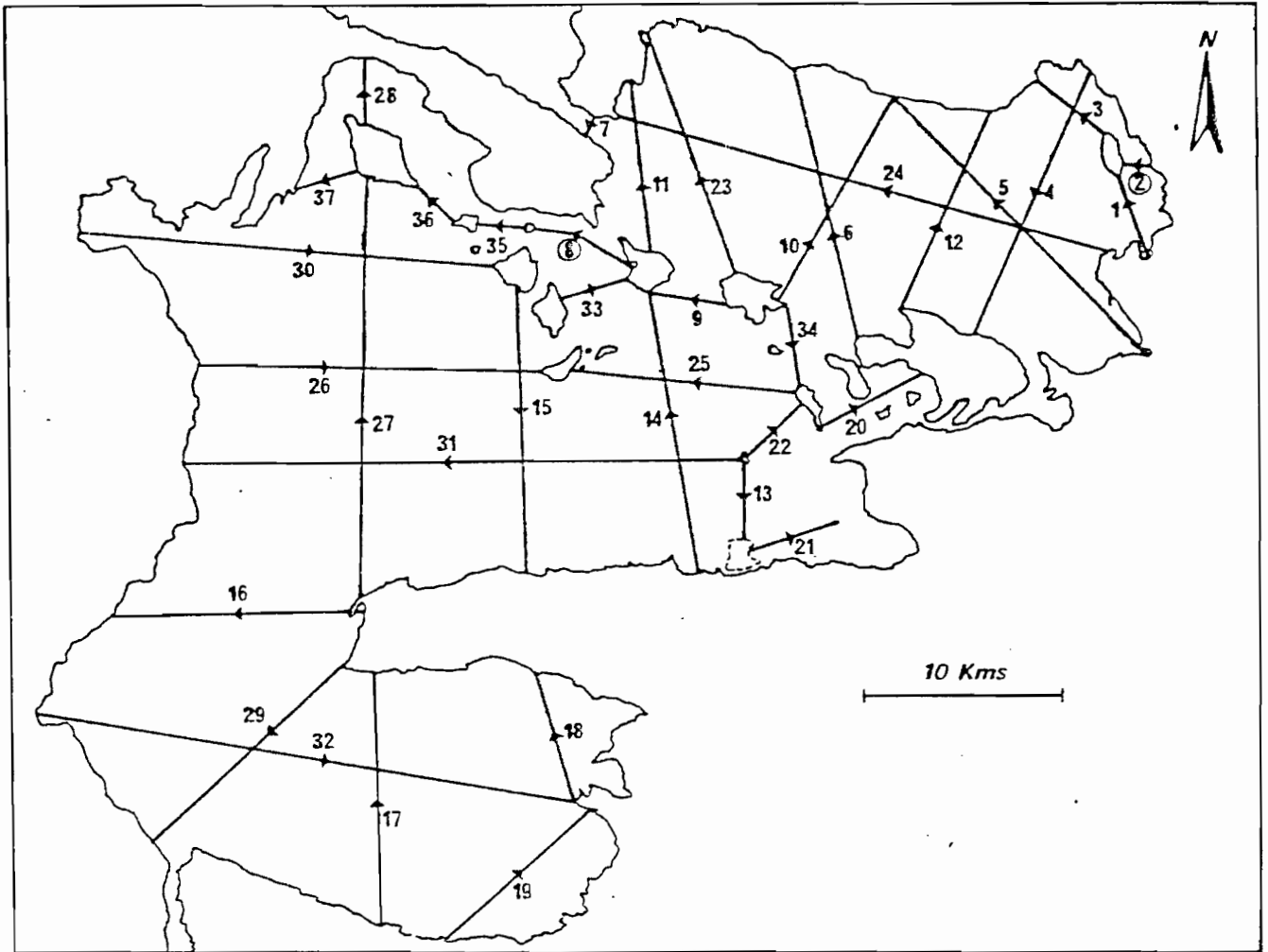


Fig. 4a

Fig. 4.- Cartes des transects effectués dans le Petit Lac (a) et dans la Baie de Puno (b).

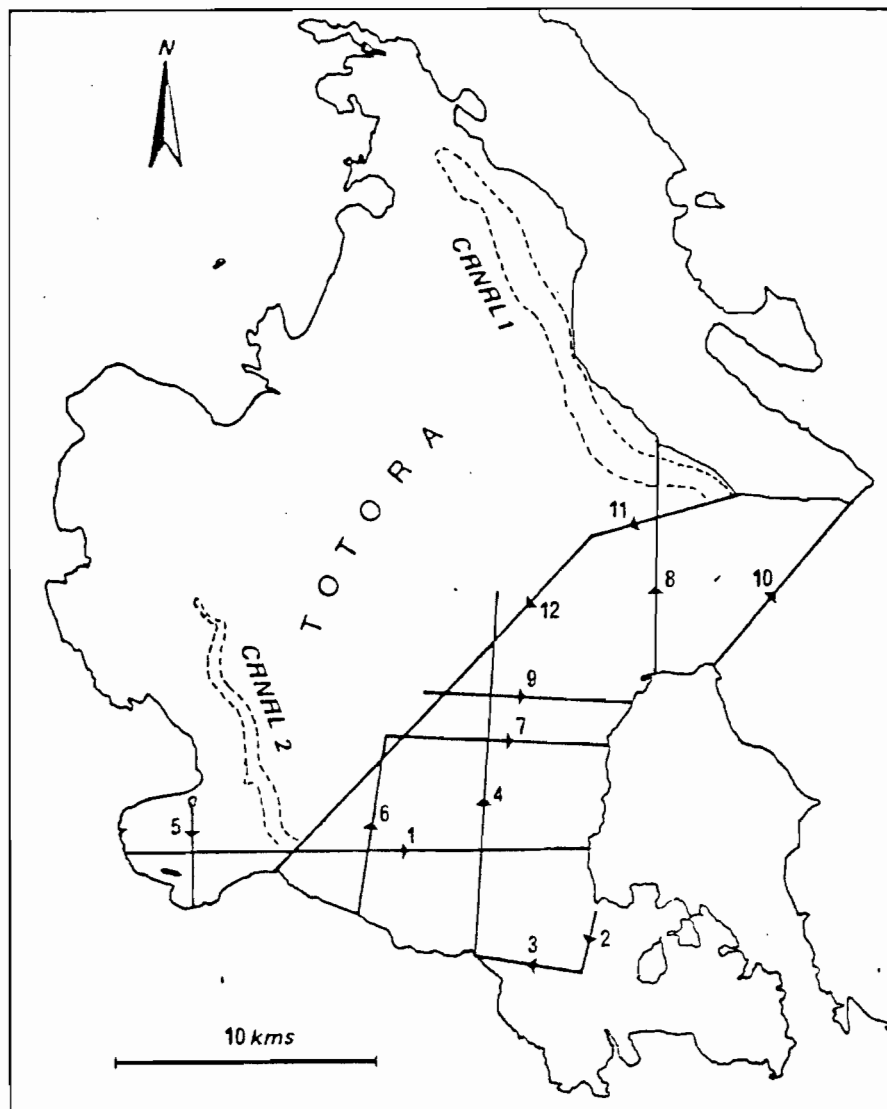
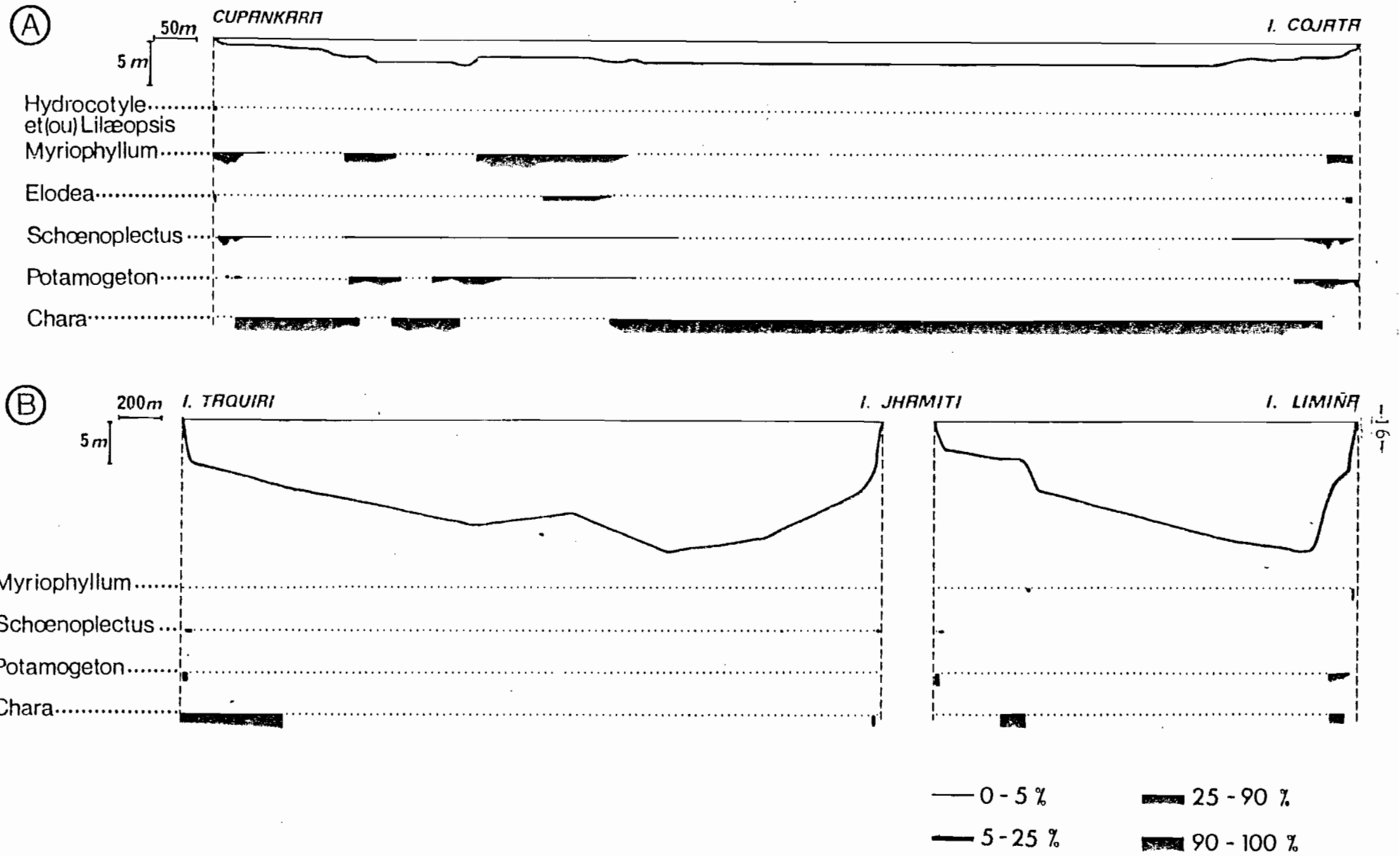


Fig. 4b

est repérée en laissant traîner le grappin au fond pendant des trajets très courts.

Le report sur une carte des points où une plante est présente permet enfin de tracer la carte de répartition de l'espèce considérée en tenant compte de la bathymétrie et du type de côte. Enfin, pour chaque transect, un profil est établi (exemple en Fig. 5a et 5b).

Fig. 5.- Profils obtenus à partir des transects 2 (a) et 8 (b) dans le Petit Lac.



### 2.2.2. Résultats

Les différentes plantes rencontrées<sup>(1)</sup> sont flottantes, émergées ou submergées:

Plantes flottantes .....	<i>Lemna cf gibba</i> et <i>Lemna sp.</i> <i>Azolla filiculoides</i>
Plantes émergées .....	<i>Hydrocotyle ranunculoïdes</i> <i>Lilaeopsis cf andina</i> <i>Schoenoplectus tatora</i> <i>Ranunculus trichophyllus</i>
Plantes submergées .....	<i>Sciaromium sp</i> <i>Myriophyllum elatinoïdes</i> <i>Elodea potamogeton</i> <i>Potamogeton strictus</i> <i>Ruppia maritima</i> <i>Zanichellia palustris</i> <i>Nitella clavata</i> <i>Chara spp</i> (en cours de détermination)

Les surfaces occupées par les principales espèces sont indiquées dans le tableau IV pour les deux régions étudiées. Dans le Petit Lac près d'un tiers des fonds est colonisé par les *Chara*. Le *Potamogeton* est aussi bien représenté ; il occupe 23% des fonds. Dans la baie de Puno le *Potamogeton* couvre près de 50% des fonds. *Myriophyllum* et *Schoenoplectus* couvrent quant à eux 38-39% des fonds.

Les cartes (Fig. 6 et 7) font apparaître la complexité relative de la répartition des plantes, en fonction de différents facteurs que nous allons détailler maintenant.

---

(1) Les phanérogames aquatiques ont été déterminés par Mmn RAYNAL du MUSEUM D'HISTOIRE NATURELLE DE PARIS, et les characae par Mme GUERLESQUIN de la FACULTE LIBRE D'ANGERS.

TABLEAU IV

Surfaces d'occupation des principales espèces dans le Petit Lac (A) et la baie de Puno (B).

A Petit Lac

ESPECES	SURFACES (km <sup>2</sup> )	% DE LA SURFACE DE VEGETATION	% DE LA SURFACE EN EAU
<u>Elodea</u>	222	29	16
<u>Myriophyllum</u>	222	29	16
<u>Potamogeton</u>	508	41	23
près des côtes	172	23	13
en profondeur	136	18	10
<u>Schoenoplectus</u>	185	24	13
peu abondant	116	15	8
très abondant	69	9	5
<u>Chara</u>	436	58	32
Surface avec végétation	750	-	50
Surface sans végétation	607	-	44

B baie de Puno

ESPECES	SURFACES (km <sup>2</sup> )	% DE LA SURFACE DE VEGETATION	% DE LA SURFACE EN EAU
<u>Elodea</u>	185	39	31
<u>Myriophyllum</u>	227	48	38
<u>Potamogeton</u>	281	59	47
près des côtes	209	57	40
en profondeur	12	2	1
<u>Schoenoplectus</u>	238	50	39
peu abondant	69	14	11
très abondant	109	26	28
<u>Chara</u>	196	41	30
<u>Nitella</u>	2	0,5	0,3
Surface avec végétation	476	-	79
Surface sans végétation	126	-	21



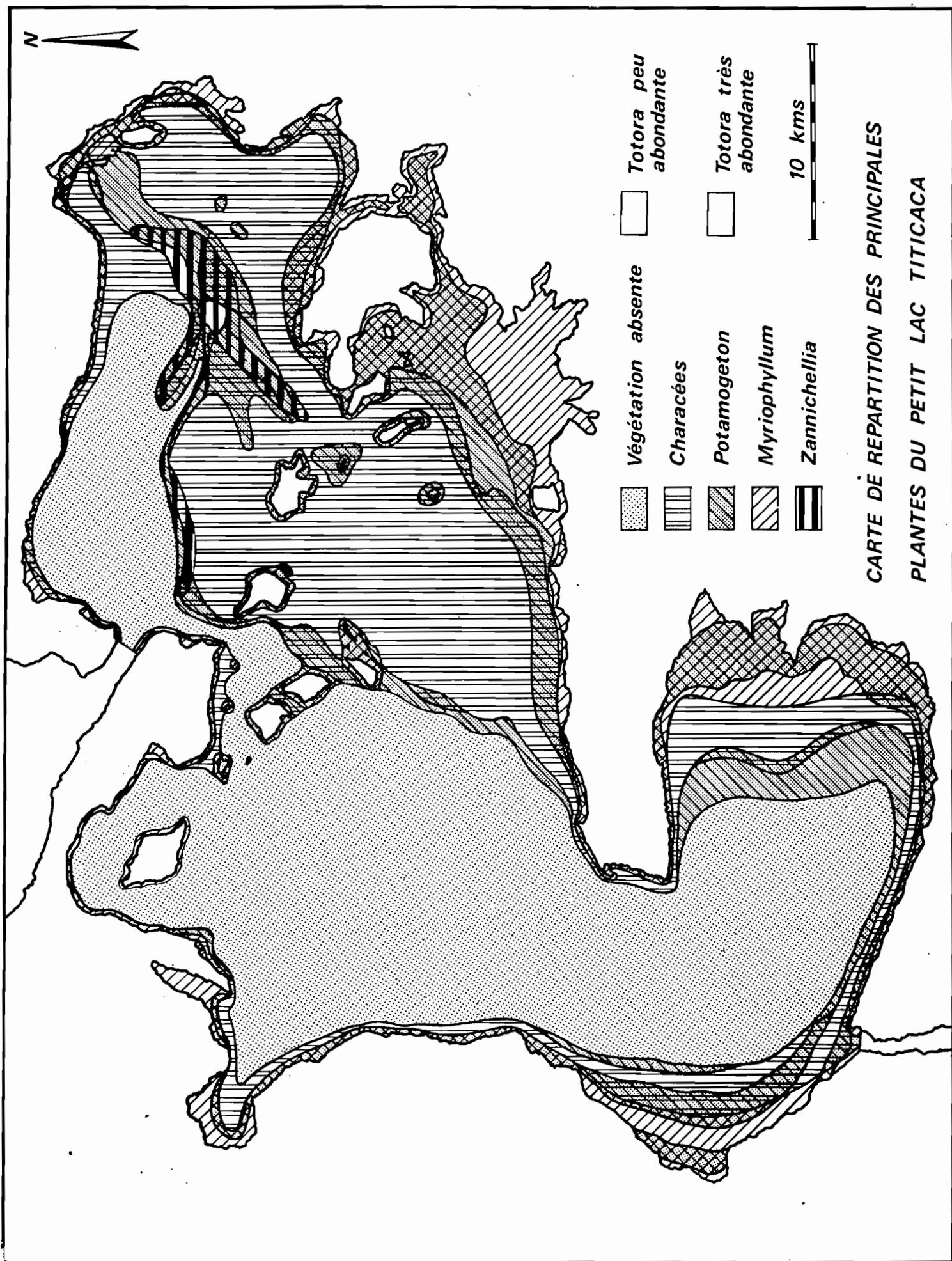
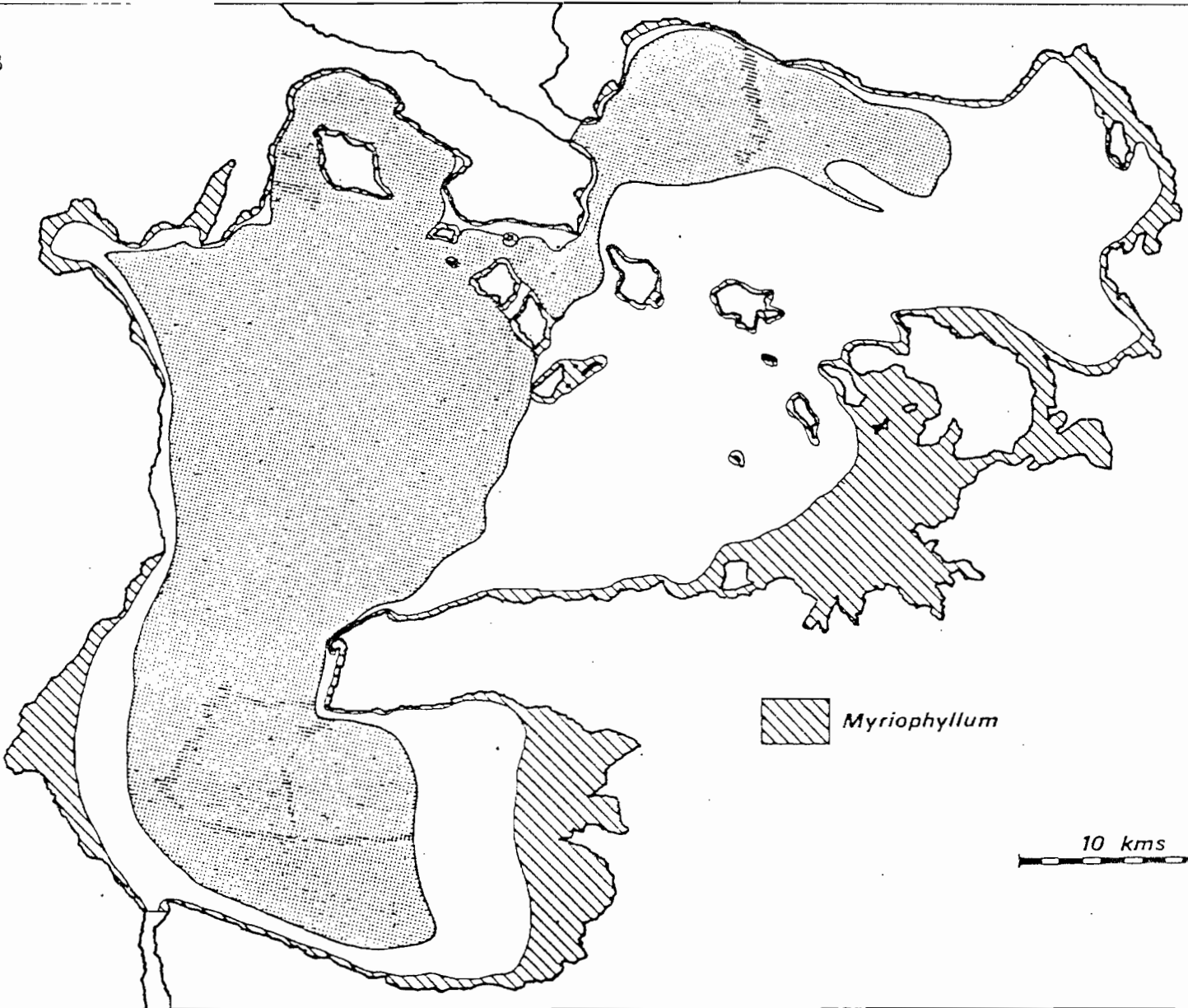



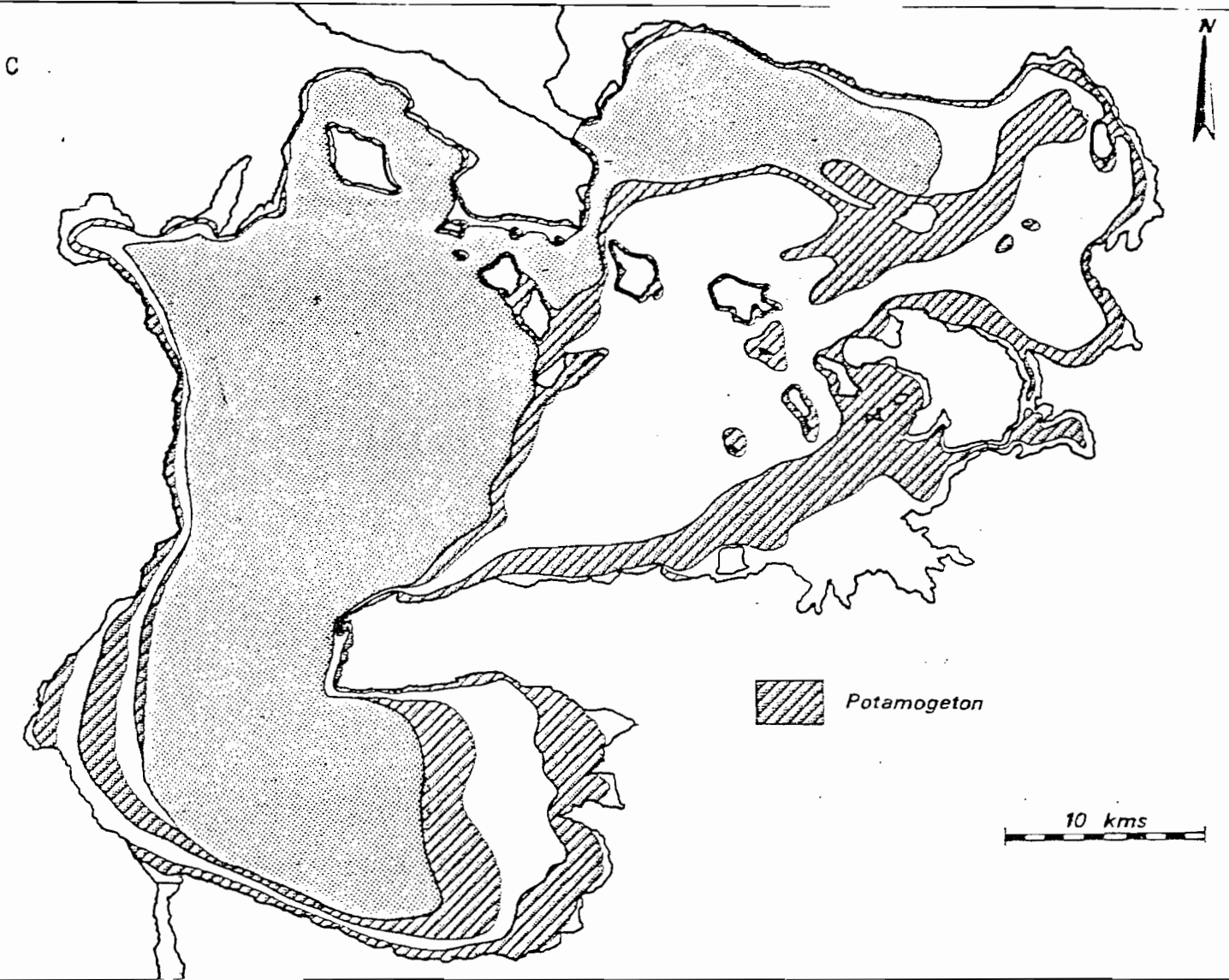
Fig.6.- Cartes de répartition de la végétation dans le Petit Lac; a- Carte globale (végétation émergée sur transparent); b- *Myriophyllum*; c- *Potamogeton*; d- *Zannichellia*; e- *Characae*.

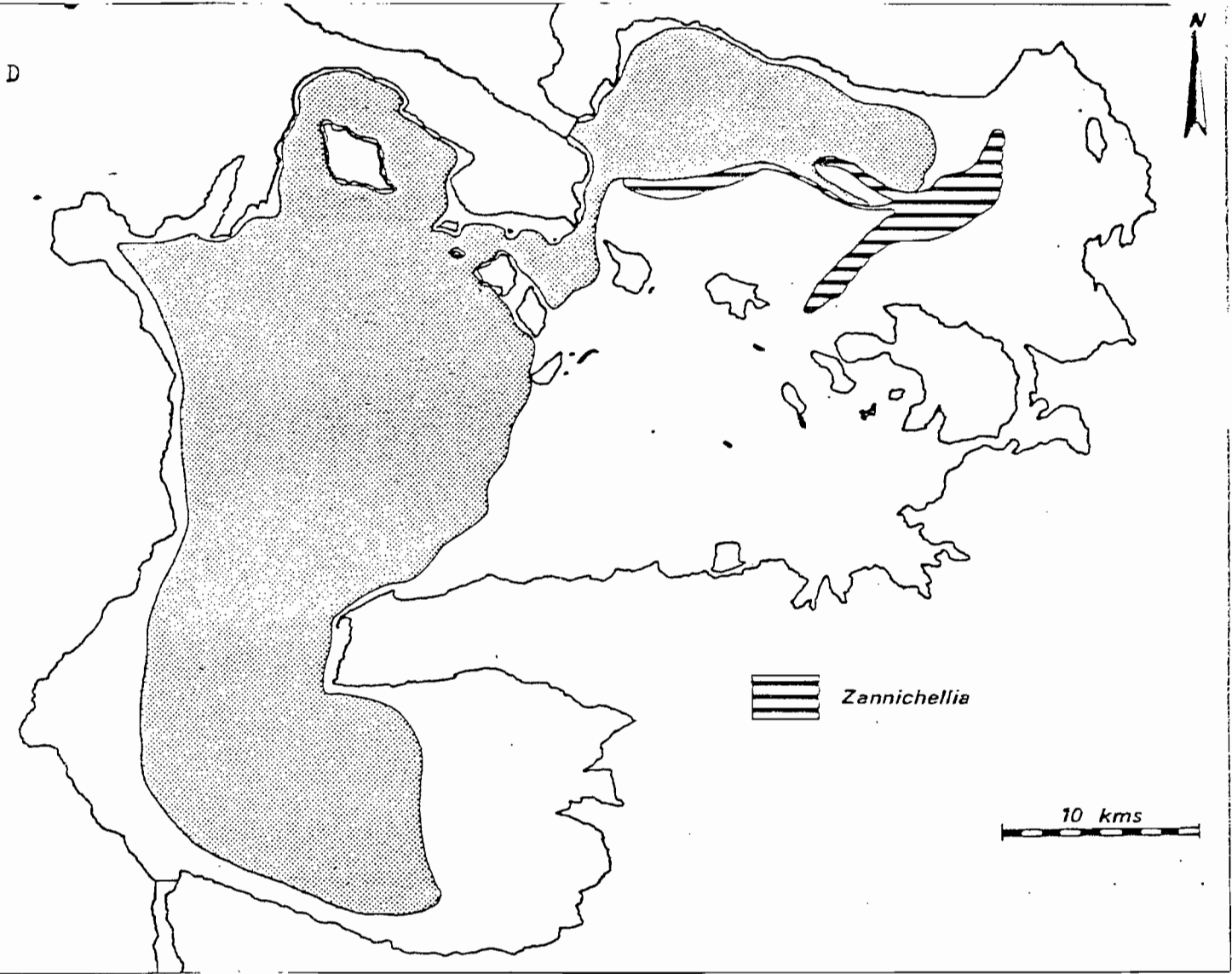
B

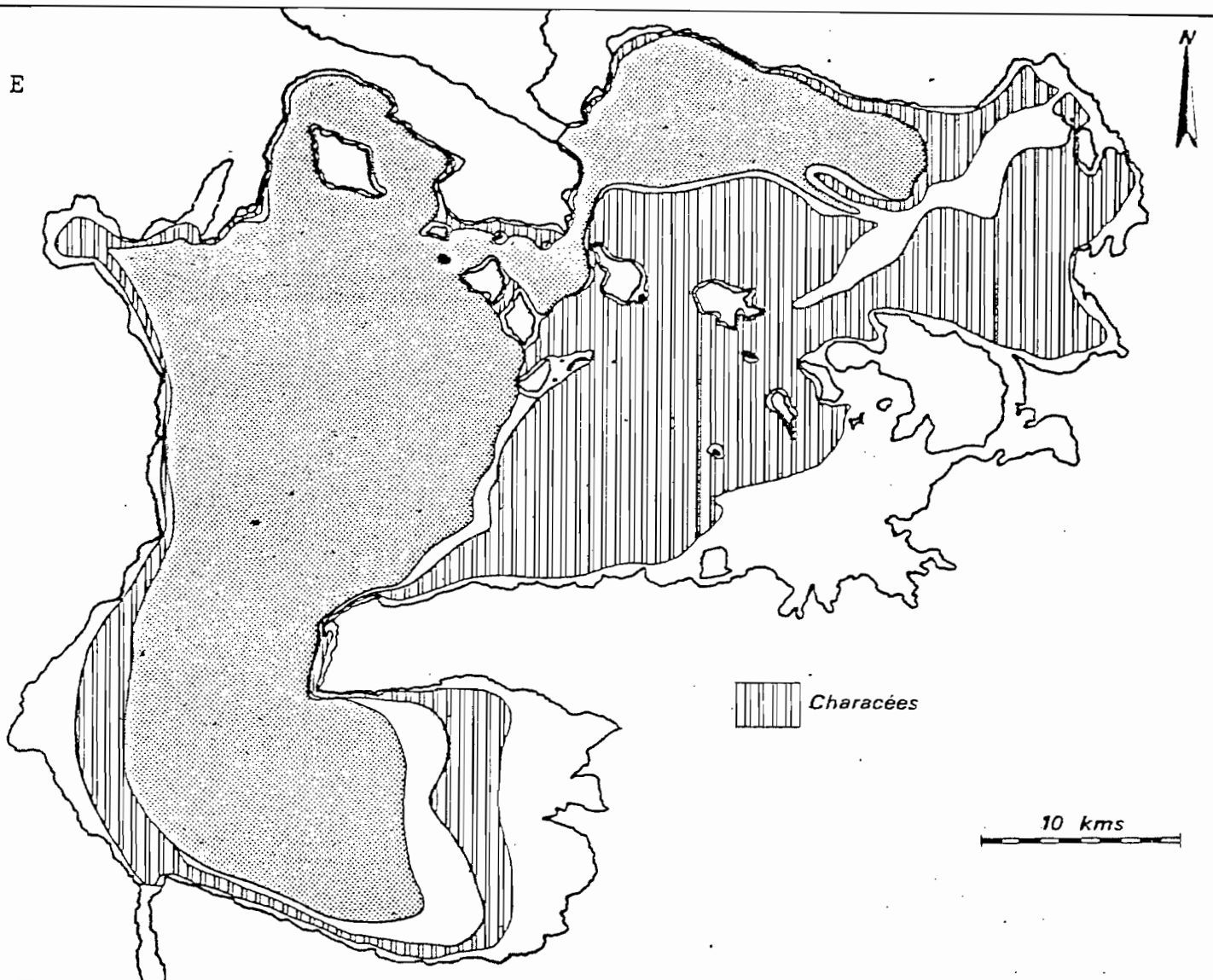


 *Myriophyllum*

10 kms







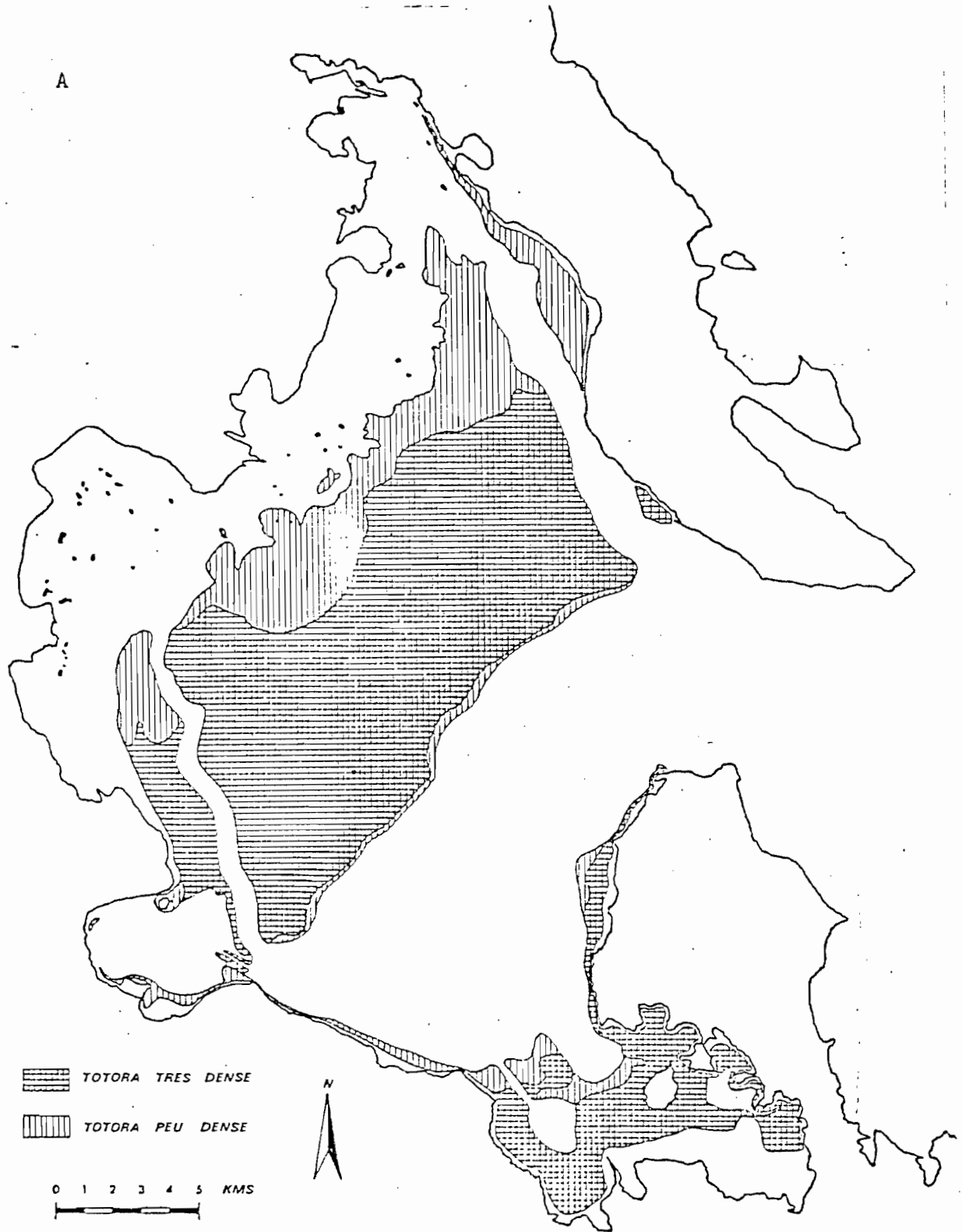
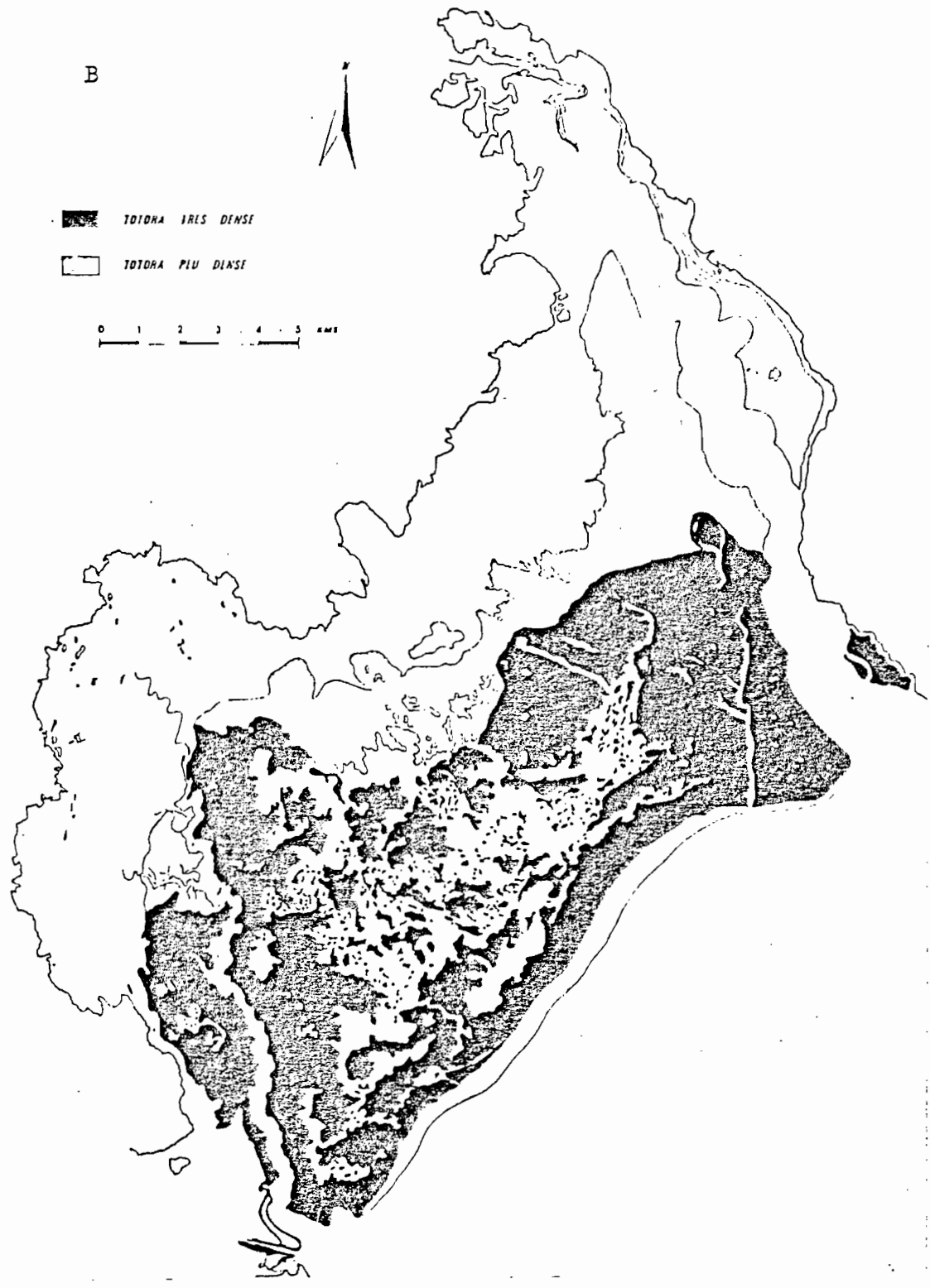
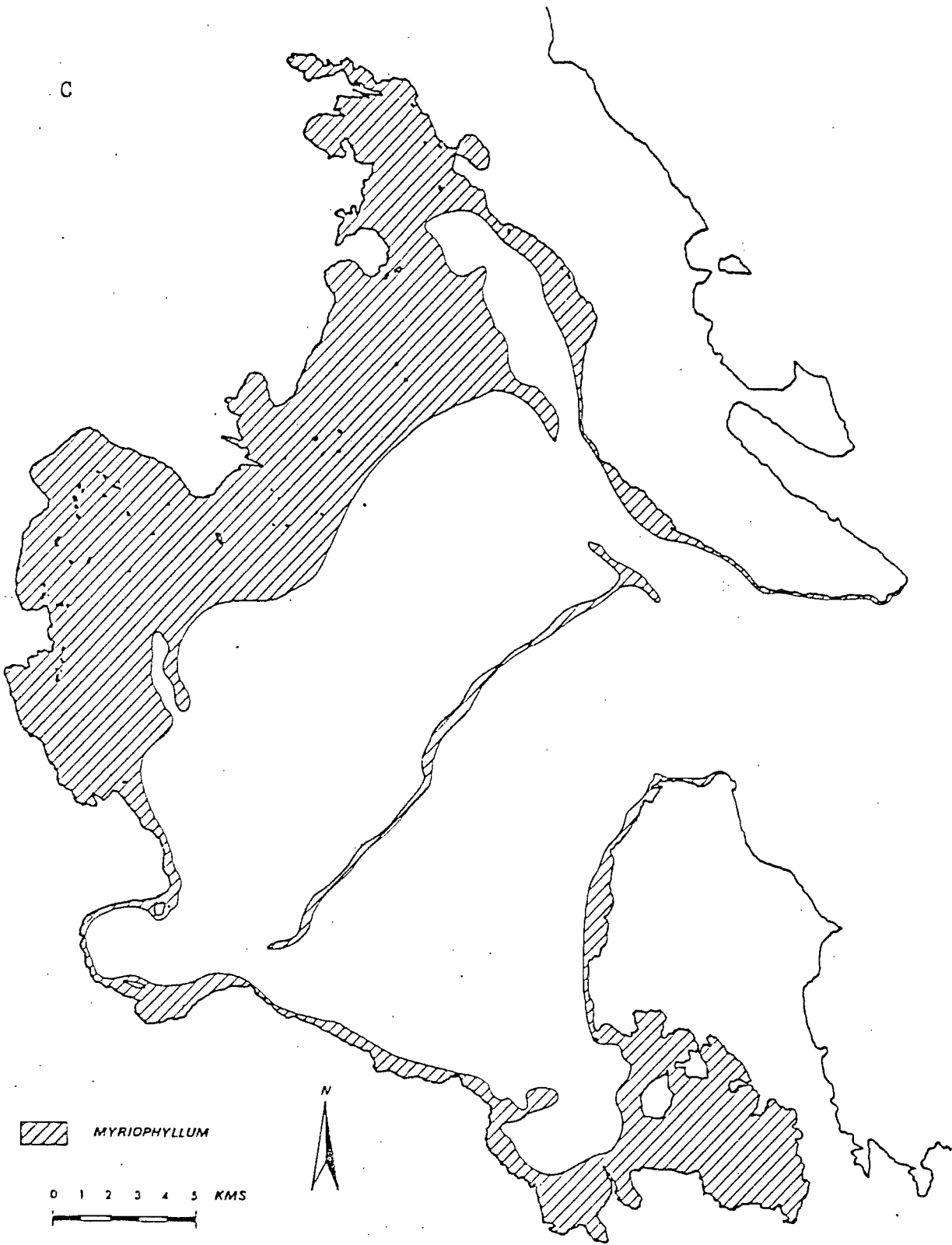


Fig. 7.- Cartes de répartition de la végétation dans la baie de Puno; a- Schoenoplectus; b- Détail de la répartition de Schoenoplectus dans la partie nord-ouest d'après des photographies aériennes noir et blanc des Services Cartographiques Péruviens (documents de 1965); c- Myriophyllum; d- Elodea; e- Potamogeton; f- Characae et bryophytes.




C



 MYRIOPHYLLUM

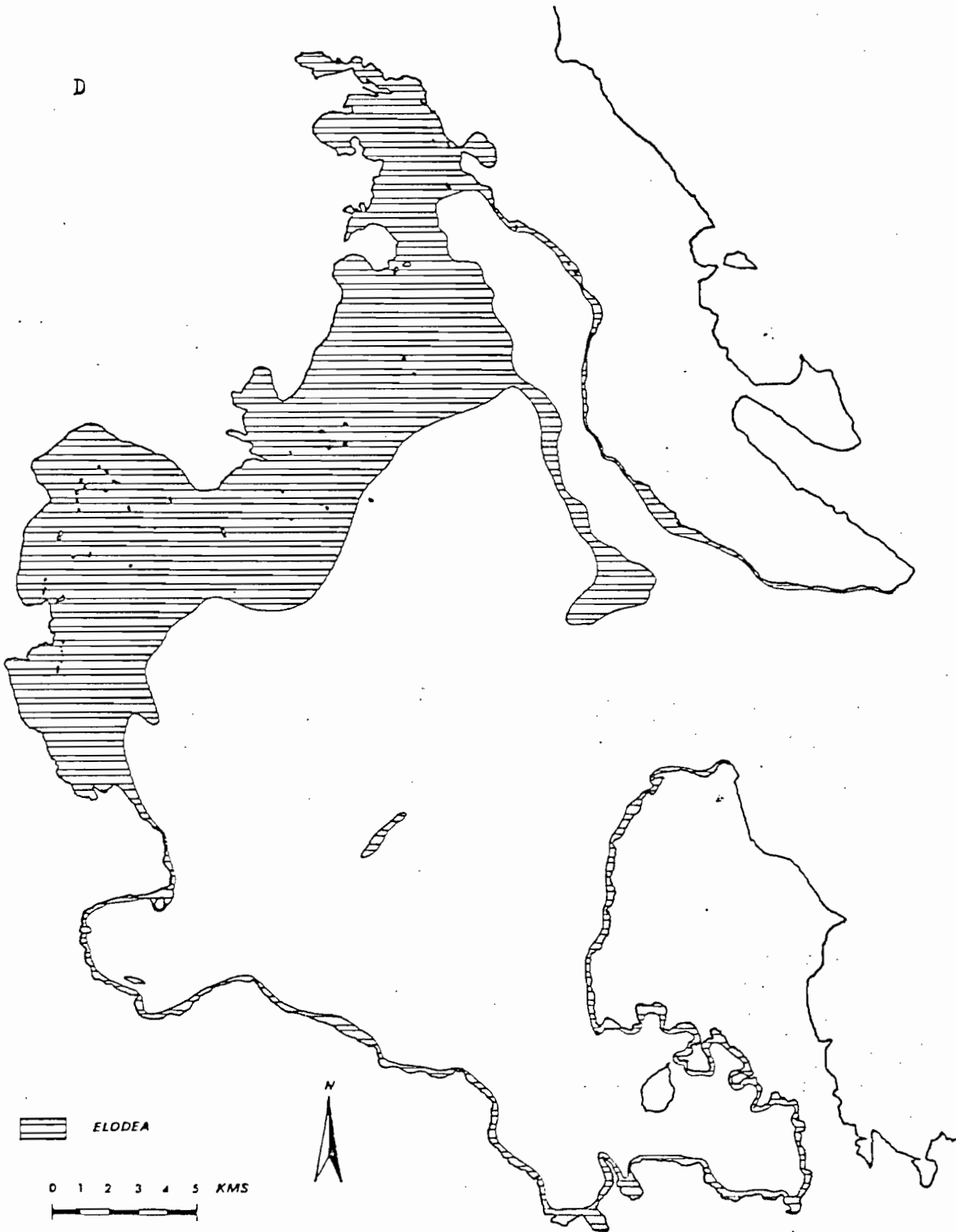
0 1 2 3 4 5 KMS



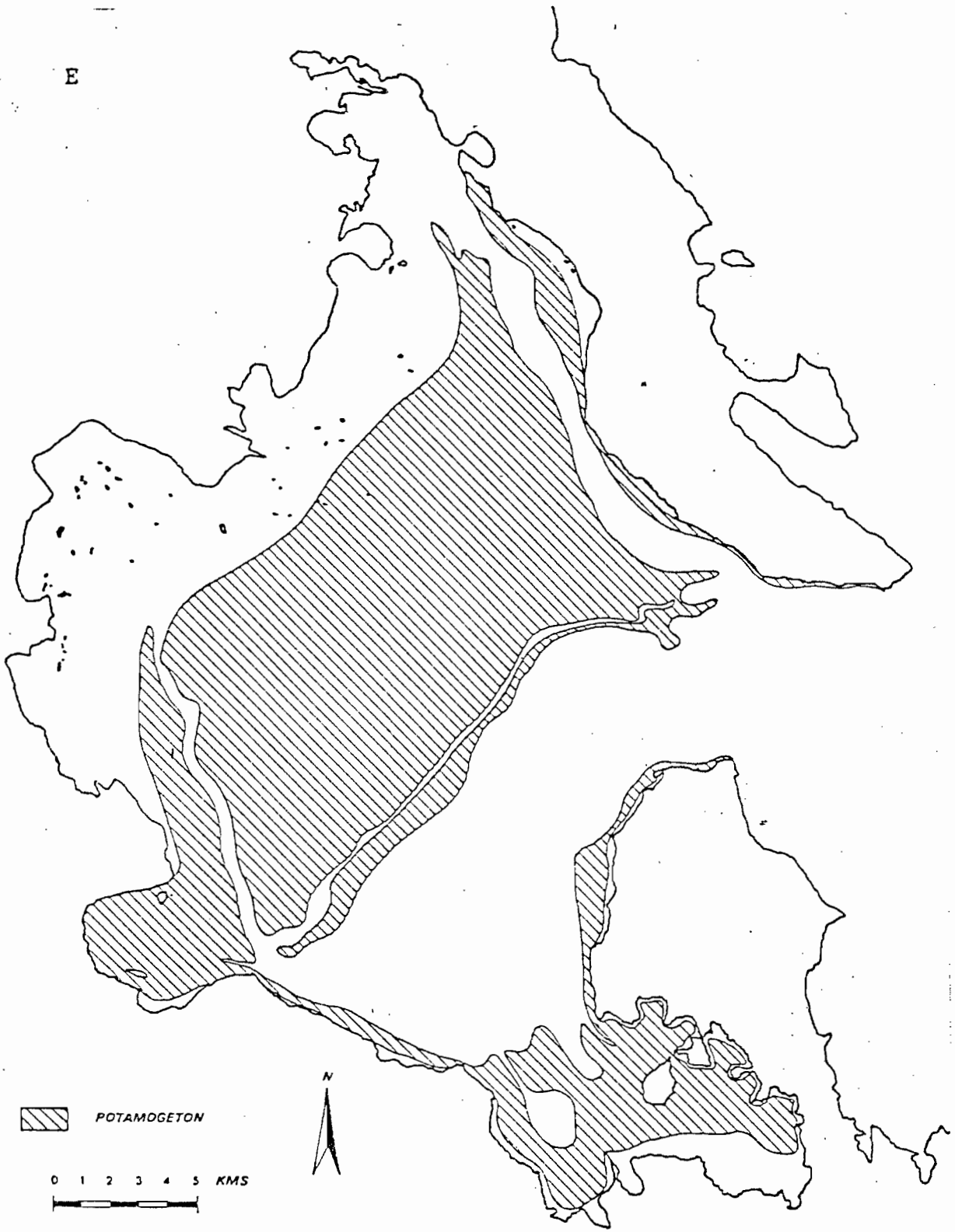
N

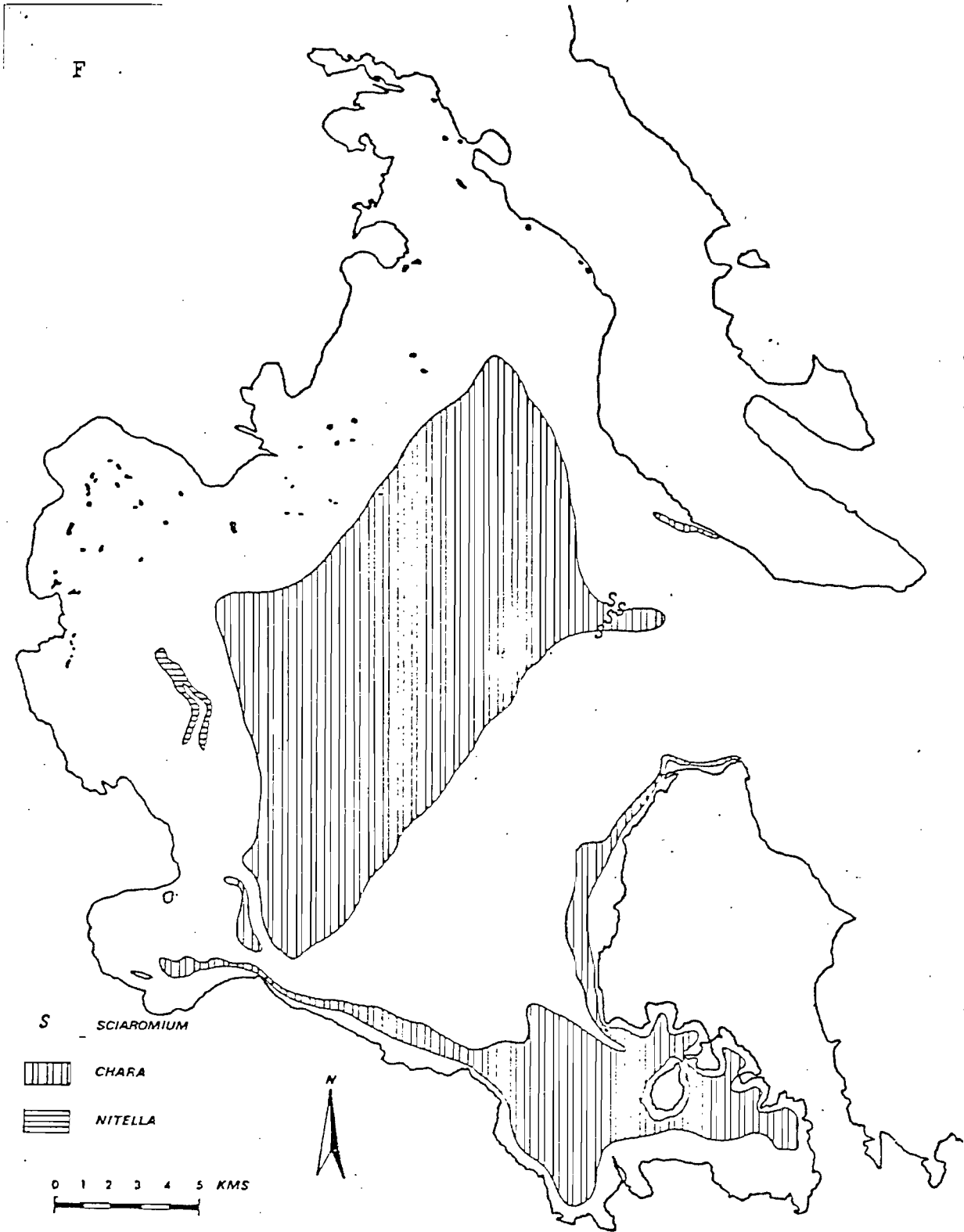


D



E





### 2.2.3. Interprétation des résultats

Que ce soit dans la Baie de Puno ou dans le Petit Lac, il est possible de distinguer six associations dont l'importance est liée directement à la bathymétrie et à la nature de la côte.

#### a) Association de bordure (0 - 0,20 mètres)

En zone abritée, à pente faible, sur des sédiments de type sableux ou argileux, se rencontre une petite ombellifère : *Lilaeopsis*. En bordure des zones inondées et à la limite de la prairie, elle ne se distingue des herbes de la pelouse environnante que par les fines cloisons de sa tige car elle ne se rencontre que rarement en fleurs. Nous n'avons d'ailleurs recueilli des échantillons fleuris que dans certaines îles flottantes du Petit Lac. Associée à *Lilaeopsis* ou occupant seule de grandes surfaces, une autre ombellifère, *Hydrocotyle* peut coloniser les bordures du Lac. Les mêmes observations faites pour *Lilaeopsis* s'appliquent à *Hydrocotyle* quant à la floraison. Elle se rencontre également à l'aplomb de zones plus profondes, ses stolons accrochés aux algues flottantes en paquet. On peut alors la considérer comme une plante semi-flottante. De ces deux espèces, *Hydrocotyle* semble nouvelle car GILSON ne la signale pas en 1939. Si la rive devient caillouteuse ou rocheuse, cette association disparaît. *Ranunculus* rencontré très rarement appartient aussi à cette association.

#### b) Association *Myriophyllum* - *Elodea* (0,20 - 2,50 mètres)

Cette association se développe particulièrement bien dans les zones abritées par les *Schoenoplectus*. Dans la baie de Puno, le *Myriophyllum* (haloragacae) occupe des surfaces assez importantes des rives à la limite des totoras très abondantes dans la zone nord-ouest. On le rencontre également à la limite sud de cette zone mais son développement est beaucoup moins prolifique. Il se rencontre également en abondance dans la Baie de Chucuito. Dans le Petit Lac, c'est également avant la limite des totoras en partant des rives que se développe le *Myriophyllum* et quelquefois après cette limite comme dans la Baie de Huarina. Dans ce dernier cas, la plante est plus petite, peu vigoureuse et non fleurie; en effet, la profondeur idéale pour une croissance maximum semble se situer entre 1,00 et 2,00 mètres. Dans ces conditions, les plantes étalent feuilles et fleurs en surface et la navigation est alors rendue pratiquement impossible. Les myriophyllaies prennent un aspect de "prairie" qui s'étend jusqu'au

rives et dans les zones inondées. Dans ces lieux peu profonds, fraîchement colonisés, la plante est alors plus petite et n'offre pas de fleurs. Le *Myriophyllum* occupe toutes les profondeurs entre 0,05 et 2,50 mètres; comme il lui est nécessaire de venir en surface pour fleurir, il faut rechercher là la raison de sa répartition; en effet, les échantillons récoltés à des profondeurs plus importantes semblent peu productifs ce qui indique une reproduction végétative peu efficace. En outre, il paraît probable que le seuil de lumière minimum incidente pour initier la production soit assez élevé.

Sous le *Myriophyllum* se rencontre *Elodea*. Seul représentant de la famille des hydrocharitaceae, elle occupe sensiblement les mêmes zones que *Myriophyllum* dans le Petit Lac et la Baie de Puno bien que sa localisation soit plus restreinte dans la Baie de Chucuito. Alors que *Myriophyllum* occupe la partie superficielle, *Elodea* colonise le fond et seules les fleurs atteignent la surface au bout d'un long filament très fragile. Il faut également rechercher dans cette nécessité de fleurir en surface la raison de répartition de cette plante limitée aux profondeurs inférieures à 2,50 mètres.

Associées à ces deux espèces il est fréquent de rencontrer quatre autres plantes : *Potamogeton*, *Zanichellia*, *Ruppia* et *Sciaromium*. *Potamogeton* occupe une surface importante de l'association *Myriophyllum - Elodea*. Plutôt en touffes dispersées, il offre des fleurs lorsque la profondeur n'excède pas 1,50 mètres. A une profondeur plus grande, la reproduction est uniquement végétative. *Zanichellia* et *Ruppia* peuvent se rencontrer également, mêler au *Potamogeton* ou en touffes isolées. Il faut signaler qu'à l'état jeune ces trois plantes sont très semblables et leur détermination sur le terrain quasi impossible. Aussi est-il probable que sur les cartes de répartition de *Potamogeton*, l'aire hachurée proche des côtes indique également la répartition probable de *Ruppia* et de *Zanichellia* en bordure. Enfin, mélangée en faible quantité à toutes ces espèces, une mousse du genre *Sciaromium* apparaît parfois. La station la plus abondante de *Sciaromium* figure sur la carte de répartition des characae de la Baie de Puno (Fig. 7f).

c) Association à *Schoenoplectus tatora* (2,50 - 4,50 mètres)

*Schoenoplectus tatora* anciennement appelé *Scirpus tatora* et communément totora est le roseau caractéristique du Lac Titicaca. Très exploitée par les riverains qui l'utilisent pour construire des bateaux (balsas), des nattes et même des maisons (comme les Urus dans la Baie de Puno), cette cyperacae occupe la moitié de la surface totale de végétation dans la Baie de Puno et près de 30% dans le Petit Lac. La limite extrême de profondeur pour la totora est de 5,50 mètres mais elle ne se développe correctement qu'à partir de 4,50 mètres. La profondeur des zones où elle est très abondante ne dépasse pas 3,00 mètres. La plante atteint couramment 4,00 mètres; des exemplaires de 6,00 mètres et plus ont été découverts. La totora est particulièrement abondante dans la partie nord-est de la Baie de Puno et la limite SW-NE est quasiment infranchissable. En fait, la zone de totoras très abondantes ne couvre pas la totalité de la surface comme le montre le dessin détaillé (Fig. 7b) tiré de photographies aériennes datant de 1965. Une fois franchie la barrière par de petits canaux, on débouche dans de grandes zones libres de totoras. Ce labyrinthe de canaux et de petits lacs internes pourrait être le résultat d'une exploitation par trop intensive de la totora. Dans le Petit Lac, les totoraies sont particulièrement bien développées dans la partie est, où l'on peut observer la succession caractéristique : totora très dense en bordure des côtes puis totoras peu abondantes plus au large, lorsque la profondeur augmente. Il faut cependant noter que la totora constitue une ressource naturelle pour les pêcheurs - agriculteurs locaux, aussi les totoraies sont - elles entretenues, exploitées et plantées. Ainsi, les zones en bordure des côtes où la bathymétrie ne permet pas une extension importante de la totora (côte sud, région de Guaqui; côte nord, région de Huatajata), la cyperacae est plantée sur les quelques dizaines de mètres propices à son développement. Il ne s'agit donc pas de totoraies naturelles et il apparaît finalement que les totoraies naturelles correspondent aux zones à totoras peu abondantes (voir annexe III).

Suivant la densité de totoras, deux types d'associations ont été mises en évidence. Si les totoras sont abondantes (plus de 50 tiges par mètre carré) la plante accompagnatrice est généralement *Potamogeton*. Le port allongé à feuilles filiformes de cette plante permet son développement même si les tiges de totoras sont relativement serrées. Ce n'est pas le cas de *Myriophyllum* dont le volume par pied est beau-

coup plus important et dont le développement serait gêné par les tiges de totoras. Quelques pieds d'*Elodea* et quelques touffes de *Sciaromium* peuvent également se développer mais de manière réduite. Si les totoras sont peu abondantes, l'association suivante pénètre déjà et les characae poussent alors aux pieds des totoras. Il est fort probable qu'une relation d'antagonisme s'établisse entre les totoras et les *Chara*; en effet, lorsque la totora est intensivement coupée, les *Chara* s'implantent et la repousse des totoras devient très faible, voire nulle. Ainsi, dans la Baie de Puno, les zones vides de totoras sont colonisées par des *Chara*. Comme nous le verrons plus loin, les *Chara* sont presque toujours seuls à occuper une surface, même si la profondeur est propice au développement d'autres espèces. Il semble donc que la libération éventuelle de substances antagonistes par les *Chara* supprime toute possibilité d'implantation pour une autre espèce. Les totoras seraient particulièrement sensibles.

d) Association de plantes flottantes commune au trois associations précédentes

Deux genres de plantes flottantes sont représentées dans le Lac Titicaca: *Lemna* et *Azolla*. Elles se rencontrent en bordure des rives, dans les zones bien abritées et tout particulièrement dans le port de Puno. On les rencontre également dans les totoras très denses. Dans les conditions idéales de protection, elles peuvent constituer une couche plurilamellaire de 0,5 à 1 centimètre d'épaisseur. Plus généralement les espèces se disposent en une seule épaisseur et sont parfois mélangées, parfois séparées. GILSON (1939) signale que le Titicaca et les lacs andins en général sont caractérisés par l'absence de plantes flottantes. Il semble donc que ces deux genres soient nouveaux pour la région, tout comme *Hydrocotyle*. En fait, des recherches dans les herbiers du Muséum d'Histoire naturelle de Paris ont permis de retrouver des échantillons récoltés par MANDON de 1857 à 1860 dans le lac ou sa région. Toutes les plantes non signalées par GILSON (*Azolla*, n° 1535 ; *Lemna*, n° 1457 ; *Hydrocotyle*, n° 573 ; *Ranunculus*, n° 873) existaient donc probablement.

e) Association à characae (4,50 - 7,50 mètres)

A partir de la limite interne des totoras, voire de la côte même lorsque les totoras sont peu abondantes ou absentes, ou de la limite externe des totoras, les *Chara* peuvent se rencontrer jusqu'à plus de 15 mètres. Cependant c'est plus généralement de 4,50 à 7,50 mètres qu'ils se rencontrent et occupent seuls d'immenses surfaces. Dans la Baie de Puno, ils occupent les vides laissés par la totora. En dehors des zones à cyperacae, leur extension est réduite car la bathymétrie est peu favorable à leur implantation. Mais dans le Petit Lac, ils couvrent 436 kilomètres carrés soit plus de 60% de la surface de végétation. Un transect choisi entre l'île de Cojata et la pointe de Taraco permet de parcourir plus de 40 kilomètres sur un fond de *Chara*. Les trois *Chara* sont soit en mélange, soit isolés sans qu'il soit possible de dégager une règle. De plus, les fluctuations des critères de détermination ainsi que les difficultés inhérentes à la systématique des characae rend toute reconnaissance hasardeuse sur le terrain. Un autre characae du genre *Nitella* n'a été trouvé que dans la Baie de Puno dans la partie la moins profonde du second canal. Les characae constituent donc l'association la plus abondante de Titicaca.

f) Association à *Potamogeton* profond (7,50 - 9,50 mètres)

Que ce soit dans la Baie de Puno ou dans le Petit Lac, nous avons rencontré, en moyenne entre 7,50 et 9,50 mètres, la même espèce de *Potamogeton* qu'auprès des rives. Cette espèce est parfois associée à *Zanichellia* comme dans la partie nord du Petit Lac. *Potamogeton* n'est jamais fleuri et se reproduit végétativement à cette profondeur; les échantillons sont vigoureux. *Zanichellia*, également en parfait état se rencontre fleuri et fructifié, la pollinisation se produisant dans l'eau.

L'explication de la présence de *Potamogeton* à une telle profondeur a été recherchée dans deux directions. Tout d'abord, l'étude des variations du niveau du Lac montre que, de 1942 à 1946, la baisse est en moyenne de 5,00 mètres par rapport au niveau actuel. Donc, à cette époque, la bande actuelle que nous repérons entre 7,50 et 9,50 mètres se situait alors entre 2,50 et 4,00 mètres, profondeurs auxquelles se rencontrent actuellement le potamot dans les totoras. Nous savons, par les travaux du botaniste de l'expédition GILSON, qu'en 1937, le potamot se trouvait à cette profondeur. La bande

de 7,50 à 9,00 mètres que nous trouvons à l'heure actuelle pourrait donc être la trace du niveau supérieur de cette époque antérieure.

La seconde hypothèse est apparue à la suite de mesures de lumière incidente à diverses profondeurs et l'on constate (voir plus loin) qu'à 2,50 mètres, dans le *Potamogeton* au milieu des totoras, la lumière incidente représente 3,3% de l'irradiance. Cette faible valeur résulte de l'abondance des sédiments en suspension, ceux-ci étant mal protégés de l'action des vagues. A 7,00 mètres, dans le potamot de profondeur, la valeur est de 3% car, bien que la profondeur ait augmenté, le sédiment est stabilisé et la lumière reçue par la plante est la même. Dans ce cas, il est donc possible que les graines ou les fragments de potamot qui viennent des côtes par flottation trouvent, lorsqu'ils tombent en ces lieux, des conditions lumineuses propices à leur développement. Les graines qui tombent avant sont "étouffées" par les *Chara*, celles qui tombent après ne trouvent plus les conditions minimales nécessaires à la germination ou à l'enracinement. Un argument supplémentaire fait pencher en faveur de la seconde hypothèse : comme nous le verrons plus loin, les productions nettes des plantes à 2,50 et 7,00 mètres sont identiques, ce qui confirme bien que, pour les plantes, les conditions sont les mêmes.

g) Synthèse de la répartition observée (Fig. 8)

En résumé, et d'un point de vue synthétique, un transect de la côte vers le large permet d'observer les successions suivantes : si les rives sont en pente douce (type "fin de prairie"), elles sont colonisées par *Lilaeopsis* ou *Hydrocotyle*. Si la zone est particulièrement bien abritée, on rencontrera également *Lemna* et *Azolla*. Si les rives sont rocheuses et plus abruptes, on rencontrera directement l'association *Myriophyllum* - *Elodea*. D'une manière générale, des rives à la limite de *Schoenoplectus* qui se situe vers 2,50 mètres de profondeur, c'est l'association caractéristique avec *Potamogeton*, *Ruppia*, *Zanichellia*, *Sciaromium* comme plantes accompagnatrices. A la limite interne de *Schoenoplectus* et suivant son abondance, se développe *Potamogeton* (*Schoenoplectus* très abondant) ou *Chara* (*Schoenoplectus* peu abondant). A la limite externe de *Schoenoplectus*, *Chara* colonise les fond jusqu'à environ 7,50

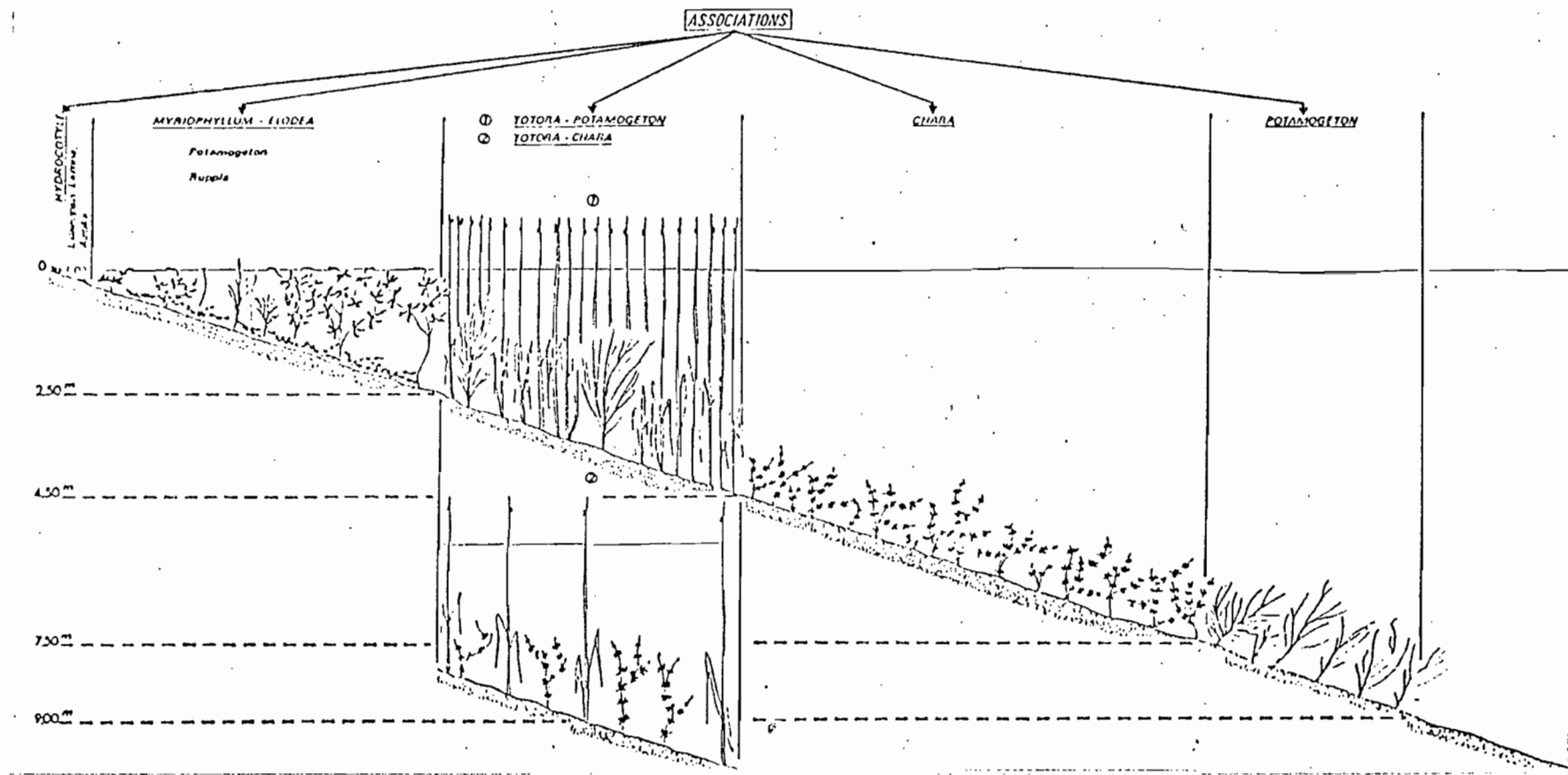


Fig. 8.- Les différentes associations de végétation supérieure du lac Titicaca.

mètres, puis, si la pente est douce, on rencontre à nouveau *Potamogeton* parfois associé à *Zanichellia* jusqu'à 9,00 mètres. On ne trouve alors plus de végétation. Cette zonation schématique est illustrée par deux transects représentatifs du Petit Lac (Fig 5a et 5b). Deux cas sont envisagés : un transect en zone peu profonde où la végétation occupe entièrement les fonds selon une succession qui correspond assez bien au schéma général (Fig. 5a). Le cas d'une côte abrupte (Fig. 5b) modifie l'importance de chaque associations et en fait disparaître tout en conservant sensiblement le schéma initial.

h) Modifications des répartitions des plantes en fonction des variations du niveau du Lac

Nous avons vu (Fig. 3) que les variations du niveau du Lac peuvent présenter une forte amplitude en quelques années. Il n'y a en effet aucune régulation ni surveillance du niveau du Lac. Prenons le cas d'une baisse du niveau par rapport au niveau actuel. Des variations entraînant des répercussions sur la distribution de la flore peuvent créer des problèmes économiques de deux types. Les plantes prélevées pour la nourriture du bétail constituent un apport non négligeable dans leur alimentation. Une disparition de ces plantes peut donc créer un manque important et une diminution du cheptel d'autant plus qu'une baisse du Lac est évidemment synchrone avec une pluviosité moindre. Au niveau de la pêche, la disparition des herbiers, en particulier ceux à myriophylle, élodée et potamot diminue les surfaces de frayères et d'abris pour les alevins. Ainsi, une baisse de 3,00 mètres ferait débiter les herbiers pratiquement au niveau des *Chara*, zone peu propice à la pêche. Dans la Baie de Puno, une baisse de cet ordre anéantirait au moins momentanément l'activité des paysans vivant de l'exploitation des totoras. On comprend que la baisse de 1941 à 1946 fut catastrophique.

Le cas d'une faible montée des eaux par rapport au niveau actuel ne peut que permettre une augmentation de la taille des herbiers. Cependant, une montée supérieure à 2,00 mètres (peu probable) entraînerait un décalage vers la côte dans la répartition des totoras et une augmentation des herbiers à *Chara*. Le potamot de profondeur pourraient éventuellement disparaître d'où une répercussion sur la pêche, certaines espèces étant limitées à ces herbiers.

### 2.3. Mesure de biomasse

#### 2.3.1. Méthodes

L'estimation de la biomasse sans prise d'échantillon, qui est basée soit sur le pourcentage de couverture de végétation, soit sur l'index feuille (mesure de la surface d'organes photosynthétiques par mètre carré de surface d'eau), ne fournit que des mesures très approximatives. De plus, la seconde méthode n'est applicable que lorsqu'il s'agit d'une végétation à grandes feuilles, ce qui n'est pas le cas dans les lacs étudiés. Il faut donc recourir à la prise d'échantillons.

La végétation a donc été récoltée en scaphandre autonome sur une surface connue (0,5 mètre carré), à proximité de Huatajata (Fig. 9), une fois par mois d'octobre 1979 à mars 1980 dans chacune des trois zones représentatives du Lac Titicaca : associations *Myriophyllum - Elodea*, *Schoenoplectus*, et *Chara*.

Le ramassage consiste à prendre toutes les plantes dont les racines sont à l'intérieur d'un quadrat et non toutes les plantes dans la projection verticale d'un quadrat. L'usage d'un scaphandre autonome permet d'adapter les méthodes d'écologie terrestre au milieu aquatique, les méthodes d'estimation à partir d'un bateau étant très limitées (WOOD, 1963; FAGER *et al.*, 1966; WOOD, HARGRAVES, 1969; SHELDON, BOYLEN, 1978). Le système racinaire est prélevé ce qui est particulièrement important pour les totoras où il peut représenter le quart de la biomasse totale. Les plantes prélevées sont soigneusement lavées et égouttées sur un séchoir. Le poids de matières fraîches (M.F.) est déterminé. Des sous-échantillons placés 24 heures ou jusqu'à poids constant à l'étuve (105 °C) puis 3 heures au four (550 °C) permettent de connaître le poids de matières sèches (M.S.) et le poids de cendres (C). De ces deux dernières valeurs, se déduit le poids de matières organiques (M.O) :

$$M.F. = M.S. + \text{Eau}$$

$$M.O. = M.S. - C$$

#### 2.3.2. Résultats (Tabl. V, Fig. 10)

a) Cas des *Chara*

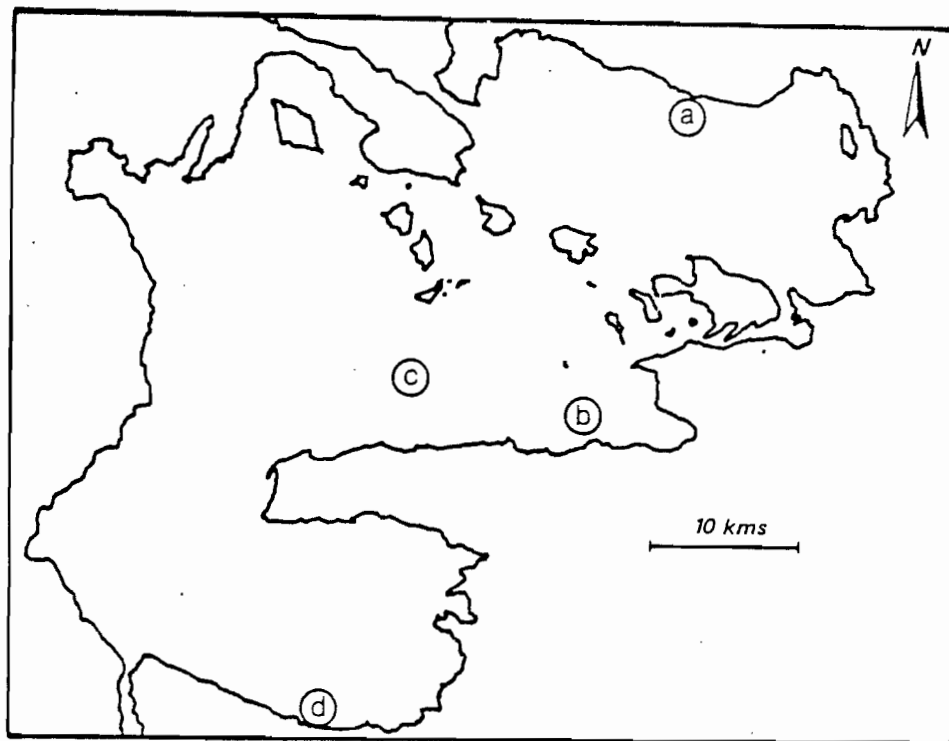


Fig. 9.- Sites de mesures de la biomasse et de la production;

- a- Huatajata: mesure de la biomasse, évaluation de la production par la méthode des coupes, la méthode à l'oxygène et la méthode de Valiela pour Schoenoplectus.
- b- Huacullani )
- c- Huacullu ) Evaluation de la production par la
- d- Guaqui ) méthode à l'oxygène.

TABLEAU V

biomasse de Chara (A), Schoenoplectus (B), Elodea, Myriophyllum (C)  
Azolla, Ruppia, Potamogeton (D) en grammes de matières fraîches  
(m.f.) et en grammes de matières sèches (m.s.) par mètre carré,  
dans le Petit Lac à Huatajata, entre octobre 1979 et mars 1980.

A Chara

Date	05.10.79	20.11.79	19.12.79	21.01.80	21.02.80	28.03.80	$\bar{x} \pm Is (0,05)$
g m.f./m <sup>2</sup>	6 834	7 756	7 204	7 230	6 905	6 058	7 099 ± 410
g m.s./m <sup>2</sup>	1 112	1 034	1 011	908	931	1 132	1 031 ± 83
% d'eau	84	87	80	87	87	83	86 ± 2

B Schoenoplectus

Date	05.10.79	19.11.79	20.12.79	21.01.80	21.02.80	28.03.80	$\bar{x} \pm Is (0,05)$	
g m.f./m <sup>2</sup>	12 078	20 667	18 306	12 822	10 152	11 346	14 395 ± 4 343	
g m.s./m <sup>2</sup>	1 258	2 359	2 091	1 304	1 070	791	1 522 ± 636	
% d'eau	90	89	89	88	90	93	90 ± 2	
nombre de tiges	124	194	190	170	142	164	155 ± 29	
Tiges vertes	% P.M.F.	60,1	60,4	59,4	60,4	63,0	60,5	61,6 ± 2,7
	% P.M.S.	02,8	63,2	61,5	60,6	63,4	61,8	63,2 ± 1,9
	% d'eau	90	88	88	88	89	93	89 ± 2
Tiges sèches	% P.M.F.	0,4	1,1	0,7	0,3	0,1	0,1	0,5 ± 0,4
	% P.M.S.	2,2	3,3	2,2	1,5	0,7	0,4	1,7 ± 1,2
	% d'eau	42	66	64	35	36	68	52 ± 17
Tiges et feuilles pourries	% P.M.F.	17,0	13,6	15,9	13,3	14,1	16,0	15,0 ± 1,6
	% P.M.S.	0,8	5,8	7,2	3,2	8,3	10,5	7,3 ± 2,0
	% d'eau	90	95	95	95	94	96	95 ± 1
Racines et rhizomes	% P.M.F.	22,5	24,9	24,0	20,0	22,8	23,4	22,9 ± 1,8
	% P.M.S.	28,2	27,7	29,1	20,7	27,6	27,3	27,8 ± 0,8
	% d'eau	88	87	86	84	87	92	87 ± 3

C Association Elodea-Myriophyllum

Date	10.10.79	21.11.79	20.12.79	23.01.80	21.02.80	28.03.80	$\bar{x} \pm Is (0,05)$
g M.F./m <sup>2</sup>	3 122	2 744	3 123	6 915	7 674	8 602	5363 ± 2783
g M.S./m <sup>2</sup>	380	329	368	515	605	622	470 ± 134
% d'eau	88	88	88	93	92	93	90 ± 3
<u>Elodea</u>							
% du P.M.F.	47,0	39,9	23,3	63,7	76,8	88,6	
% du P.M.S.	36,3	33,0	17,0	55,6	73,5	85,8	
% d'eau	91	90	91	94	92	93	
<u>Myriophyllum</u>							
nombre de tiges	46	62	54	46	52	32	
% du P.M.F.	50,6	59,3	75,8	34,9	22,9	11,3	
% du P.M.S.	63,7	66,3	82,2	42,6	26,1	14,1	
% d'eau	85	87	87	91	91	91	
Fleurs de Myric.							
% du P.M.F.	0,0	0,8	0,9	1,4	0,3	0,1	
% du P.M.S.	0,0	0,7	0,8	1,8	0,4	0,1	
% d'eau	-	90	89	91	92	92	

D Biomasse d'Azolla, Ruppia, Potamogeton

Espèce	<u>Azolla</u>	<u>Ruppia</u>	<u>Potamogeton</u>
Date	17.10.79	24.11.79	28.03.80
g M.F./m <sup>2</sup>	1 140	9 733	3 340
g M.S./m <sup>2</sup>	56	1 072	267
% d'eau	95	89	92

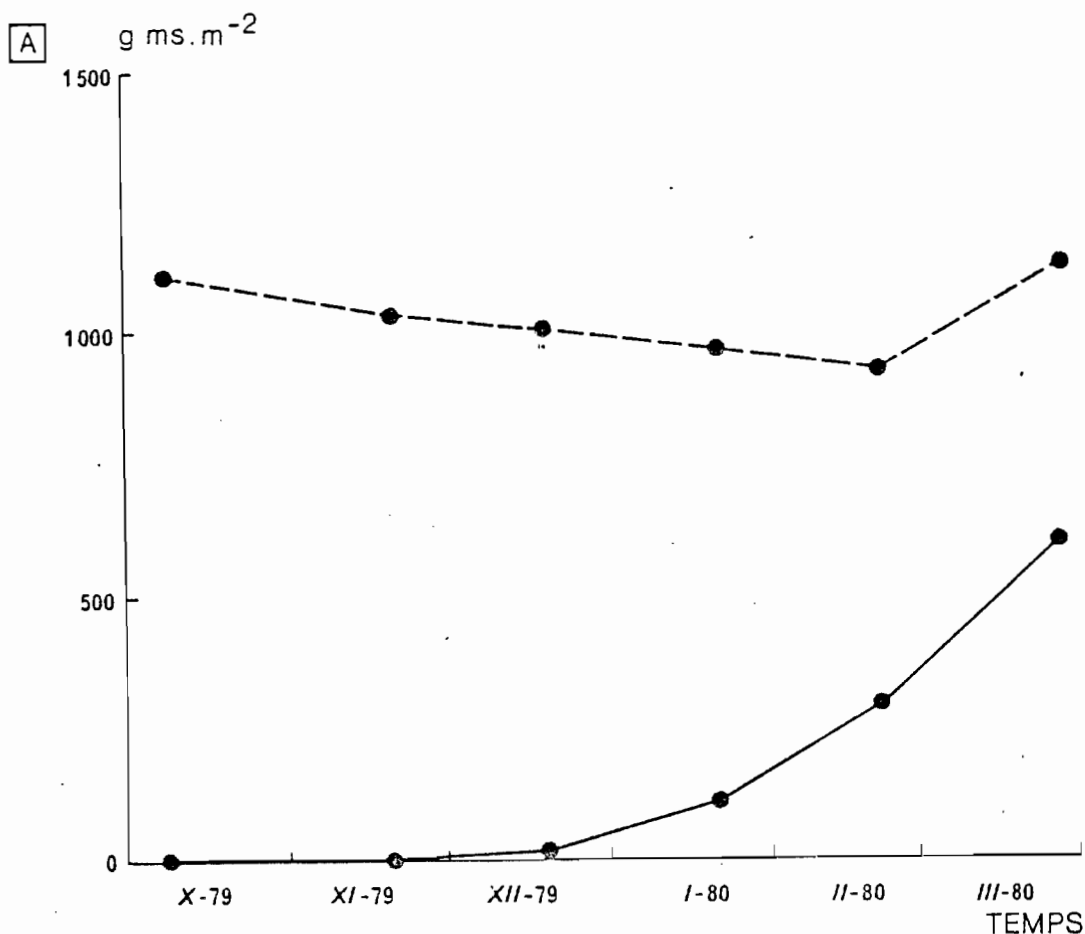


Fig. 10.- Variations de la biomasse et production des trois principales associations, d'octobre 1979 à mars 1980.

A- Chara: en pointillé, biomasse, en trait plein, production de repousse en grammes de matières sèches par mètre carré.

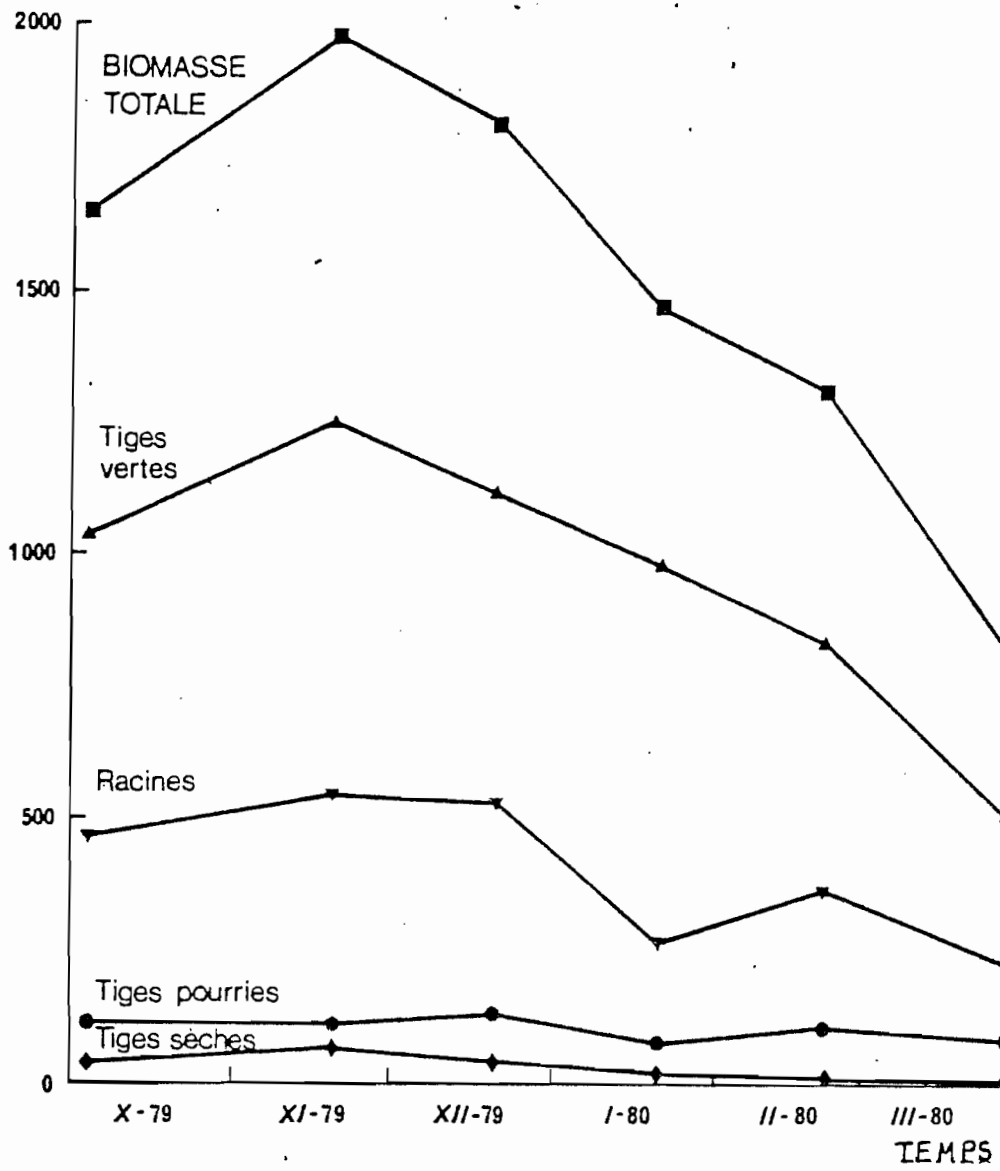
B1- Variation de la biomasse de Schoenoplectus en grammes de matières sèches par mètre carré (ramenée à 165 tiges par mètre carré).

B2- Production de repousse de Schoenoplectus en grammes de matières sèches par mètre carré (points noirs) ramenée à 165 tiges par mètre carré. Les losanges noirs indiquent l'augmentation moyenne de la longueur des tiges.

C- Biomasse (en trait pointillé) et production de repousse (en trait plein) de Myriophyllum (carrés noirs) et d'Elodea (triangles noirs) en grammes de matières sèches par mètre carré. Les valeurs pour Myriophyllum sont ramenés à 50 tiges feuillées par mètre carré.

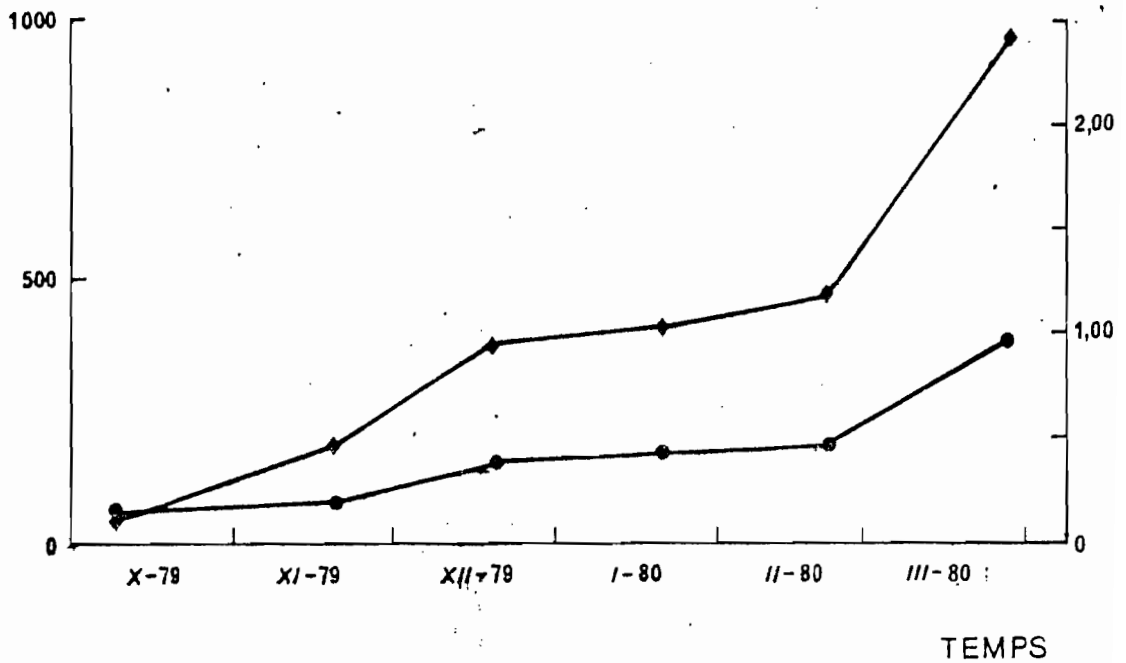
B1 g ms.m<sup>-2</sup>

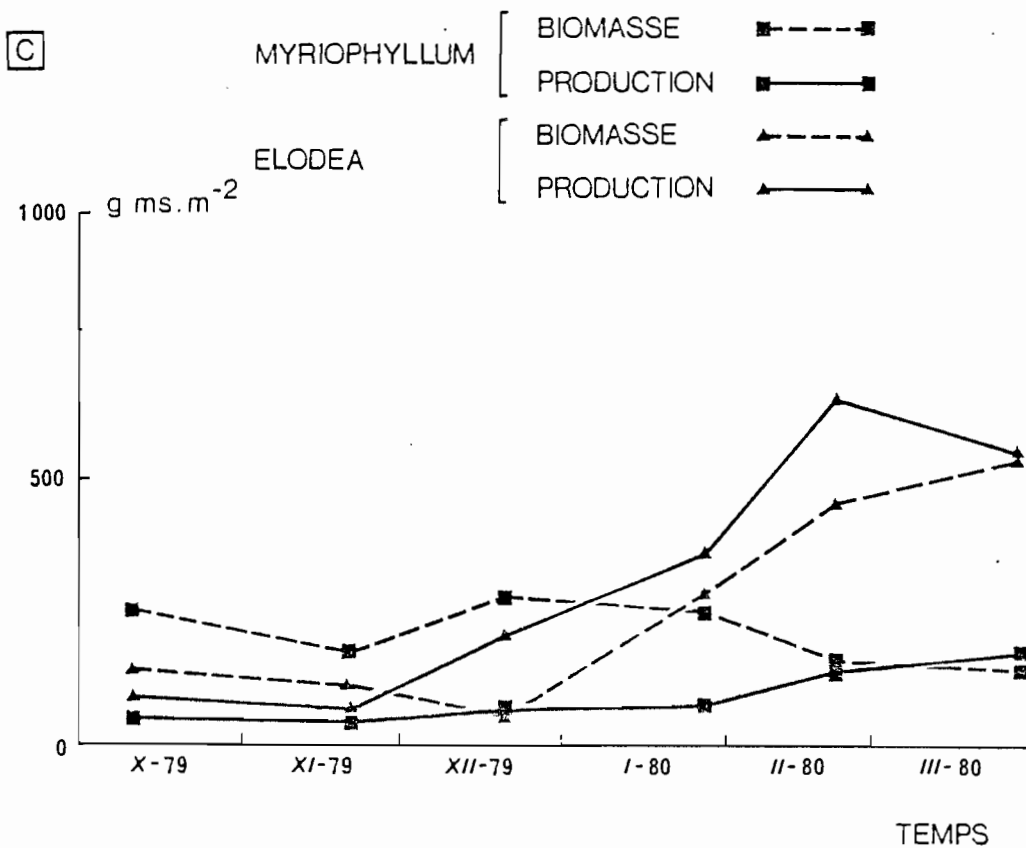
-43-



B2 g ms.m<sup>-2</sup> ●

◆ Mètres





Au cours de la période d'étude le poids de matières sèches (P.M.S.) de *Chara* peut être considéré comme constant, les variations observées étant dues à l'échantillonnage et la valeur moyenne de  $1031 \pm 83$  grammes M.S. par mètre carré doit être retenue. Avec 36,36% de M.O. (Tabl. VI), les *Chara* présentent une forte proportion de cendres due à l'abondance des composés calciques. Etant donné que la surface occupée par les characae est de l'ordre de 436 kilomètres carrés dans le Petit Lac et de 196 kilomètres carrés dans la Baie de Puno, on peut déduire de façon approximative les biomasses dans chacun de ces deux milieux; elles sont dans l'ordre égales à 450 000 tonnes et 202 000 tonnes. (Tabl. VII).

b) Cas de *Schoenoplectus*

La biomasse de totoras (Fig. 10b) semble accuser une baisse au cours de la période étudiée. En fait, c'est principalement les variations de la biomasse de tiges vertes qui sont responsables de la diminution de la biomasse totale. Il faut tenir compte des coupes effectuées par les paysans principalement durant les trois premiers mois de l'année et la zone étudiée n'a pas été épargnée. Bien qu'une diminution estivale ne soit pas à exclure, elle est peu probable, car, l'observation au cours de deux années montre qu'en permanence les totoraies sont fleuries, signe d'une stabilité physiologique des communautés.

Grâce aux résultats de la station étudiée, nous retiendrons une valeur moyenne de  $1522 \pm 636$  grammes M.S. par mètre carré avec  $165 \pm 29$  tiges, valeurs représentatives des zones à totoras abondantes. Pour les zones à totoras peu abondantes, un nombre de tiges de  $25 \pm 20$  tiges par mètre carré permet de calculer la biomasse moyenne de  $230 \pm 96$  grammes M.S. par mètre carré.

Les biomasses que l'on calcule de la même façon que pour les characae sont environ de 131 700 tonnes dans le Petit Lac et de 202 000 tonnes dans la Baie de Puno (Tabl. VII).

c) Cas de l'association *Myriophyllum - Elodea*

Comme dans le cas des *Chara* les variations observées de la biomasse (Fig. 10c) sont dues à des fluctuations dans l'échantillonnage. D'un bout de l'année à l'autre, ces plantes peuvent être trouvées en fleurs

TABLEAU VI

Matière organique en pourcentage de la matière sèche de différentes plantes du lac Titicaca.

<u>Chara</u> .....	36,36
<u>Schoenoplectus</u>	
tiges vertes .....	91,03
racines .....	90,13
<u>Myriophyllum</u> .....	85,52
<u>Elodea</u> .....	72,15
<u>Potamogeton</u> .....	83,91
<u>Ruppia</u> .....	83,53
<u>Azolla</u> .....	90,46

TABLEAU VII

Evaluation en tonnes de matières sèches des biomasses de plantes dans le Petit Lac et la Baie de Puno.

PLANTES	PETIT LAC	BAIE DE PUNO
<u>Chara</u> .....	450 000	202 000
<u>Schoenoplectus</u>		
très abondant ....	105 000	260 000
peu abondant .....	<u>26 700</u>	<u>15 900</u>
Total .....	131 700	275 900
<u>Myriophyllum</u> .....	52 200	53 300
<u>Elodea</u> .....	52 200	43 300
Association ....	<u>104 400</u>	<u>96 800</u>
<u>Potamogeton</u>		
0,00 - 2,50 m ....	4 600	7 300
7,50 - 9,00 m ....	<u>36 300</u>	<u>32 200</u>
Total .....	40 900	10 500
TOTAL .....	727 000	585 200

et il est fort probable que la biomasse reste inchangée. Une biomasse moyenne de l'association peut être retenue :  $470 \pm 134$  grammes M.S. par mètre carré, également répartie entre *Elodea* et *Myriophyllum*. La biomasse totale de *Myriophyllum* est de 52 200 tonnes dans le Petit Lac et 53 300 tonnes dans la Baie de Puno; celle d'*Elodea* de 52 200 tonnes dans le Petit Lac et 43 300 tonnes dans la Baie de Puno. (Tabl. VII).

d) *Potamogeton*, *Azolla* et *Ruppia*

Ces plantes sont généralement dispersées dans différents types d'associations, ce qui fait qu'elles ont des biomasses au mètre carré très variable.

La biomasse de *Potamogeton* lorsque ceux-ci sont en association, a une valeur qui varie autour de 27 grammes M.S. par mètre carré. En dehors de toute association, dans certaines zones du Petit Lac plus profondes, la densité observée est au moins dix fois plus forte, soit en moyenne 267 grammes M.S. par mètre carré. La biomasse totale compte tenu de ces différences de densité et de surfaces colonisées est de 40 900 tonnes dans le Petit Lac et de 10 500 tonnes dans la Baie de Puno. (Tabl. VII).

A titre indicatif sont fournies les biomasses d'*Azolla* : 56 grammes M.S. par mètre carré, et de *Ruppia* : 267 grammes M.S. par mètre carré, lorsqu'ils colonisent seuls une surface; ce sont donc les valeurs maximum de biomasse que l'on peut trouver pour ces espèces.

e) Bilan

La comparaison des biomasses globales dans le Petit Lac et la Baie de Puno montre que les *Chara* constituent une part importante de la biomasse totale : 62% dans le Petit Lac, 35% dans la Baie de Puno. La biomasse de *Schoenoplectus* est cependant plus importante dans la Baie de Puno : 47% contre 18% dans le Petit Lac. Ces deux associations représentent dans les deux cas plus de 80% de la biomasse totale. La morphologie du fond est responsable des différences observées. Les fonds propices à l'implantation des *Chara* qui sont compris entre 4,50 et 7,50 mètres représentent une surface plus réduite dans la Baie de Puno.

L'association *Myriophyllum - Elodea* se place dans les deux cas en troisième position avec des biomasses globales sensiblement égales.

Les potamots présentent une aire de répartition importante mais leur densité étant moindre, leur participation à la biomasse globale reste faible (6% dans le Petit Lac, 2% dans la Baie de Puno).

#### 2.4. Mesures de production

La biomasse constante ou peu variable supprime toute estimation de la productivité à partir de la biomasse maximum. Parmi les autres méthodes existantes basées sur la détermination de la vitesse du métabolisme, seule la METHODE A L'OXYGENE en chambre claire et obscure était réalisable. Cette méthode présente de nombreux désavantages et a nécessité plusieurs adaptations. L'annexe II a pour but de dresser la liste des inconvénients inhérents à cette méthode ainsi que les adaptations proposées. Le principal problème de cette méthode étant une surestimation de la production, une autre méthode a été mise au point afin d'approcher davantage la véritable valeur de production; nous l'appellerons METHODE DES COUPES. Dans le cas des totoras, les plantes se prêtent facilement à une mesure de la biomasse morte ce qui permet une estimation de la production nette à partir de la METHODE DE VALIELA.

Le broutage n'a pu être estimé. La plupart des macrophytes ne le subissent que faiblement car les mollusques en particulier broutent le périphyton et les parties mortes des plantes. Il peut atteindre 1 à 5% de la biomasse maximum. Enfin le broutage peut stimuler la productivité (WESTLAKE, 1965).

##### 2.4.1. Méthode à l'oxygène et résultats

Il s'agit d'une méthode classique par incubation. Toutefois elle n'est pas entièrement satisfaisante. Aussi quelques améliorations sont-elles proposées (voir annexe II).

Divers lieux d'incubation ont été retenus (Fig. 9) dans les trois principales parties du Petit Lac, pour les plantes caractéristiques. Les profondeurs d'incubation retenues correspondent aux profondeurs des parties de plantes utilisées.

Les productions par espèce exprimées en milligrammes d'oxygène par gramme de matières sèches et par heure sont les suivantes :

Valeurs de PRODUCTIONS NETTES :

<i>Elodea</i>	entre	6,34	et	11,26
<i>Ruppia</i>	°	1,64	°	3,10
<i>Myriophyllum</i>	°	2,27	°	4,57
<i>Potamogeton</i>	°	1,67	°	3,10
<i>Chara</i>	°	1,56	°	3,48

(Voir Tabl. VIII)

Les variations de la production ont été analysées en fonction de la région et de l'énergie reçue<sup>(1)</sup>. Pour cela les résultats ont été traités à l'aide du test statistique de BRENNEMAN qui permet de comparer les moyennes de deux groupes de mêmes effectifs afin de comparer les différentes stations (Tabl. VIII et IX ; Fig. 11). Ce test fait apparaître que, au sens statistique :

- Les trois lieux de mesure d'*Elodea* sont également productifs quelle que soit l'énergie reçue qui représente 27 à 33% de l'irradiance (profondeur d'incubation : 0,30 mètres) (Fig. 12 et 13). Les respirations sont différentes. Ces plantes sont plus productives que les autres.

- Les deux lieux de mesure de *Myriophyllum* ont des productions identiques malgré des énergies reçues très différentes (24 à 27% de l'irradiance à 0,40 mètres). Leurs productions sont comparables à celles

---

(1) Des mesures de l'irradiance et de la lumière incidente sont nécessaires afin de calculer l'efficacité photosynthétique des plantes étudiées; elles ont été faites à l'aide d'une cellule LICOR toutes les 10 minutes durant les périodes d'incubation. L'intégration de la courbe obtenue utilise la méthode d'approximation de SIMPSON.

TABLEAU VIII

Production brute, production nette et respiration en milligrammes d'oxygène par gramme de matières sèches et par heure de cinq plantes du lac Titicaca. Les échantillons sont incubés trois heures de 10 heures à 13 heures, et les résultats sont la moyenne de trois échantillons éclairés et de trois échantillons obscurs.

PLANTES	PROF. (m)	LIEU	PROD. BRUTE	PROD. NETTE	RESPIRATION
<u>Elodea</u>	0,30	Huatajata	8,54 ± 1,24	7,67 ± 0,93	0,87 ± 0,31
	0,30	Huacullani	8,44 ± 0,97	6,93 ± 0,59	1,51 ± 0,38
	0,30	Guaqui	10,40 ± 3,45	8,30 ± 2,96	2,10 ± 0,49
<u>Ruppia</u>	0,30	Huatajata	3,75 ± 1,52	2,37 ± 0,73	1,38 ± 0,79
<u>Myriophyllum</u>	0,40	Huatajata	4,33 ± 1,94	3,46 ± 1,11	0,87 ± 0,83
	0,40	Huacullani	3,73 ± 1,19	3,38 ± 1,11	0,35 ± 0,08
<u>Potamogeton</u>	2,50	Huatajata	3,10 ± 0,48	2,76 ± 0,34	0,34 ± 0,14
	2,50	Huacullani	2,57 ± 0,58	2,21 ± 0,54	0,36 ± 0,04
	7,00	Huacullu	2,81 ± 0,60	2,28 ± 0,51	0,53 ± 0,09
<u>Chara</u>	3,00	Huatajata	2,48 ± 0,46	1,85 ± 0,29	0,63 ± 0,17
	3,00	Huacullu	2,32 ± 0,19	1,96 ± 0,17	0,36 ± 0,02
	3,00	Guaqui	2,37 ± 0,55	2,08 ± 0,48	0,29 ± 0,07
	9,50	Huatajata	3,95 ± 0,72	3,12 ± 0,36	0,83 ± 0,36

TABLEAU IX

Résultats du test de Breneman. L'hypothèse nulle est : les échantillons sont différents. Un signe + indique que les échantillons sont statistiquement différents, un signe - qu'ils sont semblables. Pour 4ddl,  $t_{0,05} = 2,776$ .  
 La partie du tableau en haut à droite indique les résultats pour la comparaison des respirations, la partie en bas à gauche ceux pour les productions nettes.

	Elodea; 0,30m Huatajata	Elodea; 0,30m Huacullani	Elodea; 0,30m Guaqui	Myriophyllum; 0,40m Huatajata	Myriophyllum; 0,40m Huacullani	Potamogeton; 2,50m Huatajata	Potamogeton; 2,50m Huacullani	Potamogeton; 7,00m Huacullu	Chara; 3,00m Huatajata	Chara; 3,00m Huacullu	Chara; 3,00m Guaqui	Chara; 9,50m Huatajata	Ruppia; 0,30m Huatajata
Elodea; 0,30m Huatajata.	X	+	+	X	+	+	+	+	-	+	+	-	-
Elodea; 0,30m Huacullani	-	X	+	X	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Elodea; 0,30m Guaqui	-	-	X	X	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Myriophyllum; 0,40m Huatajata	+	+	+	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Myriophyllum; 0,40m Huacullani	+	+	+	-	X	-	-	+	+	-	-	+	+
Potamogeton; 2,50m Huatajata	+	+	+	-	-	X	-	+	+	-	-	+	+
Potamogeton; 2,50m Huacullani	+	+	+	+	-	-	X	+	+	-	-	+	+
Potamogeton; 7,00m Huacullu	+	+	+	+	-	-	-	X	-	+	+	-	+
Chara; 3,00m Huatajata	+	+	+	+	+	+	-	-	X	+	+	-	-
Chara; 3,00m Huacullu	+	+	+	+	+	+	-	-	-	X	-	+	+
Chara; 3,00m Guaqui	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	X	+	+
Chara; 9,50m Huatajata	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	X	-
Ruppia; 0,30m Huatajata	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X

PRODUCTION NETTE

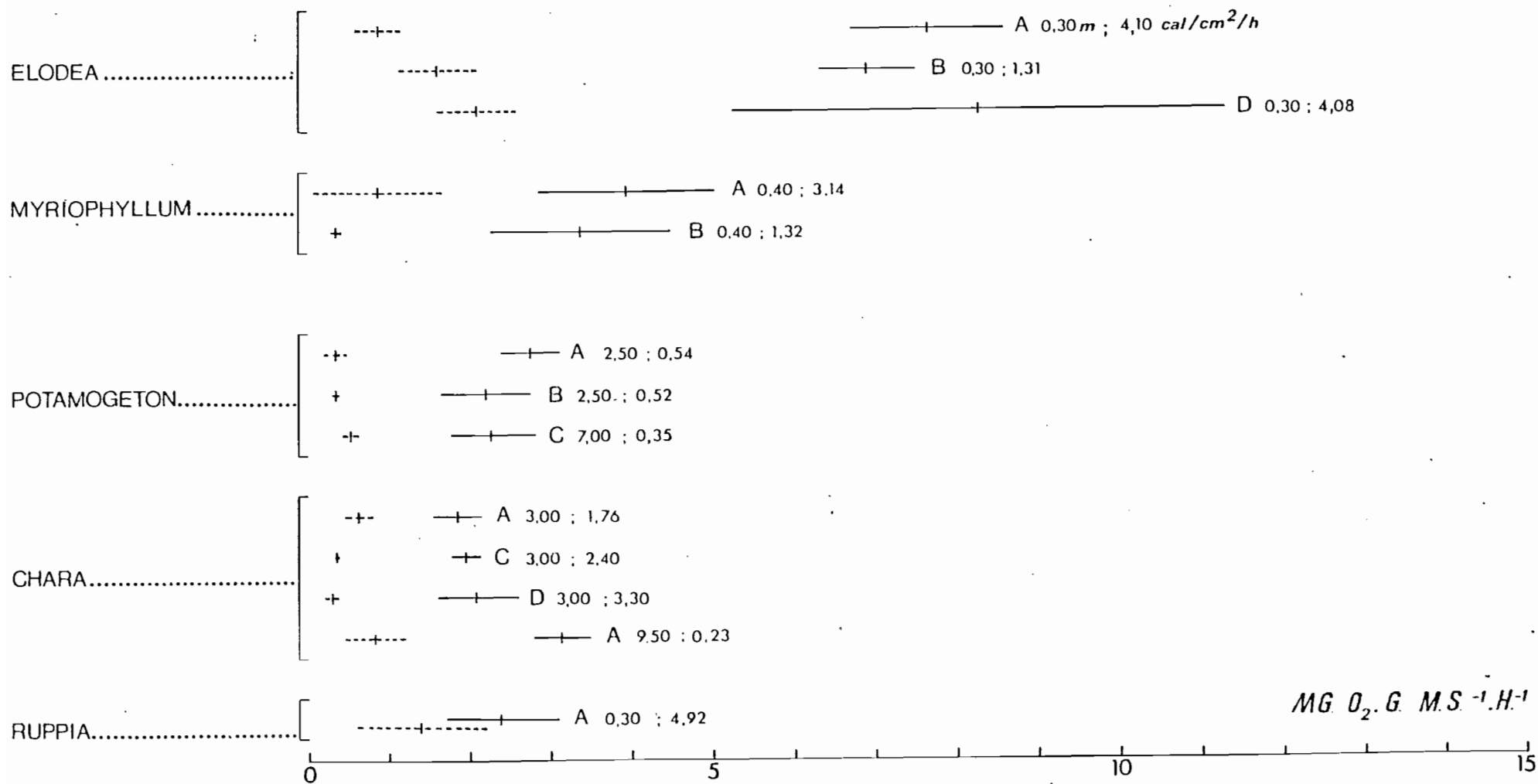


Fig. 11.- Production et respiration d'oxygène des macrophytes incubés. La production (trait plein) et la respiration (trait pointillé) sont exprimés en milligrammes d'oxygène par gramme de matières sèches et par heure. Les incubations ont été faites à Huatajata (A), Huacullani (B), Huacullu (C) et Guaqui (D) (voir Fig. 9). Comme l'indique la première ligne du schéma, le premier chiffre après le trait figurant la production fournit la profondeur d'incubation, le second l'énergie reçue (lumière incidente) en calories par centimètre carré et par heure. Les intervalles de sécurité ( $p = 0,10$ ) sont calculés à partir des résultats de trois échantillons.

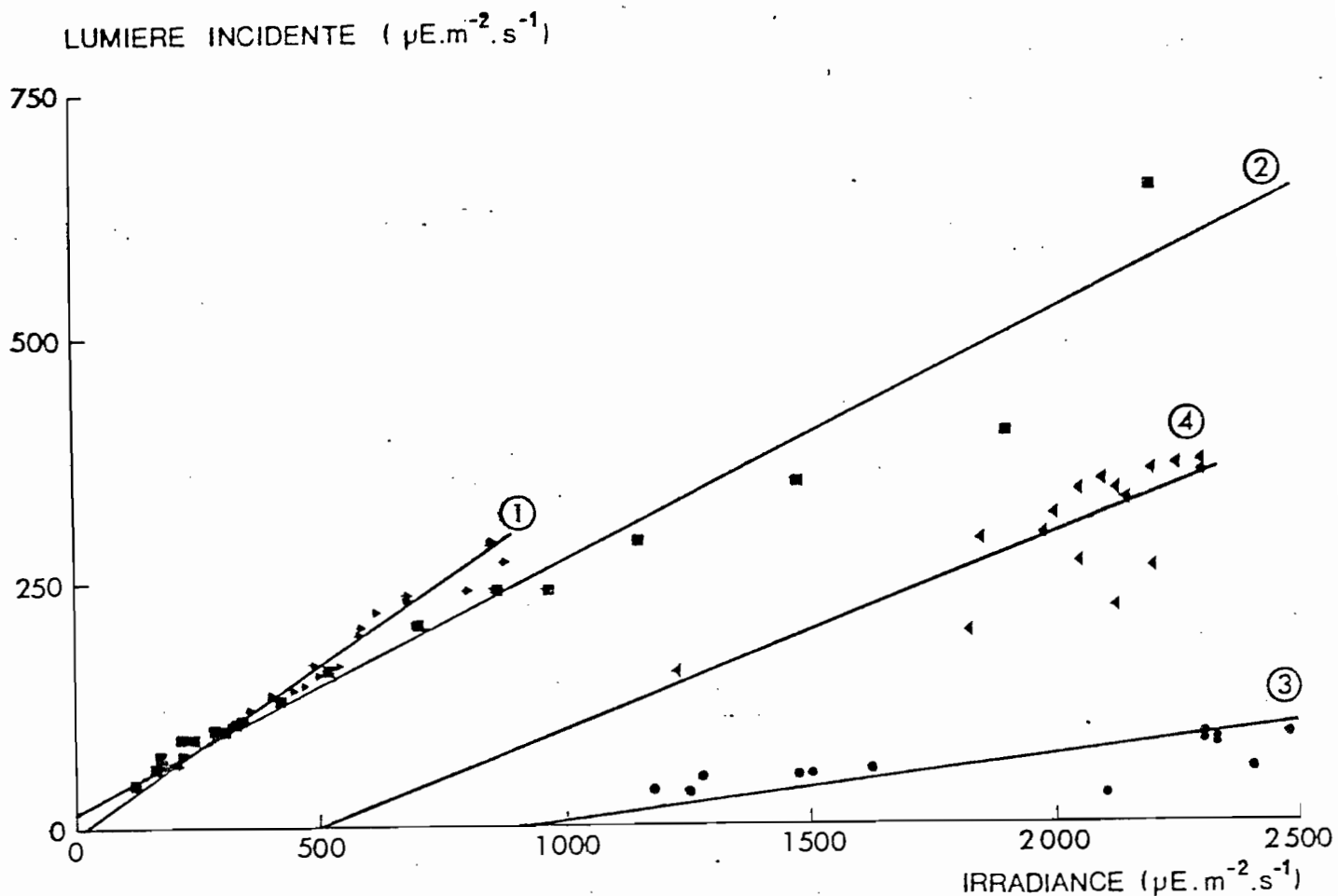


Fig. 12.- Corrélations entre l'irradiance et la lumière incidente (en microeinsteins par mètre carré et par seconde) à Huacullani et Huacullu (points b et c de la fig. 9) pour diverses profondeurs:

1- 0,30 m, Huacullani (incubation Elodea)

$$Y = 0,330 X - 0,836 \quad R = 0,985 \text{ significatif à } 0,001$$

2- 0,40 m, Huacullani (incubation Myriophyllum)

$$Y = 0,243 X + 22,843 \quad R = 0,979 \text{ significatif à } 0,001$$

3- 2,50 m, Huacullani (incubation Potamogeton peu profond)

$$Y = 0,039 X - 8,711 \quad R = 0,781 \text{ significatif à } 0,001$$

4- 3,00 m, Huacullu (incubation Chara)

$$Y = 0,202 X - 109,946 \quad R = 0,783 \text{ significatif à } 0,001$$

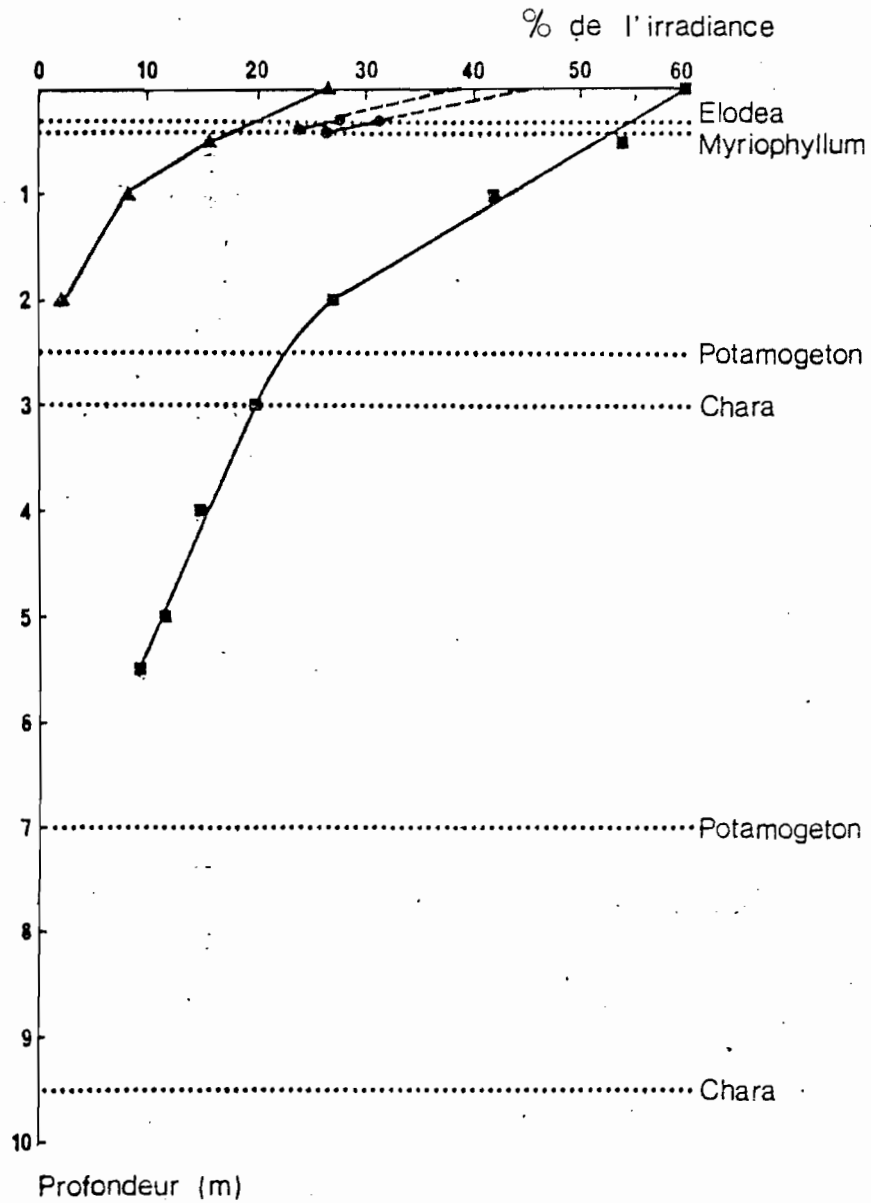


Fig. 13.- Lumière incidente exprimée en pourcentage de l'irradiance dans les trois principales associations: triangles, zone à Schoenoplectus points, zone à Myriophyllum-Elodea; carrés, zone à Chara. Les pointillés indiquent les profondeurs d'incubation des plantes en vue d'évaluer leur production par la méthode à l'oxygène.

de *Potamogeton* (en partie), au *Chara* incubé à 9,50 mètres et à *Ruppia*.

- Les *Potamogeton* ont des productions équivalentes malgré des profondeurs d'incubations différentes. Seul le *Potamogeton* incubé à Huatajata semble produire plus que les *Chara* de 3,00 mètres et autant que les *Chara* de 9,50 mètres. Ils ont tous la même production que *Ruppia*. La lumière incidente représente 3% de l'irradiance que ce soit à 2,50 ou à 7,00 mètres (Fig. 12 et 13).

- Les *Chara* de 3,00 mètres, malgré trois énergies recues différentes et qui représentent 15 à 21% de l'irradiance, produisent autant. Les *Chara* de 9,50 mètres qui reçoivent seulement 1% de l'irradiance produisent plus que ceux de 3,00 mètres.

- Les *Ruppia* produisent autant que les autres espèces sauf *Elodea*.

Les valeurs moyennes de productions nettes établies à partir des séries équivalentes dégagées par le test sont les suivantes :

A 0,30 mètres	.....	<i>Elodea</i>	.....	7,63 ± 0,85 mg O <sub>2</sub> /gM.S./h	
à 0,30	°	.....	<i>Ruppia</i>	.....	2,37 ± 0,73 °
à 0,40	°	.....	<i>Myriophyllum</i>	....	3,42 ± 0,62 °
à 2,50	°	.....	<i>Potamogeton</i>	.....	2,42 ± 0,22 °
à 7,00	°	.....	<i>Potamogeton</i>	.....	2,42 ± 0,22 °
à 3,00	°	.....	<i>Chara</i>	.....	1,97 ± 0,13 °
à 9,50	°	.....	<i>Chara</i>	.....	3,12 ± 0,36 °

Le fait que les productions soient les mêmes pour des intensités lumineuses différentes confirme que la lumière peut varier dans une large mesure sans influencer beaucoup la photosynthèse car à 10% de sa valeur, elle provoque encore une production de 50% de la valeur maximum par ciel clair et plein soleil (DUSSART, 1966). Il est possible également qu'un niveau de sursaturation lumineuse soit atteint très rapidement.

Il est possible d'exprimer les résultats précédents en milligrammes de carbone par gramme de M.S. et par heure, sachant que la libération

TABLEAU X

Efficacité photosynthétique des plantes incubées. La production nette en milligrammes d'oxygène par grammes de matières sèches et par heure est transformée en calories par centimètre carré et par heure (voir texte). L'irradiance mesurée en microeinsteins par mètre carré et par seconde est d'abord transformée en watts par mètre carré (divisé par 4,6) puis en calories par centimètre carré et par minute. L'intégration pour la période de temps considéré permet d'exprimer l'irradiance en calories par centimètre carré.

PLANTE	PROF. (m)	LIEU	PROD.NETTE Cal/cm <sup>2</sup> /h	IRRADIANCE cal/cm <sup>2</sup> /h	EFFICACITE PHOTOSYNTHETIQUE
<u>Elodea</u>	0,30	Huatajata	0,67 ± 0,08	32,68	2,04 ± 0,25
	0,30	Huacullani	0,60 ± 0,05	9,79	6,14 ± 0,52
	0,30	Guaqui	0,72 ± 0,26	35,52	2,03 ± 0,72
<u>Ruppia</u>	0,30	Huatajata	0,94 ± 0,56	39,09	2,40 ± 1,68
<u>Myriophyllum</u>	0,40	Huatajata	0,30 ± 0,10	29,50	1,02 ± 0,33
	0,40	Huacullani	0,29 ± 0,10	11,79	2,49 ± 0,82
<u>Potamogeton</u>	2,50	Huatajata	0,27 ± 0,03	33,67	0,81 ± 0,10
	2,50	Huacullani	0,22 ± 0,05	38,37	0,57 ± 0,14
	7,00	Huacullu	0,22 ± 0,05	30,69	0,73 ± 0,16
<u>Chara</u>	3,00	Huatajata	0,70 ± 0,11	21,24	3,32 ± 0,52
	3,00	Huacullu	0,75 ± 0,06	39,37	1,90 ± 0,16
	3,00	Guaqui	0,79 ± 0,18	37,28	2,12 ± 0,49
	9,50	Huatajata	1,19 ± 0,14	28,11	4,23 ± 0,49

d'un milligramme d'oxygène est équivalente à la synthèse de 0,375 milligramme de carbone. D'autre part, la dégradation d'un milligramme de carbone correspond à une libération dans le milieu de 9,36 calories (PELLETIER, 1971). Nous pouvons donc transformer les résultats de productions en calories par gramme de M.S. et par heure. Connaissant la biomasse moyenne de chaque plante en grammes de M.S. par mètre carré, l'expression de la quantité d'énergie disponible pour le niveau trophique supérieur en calories par centimètre carré et par heure est possible. Le rapport entre cette valeur et l'irradiance mesurée en calories par centimètre carré fournit l'efficacité photosynthétique selon DAJOZ (1970) (Tabl. 10).

Les valeurs trouvées, entre 0,57 et 6,14 sont nettement supérieures aux valeurs classiques d'efficacités photosynthétiques généralement trouvées pour les végétaux, de l'ordre de 0,1 à 0,5%. Cet écart résulte du fait que seule la partie apicale a pu être incubée et sa production atteint parfois plus de cinq fois la production des parties basales de la plante. Le cas de *Potamogeton* est démonstratif: la plante est filiforme et une importante partie a pu être mise en incubation; l'efficacité photosynthétique est donc plus proche de la réalité.

#### 2.4.2. Méthode des coupes

Le principe de cette méthode est de peser la végétation sur une surface déterminée, à des intervalles de temps connus; la différence entre deux mesures permet de connaître la production. Mais en milieu tropical, les variations de la biomasse sont nulles ou faibles. La coupe de la végétation existante permet en somme de ramener le cas d'un lac tropical à celui d'un lac tempéré où la végétation disparaît pendant l'hiver. Dans les trois principales zones, nous avons donc dégagé la végétation sur environ 15 mètres carrés (totalement dans les *Chara* pour des raisons techniques et en laissant 10 centimètres de tiges dans les deux autres zones).

Chaque mois, pendant une période de six mois (d'octobre à mars), un nouveau quadrat est coupé dans la zone préalablement dégagée. La biomasse pesée permet ainsi de connaître la production de recolonisation pour les *Chara* et la production de repousse par différence avec la biomasse du quadrat du mois précédent pour les deux autres associations.

Il est certain que cette méthode est criticable, principalement sur deux points. Le bouleversement écologique est très important et nous éloigne des conditions naturelles; d'autre part la coupe stimule la croissance et les valeurs de production sont certainement surestimées. Cependant cette méthode présente deux avantages. Elle est relativement simple à mettre en oeuvre (si l'on dispose d'un équipement de plongée) et fournit DIRECTEMENT un poids de matières produites. En outre, d'un point de vue économique, elle est pratiquée par les paysans pour alimenter le bétail et il était intéressant de connaître combien de fois une coupe dans une même zone pouvait être effectuée.

Les résultats montrent que :

- Pour les *Chara* (Tabl. XI, Fig. 10a), la recolonisation démarre environ un mois après la première coupe et la moitié de la biomasse est atteinte au bout de 160 jours. Il est probable que cette courbe soit le début d'une sigmoïde et qu'une phase de production plus faible suive la phase de croissance exponentielle interrompue. Il est également probable que 200 jours soient nécessaires pour la recolonisation totale de la zone coupée. Ce résultat nous fournit une estimation de la "production" de 5 grammes M.S. par mètre carré et par jour. Cette valeur est déterminée d'après la courbe d'évolution de la production en fonction du temps; elle correspond à la valeur de la phase la plus représentative de la repousse.

- Pour *Schoenoplectus* (Tabl. XI, Fig. 10b), la valeur moyenne de production nette est de  $1,75 \pm 0,71$  grammes M.S. par mètre carré et par jour sur une base de 165 tiges par mètre carré (zone très abondante) et  $0,27 \pm 0,11$  grammes M.S. par mètre carré et par jour sur une base de 25 tiges par mètre carré (zone peu abondante). La longueur de pousse est de  $1,0 \pm 0,1$  centimètre par tige et par jour soit un accroissement de  $10,6 \pm 2,1$  milligramme M.S. par tige et par jour. Le turnover calculé à partir de la biomasse de matières vivantes est de  $0,7 \pm 0,4$ . Il faut un peu plus d'un an pour qu'une tige de totora atteigne sa taille moyenne (dans les zones où elles abondent) soit 3,80 mètres.

Au cours des mesures deux remarques ont pu être faites : la coupe a stimulé le développement de bourgeons et les tiges se sont remises à pousser. La pratique des coupes améliore donc le rendement de la plante et favorise l'accroissement de la densité des totoraies.

- Pour l'association *Myriophyllum - Elodea* (Tabl. XI, Fig. 10c), la production de repousse d'*Elodea* atteint 10 grammes M.S. par mètre carré et par jour. La production de *Myriophyllum* est beaucoup plus faible et atteint au maximum 2 grammes M.S. par mètre carré et par jour, sur une base de 50 tiges feuillées par mètre carré. On notera que la biomasse moyenne de cette zone est atteinte au bout de seulement 100 jours et le maximum en 130 jours. Cette dernière valeur est 65% supérieure à la moyenne ce qui indique que la coupe stimule la production.

TABLEAU XI

Production de Chara (A), de Schoeroplectus (B) et de l'association Myriophyllum-Elodea (C) à la suite d'une coupe de la végétation. L'expérience a eu lieu à Huatajata entre octobre 1979 et mars 1980.

A Chara

Date Temps	20.11.79 43 jrs	19.12.79 72 jrs	21.01.80 105 jrs	21.02.80 130 jrs	28.03.80 171 jrs
g M.F./m <sup>2</sup>	19	118	874	2 202	4 053
g M.S./m <sup>2</sup>	1,4	13	107	290	608
g M.S./m <sup>2</sup> /j à partir de t = 0	0,03	0,18	1,02	2,13	3,56
g M.S./m <sup>2</sup> /j à partir du t précédent	0,03	0,40	2,85	5,90	9,09

B Schoeroplectus

Date Temps	19.11.79 49 jrs	20.12.79 80 jrs	21.01.80 111 jrs	21.02.80 142 jrs	28.03.80 177 jrs	$\bar{x} \pm 1s(0,05)$	
P O U S S E S	g m.S./m <sup>2</sup>	1,79	26,22	18,53	47,00	110,41	
	Longueur(m)	4,00	33,06	24,78	50,64	90,20	
	nbre pousse	14	28	18	38	32	
	mg M.S./p/j	2,05	11,75	9,19	8,73	19,49	10,36 ± 5,81
	cm/p/j	0,07	1,48	1,24	1,05	1,59	1,21 ± 0,35
T I G E S	g m.S./m <sup>2</sup>	41,05	54,58	45,67	63,93	100,59	
	Longueur(m)	37,70	49,76	45,52	80,80	129,76	
	nbre tiges	74	58	44	74	80	
	mg M.S./t/j	11,43	11,75	9,37	7,90	11,36	10,37 ± 1,57
	cm/t/j	1,04	1,08	0,93	0,77	0,92	0,95 ± 0,12

C Association Elodea-myriophyllum

Date Temps	10.10.79 0 jr	21.11.79 42 jrs	20.12.79 71 jrs	23.01.80 105 jrs	21.02.80 134 jrs	28.03.80 169 jrs
g M.F./m <sup>2</sup>	1 588	1 629	2 999	5 973	8 804	8 478
g M.S./m <sup>2</sup>	98	116	242	401	714	575
<u>Elodea</u> % P.M.S.	89,8	59,2	87,7	89,1	90,8	95,1
g M.S./m <sup>2</sup> /j à partir du t précédent	-	-	4,9	4,3	10,0	-
<u>Myrio.</u> % P.M.S.	10,2	40,8	12,3	10,9	9,2	4,9
nombre de souches	10	52	24	28	24	8
g M.S./s./j à partir du t précédent (par souche)	-	-	0,014	0,009	0,041	0,020

2.4.3. Méthode de VALIELA appliquée aux totoras et résultats (Tabl.XII)

La méthode de VALIELA (VALIELA *et al.*, 1975; LINTHURST, 1978) permet une estimation de la production à partir des variations des biomasses de matières vivantes et de matières mortes. Elle ne s'applique bien que dans le cas des totoras. Le principe de cette méthode repose sur l'hypothèse suivante: la somme des pertes de matériel mort pendant la saison de croissance est égal à la production nette aérienne; si  $\Delta a$  est le changement de biomasse morte entre deux échantillonnages et  $\Delta b$  le changement de biomasse vivante, la quantité de biomasse vivante E qui meurt mais n'est pas inclus dans la biomasse morte est :

$$E = -\Delta a \quad \text{si } b > 0 \quad \text{et } a < 0$$

$$E = -(\Delta b + \Delta a) \quad \text{si } b < 0$$

La production nette aérienne est égale à  $\Sigma E$ . Les valeurs de E ne peuvent être négatives car on suppose que seule la biomasse vivante dans les quadrats contribue à la composition de la biomasse de

TABLEAU XII

Méthode de Valiela. Les biomasses sont en poids de matières sèches de tiges de totora ramené à cent tiges. (Pour calculs, voir texte).

Date	03.10.79	19.11.79	20.12.79	21.01.80	21.02.80	28.03.80
Biomasse vivante	637	768	656	613	478	298
Biomasse morte	91	111	100	62	68	53
$\Delta b$ _____	-131	112	43	135	180	
$\Delta a$ _____	-20	11	38	-6	15	
e _____	151	0	0	6	0	

$$\Sigma E = 157 \text{ g M.S./100 tiges/177 jrs}$$

$$\text{PRODUCTION NETTE pour 165 tiges } \pm 29 / \text{m}^2 = \underline{1,47 \pm 0,26 \text{ g M.S./m}^2/\text{jr}}$$

matériel mort. Si E est négatif, on doit prendre  $E = 0$ . Cette méthode sous-estime la production.

La production nette calculée par cette méthode est de  $1,47 \pm 0,26$  grammes M.S. par mètre carré et par jour. Cette valeur est tout à fait comparable à celle trouvée par la méthode des coupes.

#### 2.4.4. Comparaison des différentes méthodes

L'unité de comparaison choisie est la production nette en GRAMMES DE MATIERES SECHES PAR METRE CARRE ET PAR JOUR. Les résultats de la méthode à l'oxygène qui sont exprimés en milligrammes d'oxygène par gramme M.S. et par heure sont traduits en milligrammes de carbone puis en grammes M.S. par grammes M.S. et par heure. La biomasse moyenne exprimée en grammes M.S. par mètre carré permet de transformer le résultat de production dans l'unité choisie. On admet ensuite que la production du tiers médian de la journée solaire (4 heures de 10 heures à 14 heures) représente 35% de la production de la journée (LAZZARO, communication personnelle). Les résultats obtenus par la méthode à l'oxygène (Tabl. XIII) sont deux à quinze fois plus fort que ceux obtenus par la méthode des coupes dans les conditions de production maximum. La surestimation est, comme nous

TABLEAU XIII

Comparaison des résultats de production nette en grammes de matières sèches par mètre carré et par jour obtenus par la méthode à l'oxygène, par la méthode des coupes (production maximum calculée) et par la méthode de Valiela.

PLANTE	Oxygène	Coupe	Valiela
<u>Chara</u> 9,50m	$64,72 \pm 7,47$	-	-
<u>Chara</u> 3,00m	$40,78 \pm 6,12$	9,09	-
<u>Schoenoplectus</u>	-	$1,75 \pm 0,71$	$1,47 \pm 0,26$
<u>Elodea</u>	$26,06 \pm 2,91$	10,00	-
<u>Myriophyllum</u>	$11,01 \pm 1,99$	0,76	-
<u>Potamogeton</u>	$6,84 \pm 0,62$	-	-

l'avons vu, dûe à l'utilisation de la partie apicale de la plante au lieu de la plante entière, ce qui n'était guère possible avec les macrophytes étudiés.

La méthode des coupes qui doit surestimer également la production donne des résultats sans doute beaucoup plus proches de la réalité et utilisables dans le cas d'une gestion de cette ressource naturelle.

La méthode des coupes et celle de VALIELA appliquées aux totoras donnent les mêmes résultats compte tenu des intervalles de sécurité.

La méthode classique à l'oxygène de GAARDNER et GRAN(1927) reste donc, malgré les améliorations apportées, à déconseiller. Il faut envisager l'utilisation d'enceintes beaucoup plus grandes isolant une plante entière et l'enregistrement des variations d'oxygène grâce à l'emploi d'un oxymètre qui permettrait de suivre la dynamique de la production. La méthode au  $^{14}\text{C}$  de WETZEL (1964) pourrait également fournir de meilleurs résultats.

Nous pouvons maintenant comparer nos résultats à ceux de divers auteurs pour des plantes proches de celles que nous avons étudiées:

PLANTE	PRODUCTION NETTE	METHODE	REFERENCE
Macrophytes submergés	500 - 2700 mgC/m <sup>2</sup> /j		WESTLAKE, 1965
<i>Elodea canadensis</i>	1,16 ± 0,13 mgC/gM.S./h	<sup>14</sup> C	WETZEL, 1964
° °	2,60 ± 0,37	°	°
° °	2,63 ± 0,34	°	°
° °	3,20	°	<sup>14</sup> C WETZEL, 1965
° °	1,26	°	°
<i>Myriophyllum spicatum</i>	6,64	°	LECHOWICZ, ADAMS, 1975
° °	14,55	°	pH BEETON, SIKES, 1978
<i>Potamogeton crispus</i>	3,32 ± 0,04	°	LECHOWICZ, ADAMS, 1975
° °	0,09	°	pH BEETON, SIKES, 1978
° <i>lucens</i>	4,42 ± 0,14	°	LECHOWICZ, ADAMS, 1975
<i>Ruppia maritima</i>	0,98 gM.S./m <sup>2</sup> /j	<sup>14</sup> C	WETZEL, 1964
<i>Zarichellia palustris</i>	2,24 ± 0,11 gC/m <sup>2</sup> /j	<sup>14</sup> C	°
<i>Chara globularis</i>	263 gC/m <sup>2</sup> /an	<sup>14</sup> C	SAND-JENSEN, SØNDERGAARD
° sp	155 gM.S./m <sup>2</sup> /an		RICH <i>et al.</i> , 1971 1978
° °	6,77 gC/m <sup>2</sup> /j	<sup>14</sup> C	WETZEL, 1964
° °	15,85	°	°

<i>Nitella</i>	7,5	mgC/gM.S.	O <sub>2</sub>	NYGAARD, 1958
Macrophytes émergés	4100 - 12 000	mgC/m <sup>2</sup> /j		WESTLAKE, 1965
<i>Scirpus subterminalis</i>	565	gM.S./m <sup>2</sup> /an		RICH <i>et al.</i> , 1971

Malgré les différentes unités employées par les divers auteurs, il apparaît que les valeurs de production trouvées par la méthode à l'oxygène sont supérieures ou égales aux valeurs de production d'espèces plus ou moins comparables. Cela permet de conclure que les conditions écologiques du Lac Titicaca ne sont pas particulièrement drastiques malgré sa haute altitude.

#### 2.4.5. Evaluation de la production nette dans l'ensemble du Petit Lac et la Baie de Puno (Tabl. XIV)

Toutes les valeurs de production sont probablement surestimées sauf peut-être ceux de la production de totora par la méthode de VALIELA. Les calculs qui suivent ne sont donc fournis qu'à titre indicatif et uniquement dans le but d'estimer très grossièrement la part des macrophytes dans l'hydrochimie du Lac.

##### a) Cas des *Chara*

La méthode des coupes est plus sûre que la méthode à l'oxygène, mais nous ne disposons des valeurs de production qu'à 3,00 mètres. Or, les *Chara* se rencontrent généralement entre 4,50 et 7,50 mètres. Donc il s'agit de connaître la production moyenne à la profondeur moyenne de 6,00 mètres. Connaissant les valeurs de production par la méthode à l'oxygène à 3,00 mètres et à 9,50 mètres, il est facile de calculer que la production à 6,00 mètres est de 27% supérieure à celle de 3,00 mètres (en posant l'hypothèse que la production est une fonction linéaire de la profondeur).

Ainsi, on estime une production moyenne de l'ordre de 11,6 grammes M.S. par mètre carré à partir des résultats des coupes à 3,00 mètres. Dans l'ensemble du Petit Lac cela représente 5 000 tonnes de matières sèches de *Chara* et 2 200 tonnes dans la Baie de Puno.

##### b) Cas de *Schoenoplectus*

On estime que, dans les zones à totoras abondantes, la production est

TABLEAU XIV

Evaluation en tonnes de matières sèches des productions nettes des plantes dans le Petit Lac et la Baie de Puno.

PLANTES	PETIT LAC	BAIE DE PUNO
<u>Chara</u> .....	5 000	2 200
<u>Schoenoplectus</u>		
très abondant .....	100	250
peu abondant .....	<u>20</u>	<u>15</u>
Total .....	120	265
<u>Myriophyllum</u> .....	175	180
<u>Elodea</u> .....	<u>2 200</u>	<u>1 850</u>
Association .....	2 375	2 030
<u>Potamogeton</u> .....	770	200
TOTAL .....	8 265	4 695

de 1,5 grammes de M.S. par mètre carré et par jour et de 0,2 dans les zones à totoras peu abondantes. En tenant compte des surfaces de ces zones on peut calculer les productions globales : 120 tonnes de matières sèches par jour dans le Petit Lac et 265 tonnes dans la Baie de Puno;

c) Cas de l'association *Myriophyllum* - *Elodea*

Avec comme production 0,8 grammes de M.S. par mètre carré et par jour pour *Myriophyllum* et 10 grammes M.S. par mètre carré et par jour pour *Elodea* on obtient les estimations suivantes : respectivement 175 et 2 200 tonnes dans le Petit Lac, 180 et 1850 tonnes dans la Baie de Puno.

e) Cas de *Potamogeton*

Quelle que soit la profondeur, la production est la même et le résultat obtenu est de 6,8 grammes M.S. par mètre carré et par jour. Toutefois cette valeur est un peu forte car l'efficacité photosynthétique

que serait alors de 0,7% (rapellons que les valeurs habituelles sont comprises entre 0,1 et 0,5%). Aussi 5 grammes de matières sèches par mètre carré et par jour pour les zones profondes et 0,5 grammes par mètre carré et par jour pour les zones proches des côtes semblent être des estimations plus correcte. Il en résulte une production de 770 tonnes de matières sèches par jour dans le Petit Lac et de 200 tonnes dans la Baie de Puno.

e) Bilan

Les *Chara*, plantes les plus importantes en biomasse sont aussi les plus productives (60% de la production dans le Petit Lac, 47% dans la Baie de Puno où ils devancent très nettement la production de *Schoenoplectus*). L'association *Myriophyllum - Elodea* prend la seconde place (29% dans le Petit Lac, 43% dans la Baie de Puno). Vient ensuite *Potamogeton* dans le Petit Lac (9%) puis *Schoenoplectus* (1%). Dans la Baie de Puno l'ordre est inversé : *Schoenoplectus* (6%), puis *Potamogeton* (4%).

Avec plus de 8 000 tonnes de matières sèches produites par jour, la production du Petit Lac est de plus de 3 500 tonnes supérieure à celle de la Baie de Puno. Comme l'on peut considérer que la biomasse de chaque espèce est constante, toute cette matière produite journallement correspond à la somme de la sédimentation et de la minéralisation des plantes.

2.5. Stockage et consommation des sels minéraux par les plantes (Tentative)

Des échantillons de plantes séchées ont été analysés afin de connaître les quantités de sels minéraux contenus dans les plantes. Les analyses effectuées par le laboratoire de chimie de l'O.R.S.T.O.M. ont permis de connaître les quantités de potassium, sodium, calcium, magnésium, silice, soufre, phosphore, carbone, azote, fer, cuivre, zinc, manganèse, et bore des principales plantes (Tabl. XV).

Ces analyses mettent principalement en évidence :

- La forte abondance du calcium dans *Chara* (25,67% du poids de matières sèches) dûe à sa physiologie particulière. Les composés calciques sont en effet un constituant essentiel des characae. *Myriophyllum*, *Elodea* et *Ruppia* fixent également en forte proportion le calcium, mais de façon différente : lorsque la photosynthèse est

TABLEAU XV

Analyses chimiques de plantes du lac Titicaca (A). Abondance relative des quatre cations Na, K, Ca, Mg dans l'eau et dans les plantes (B). Facteur de concentration par les plantes (C).

A Analyses chimiques de plantes du lac Titicaca  
% de matières sèches

PLANTES	% de matières sèches										p.p.m. de matières sèches				
	K	Na	Ca	Mg	SiO <sub>2</sub>	S	P	C	N	Fe	Cu	Mn	Zn	B	
<u>Chara</u>	0,76	0,28	25,07	0,70	0,83	0,42	0,10	21,3	0,84	925	7,0	32	10,0	210	
<u>Schoenoplectus</u>	5,85	2,50	0,90	0,19	1,07	0,77	0,20	39,7	1,88	950	5,5	97	14,5	160	
<u>Myriophyllum</u>	1,77	1,03	16,25	0,50	1,02	0,33	0,20	31,3	1,46	940	0,0	170	20,0	345	
<u>Elodea</u>	3,15	0,71	13,40	0,48	2,94	0,71	0,20	29,5	1,53	3250	7,5	422	17,0	370	
<u>Potamogeton</u>	5,20	0,81	2,80	0,33	0,34	1,11	0,20	40,3	1,83	350	3,5	82	10,0	1225	
<u>Ruppia</u>	1,98	0,41	13,68	0,54	1,32	0,28	0,14	32,8	1,39	858	5,0	282	15,0	560	

B Abondance relative des quatre cations Na, K, Ca, Mg dans l'eau et dans les plantes

PLANTES	Na	K	Ca	Mg
<u>Chara</u>	1,02	2,77	43,08	2,55
<u>Schoenoplectus</u>	26,48	61,98	9,53	2,01
<u>Potamogeton</u>	0,80	50,90	30,03	3,01
<u>Myriophyllum</u>	3,27	9,05	83,12	2,50
<u>Elodea</u>	3,54	15,70	66,80	13,90
<u>Ruppia</u>	2,47	11,92	62,36	3,25
EAU	05,57	0,15	21,27	13,01

C Facteur de concentration par les plantes des quatre cations Na, K, Ca, Mg.

PLANTE	Na	K	Ca	Mg
<u>Chara</u>	15	17	273	4
<u>Schoenoplectus</u>	131	132	955	145
<u>Potamogeton</u>	42	118	182	452
<u>Myriophyllum</u>	54	40	227	2
<u>Elodea</u>	37	71	591	2
<u>Ruppia</u>	21	45	600	2

intense, les carbonates précipitent à la surface des feuilles à cause de l'élévation du pH. Cette précipitation résiste au lavage précédant l'analyse et apparaît donc dans les résultats.

- Les éléments les plus abondants dans certaines plantes sont :

Dans <i>Elodea</i> .....	la silice .....	2,94%	de P.M.S.
° ° .....	le phosphore .....	0,20%	°
° ° .....	le fer .....	3290 ppm	de M.S.
° ° .....	le cuivre .....	7,5	° °
° ° .....	le manganèse .....	422	°
° ° .....	le zinc .....	17	°
° <i>Potamogeton</i> .....	le bore .....	1225	°
° ° .....	le carbone .....	40,50%	de P.M.S.
° <i>Schoenoplectus</i> ...	le potassium .....	5,85%	°
° ° .....	le sodium .....	2,50%	°
° ° .....	l'azote .....	1,88%	°
° <i>Chara</i> .....	le calcium .....	25,67%	°
° ° .....	le magnesium .....	0,70%	°

*Elodea* apparaît comme la plante la plus riche en éléments minéraux, ce qui confirme son intérêt alimentaire (voir annexe III).

- Si l'on considère uniquement les quatre cations sodium, potassium, calcium et magnesium (Tabl. XVb) trois groupes se dessinent :

GRUPE I	à calcium très abondant .....	<i>Chara</i>
GRUPE II	à potassium très abondant .....	<i>Schoenoplectus</i> <i>Potamogeton</i>
GRUPE III	à calcium très abondant et potassium abondant .....	<i>Myriophyllum</i> <i>Elodea</i> <i>Ruppia</i>

Ces trois groupes correspondent à notre zonation.

La comparaison des abondances relatives des quatre cations par rapport à l'eau montre que l'absorption est différente selon les ions (Tabl. XVb et C). Les rapports entre la concentration d'un élément dans la plante et dans l'eau qui fournissent les facteurs de concentration des plantes permettent la classification :

$$f [ K ] > f [ Ca ] > f [ Mg ] > f [ Na ]$$

sauf dans le cas de *Schoenoplectus* où l'ordre est légèrement modifié (inversion de Na et Mg). Cette classification confirme que le sodium

peut être considéré comme un "poison" pour les plantes et n'est que fort peu concentré alors que le potassium est fortement absorbé (WAL-LENTINUS, 1975).

A partir des résultats des analyses chimiques et des biomasses globales de chaque plantes, il est facile de déterminer les quantités de sels minéraux stockés par les macrophytes dans le Petit Lac et la Baie de Puno (Tabl. XVI). Il est évident qu'il faut faire les mêmes réserves sur la validité des résultats que celles qui ont été avancées pour les estimations de biomasses.

Il apparaît que le calcium est l'élément stocké le plus important : plus de 200 000 tonnes dans l'ensemble Petit Lac et Baie de Puno. Viennent ensuite le potassium avec plus de 35 000 tonnes, le sodium et la silice avec environ 14 000 tonnes, le soufre et le magnésium avec environ 7 000 tonnes.

De la même manière, il est possible d'évaluer la consommation journalière des sels minéraux à l'aide des résultats globaux de production (Tabl. XVII). Il se dégage à nouveau l'importance du calcium avec plus de 2 500 tonnes nécessaires chaque jour dans le Petit Lac plus la Baie de Puno. Viennent ensuite le potassium 360 tonnes, la silice 200 tonnes, le soufre 100 tonnes, le sodium et le magnésium 80 tonnes.

Nous savons que la biomasse est sensiblement constante au cours de l'année. Les quantités stockées le sont donc en permanence et la consommation journalière correspond à la somme sédimentation et minéralisation des plantes.

TABLEAU XVI

Stockage de divers éléments par les macrophytes en tonnes  
dans le Petit Lac (a) et la Baie de Puno (b).

a Petit Lac

PLANTES	C	N	P	S	Ca	Na	K	Mg	SiO <sub>2</sub>	Fe	Cu	Mn	Zn	B
<u>Chara</u> .....	95 850	3,780	450	1 890	115 515	1 200	3 420	3 150	3 735	416	3	14	42	95
<u>Schoenoplectus</u>														
très abondant ....	41 885	1 974	210	809	945	2 825	8 145	200	1 124	100	1	10	2	17
peu abondant .....	10 800	502	52	208	240	868	1 502	51	286	25	(0,1)	3	(0,4)	4
Total .....	52 285	2 476	262	1 015	1 185	3 293	7 705	251	1 410	125	1	13	2	21
<u>Myriophyllum</u> .....	18 339	702	104	183	6 483	338	924	281	532	49	(0,3)	9	1	16
<u>Elodea</u> .....	15 344	744	104	371	8 442	371	1 844	251	1 535	172	(0,1)	22	1	19
Association ....	31 738	1 561	208	354	15 478	909	2 568	312	2 067	221	(0,4)	31	2	37
<u>Potamogeton</u>														
0,00 - 2,50 m ....	1 803	84	9	51	129	37	239	15	25	2	(0,02)	(0,2)	(0,05)	6
7,50 - 9,00 m ....	14 702	804	73	403	1 016	294	1 888	120	196	13	(0,1)	2	(0,4)	44
Total .....	16 705	748	82	454	1 145	331	2 127	135	221	15	(0,1)	2	(0,4)	50
TOTAL .....	198 838	8 503	1 003	3 913	133 323	5 793	13 820	4 048	7 433	777	5	60	46	203

b Baie de Puno

PLANTES	C	N	P	S	Ca	Na	K	Mg	SiO <sub>2</sub>	Fe	Cu	Mn	Zn	B
<u>Chara</u> .....	43 020	1 897	202	848	31 853	300	1 333	1 414	1 877	187	1	6	2	42
<u>Schoenoplectus</u>														
très abondant ....	103 220	4 888	520	2 002	2 340	8 500	15 210	494	2 782	247	1	25	4	42
peu abondant .....	6 312	299	32	122	143	398	930	30	170	15	(0,08)	2	(0,2)	3
Total .....	109 532	5 187	552	2 124	2 483	8 898	16 140	524	2 952	262	1	27	4	45
<u>Myriophyllum</u> .....	18 883	778	107	187	8 881	349	943	267	544	50	(0,3)	9	1	20
<u>Elodea</u> .....	12 833	868	87	309	5 824	309	1 370	209	1 279	143	(0,3)	18	1	53
Association ....	29 310	1 444	194	496	14 490	858	2 313	470	1 823	193	1	27	2	73
<u>Potamogeton</u>														
0,00 - 2,50 m ....	2 957	134	15	81	204	59	380	24	39	3	(0,03)	(0,5)	(0,07)	9
7,50 - 9,00 m ....	1 290	59	6	38	90	28	188	11	17	1	(0,01)	(0,2)	(0,03)	4
Total .....	4 247	193	21	117	294	87	546	35	56	4	(0,04)	1	(0,1)	13
TOTAL .....	188 327	8 321	909	3 335	89 120	8 407	20 334	2 449	8 308	948	3	61	8	173

TABLEAU XVII

Consommation journalière de divers éléments par les macrophytes, en tonnes, dans le Petit Lac (A) et la Baie de Puno (B).

A Petit Lac

PLANTES	C	N	P	S	Ca	Na	K	Mg	SiO <sub>2</sub>	Fe	Cu	Mn	Zn	B
<u>Chara</u> .....	1.065	42	5	21	1 264	14	38	35	42	5	(0,03)	(0,2)	(0,05)	1
<u>Schoenoplectus</u>														
très abondant ....	40	2	(0,2)	1	1	3	6	(0,2)	1	(0,1)	(0,001)	(0,01)	(0,001)	(0,01)
peu abondant .....	8	(0,4)	(0,04)	(0,2)	(0,2)	(0,5)	1	(0,04)	(0,2)	(0,02)	(0,000)	(0,002)	(0,000)	(0,00)
Total .....	48	2	(0,2)	1	1	4	7	(0,2)	1	(0,1)	(0,001)	(0,01)	(0,001)	(0,01)
<u>Myriophyllum</u> .....	55	3	(0,4)	1	28	2	3	1	2	(0,2)	(0,001)	(0,03)	(0,004)	(0,01)
<u>Elodea</u> .....	649	34	4	16	245	16	69	11	65	7	(0,02)	1	(0,04)	1
Association .....	704	37	4	17	323	16	72	12	67	7	(0,02)	1	(0,04)	1
<u>Potamogeton</u> .....	624	28	3	17	43	12	80	5	8	1	(0,005)	(0,1)	(0,02)	2
TOTAL .....	2 441	109	12	55	1 651	48	197	52	118	13	(0,1)	1	(0,1)	4

B Baie de Puno

PLANTES	C	N	P	S	Ca	Na	K	Mg	SiO <sub>2</sub>	Fe	Cu	Mn	Zn	B
<u>Chara</u> .....	469	18	2	9	505	6	17	15	18	2	(0,02)	(0,07)	(0,02)	1
<u>Schoenoplectus</u>														
très abondant ....	99	5	1	2	2	6	15	(0,4)	3	(0,2)	(0,001)	(0,02)	(0,004)	(0,04)
peu abondant .....	6	(0,3)	(0,03)	(0,1)	(0,1)	(0,4)	1	(0,03)	(0,2)	(0,01)	(0,000)	(0,001)	(0,000)	(0,002)
Total .....	105	5	1	2	2	6	16	(0,4)	3	(0,2)	(0,001)	(0,02)	(0,004)	(0,04)
<u>Myriophyllum</u> .....	36	3	(0,4)	(0,6)	29	2	3	1	2	(0,2)	(0,001)	(0,03)	(0,004)	(0,01)
<u>Elodea</u> .....	548	28	4	12	248	12	28	9	24	6	(0,01)	1	(0,03)	1
Association .....	602	31	4	14	277	15	61	10	56	6	(0,01)	1	(0,03)	1
<u>Potamogeton</u> .....	567	26	3	16	39	11	73	5	8	1	(0,01)	(0,1)	(0,01)	2
TOTAL .....	1 743	80	10	40	683	38	167	30	85	9	(0,04)	1	(0,1)	4

### 3. LE LAC POOPO

#### 3.1. Introduction

Situé entre 18°26' - 19°12' de latitude sud et 66°52' - 67°30' de longitude ouest, le Lac Poopó appartient au système fluvio-lacustre de l'altiplano (Fig. 14). Son altitude moyenne est de 3 686 mètres. Il reçoit principalement au nord les eaux du Rio Desaguadero qui viennent principalement du Petit Lac Titicaca et du Rio Maori après avoir traversé le Lac Uru. Au sud, se jettent les eaux du Rio Marquez. Il n'y a pas d'émissaires de surface.

Le Lac Poopó est très peu profond : il n'atteint pas 3,00 mètres durant la période des hautes eaux en juin 1979 (Fig. 15). Encore s'agit-il d'une période de très hautes eaux, car VARGAS (1979) signale pour l'année 1977 une période de hautes eaux en mai avec une profondeur maximum de 2,20 mètres et une période de basses eaux, en novembre, avec une profondeur maximum de 1,60 mètres. Ceci explique qu'au même point, la même année, la concentration en sels totaux dissous (STD) puisse varier du simple au double.

C'est surtout dans la partie nord-est que les surfaces inondées augmentent considérablement à la saison des pluies, car, dans cette zone, la pente est très douce. Il faut ainsi parfois parcourir plus de quinze kilomètres à partir des rives en direction du centre pour atteindre une profondeur de 2,50 mètres.

La caractéristique la plus importante de ce lac, probablement responsable du type et de la répartition de la végétation est le très fort gradient de la salure des eaux (CARMOUZE *et al.*, 1977).

La végétation dont nous allons ici considérer la répartition n'a été que fort peu étudiée et seuls ALLEN (1940) et TUTTIN (1940), ont déterminé les plantes recueillies par les membres de la PERCY SLADEN TRUST EXPEDITION de GILSON, en 1937 sur le Lac Titicaca, qui avaient poussé leurs investigations jusqu'au Lac Poopó. Il fut décrit alors une espèce nouvelle pour l'époque nommée *Chara poopomensis*.

Les méthodes employées sont les mêmes que pour le Lac Titicaca. La densité des transects est cependant moins élevée (Fig. 16, annexe 1C et F, un transect caractéristique est représenté fig. 17).

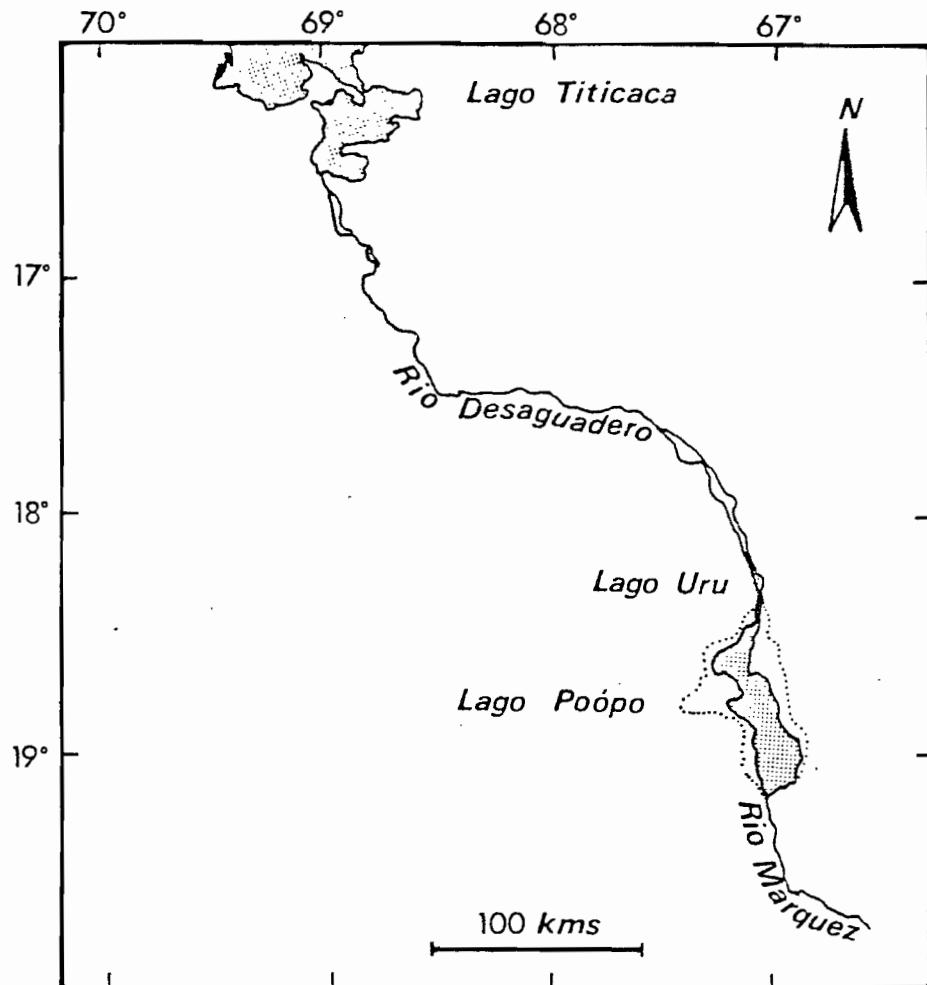


Fig. 14.- Localisation géographique du lac Poopo.

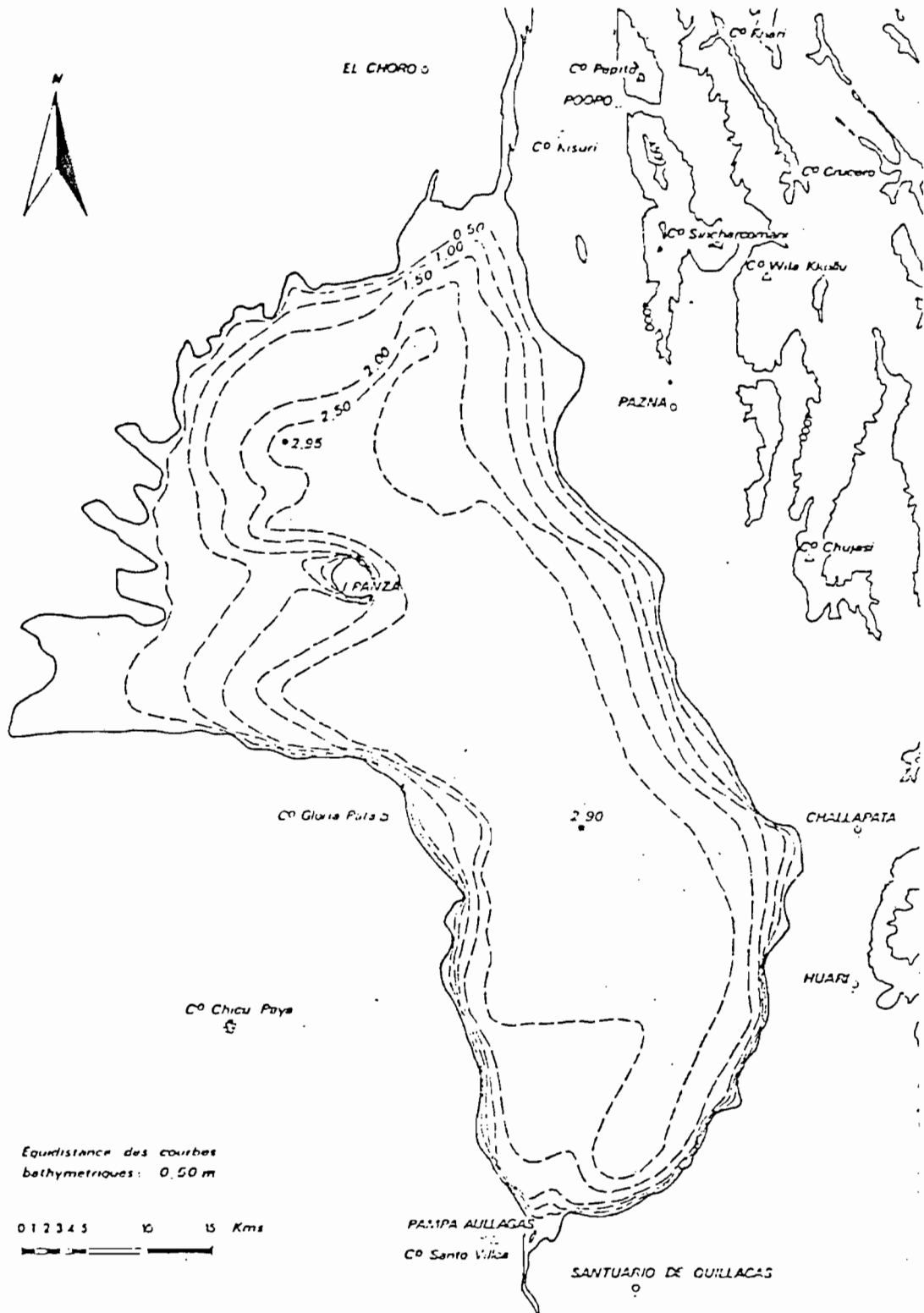


Fig. 15.- Carte bathymétrique du lac Poopó ( juin 1979 );  
Intervalle des courbes isobathes : 0,50 mètres.

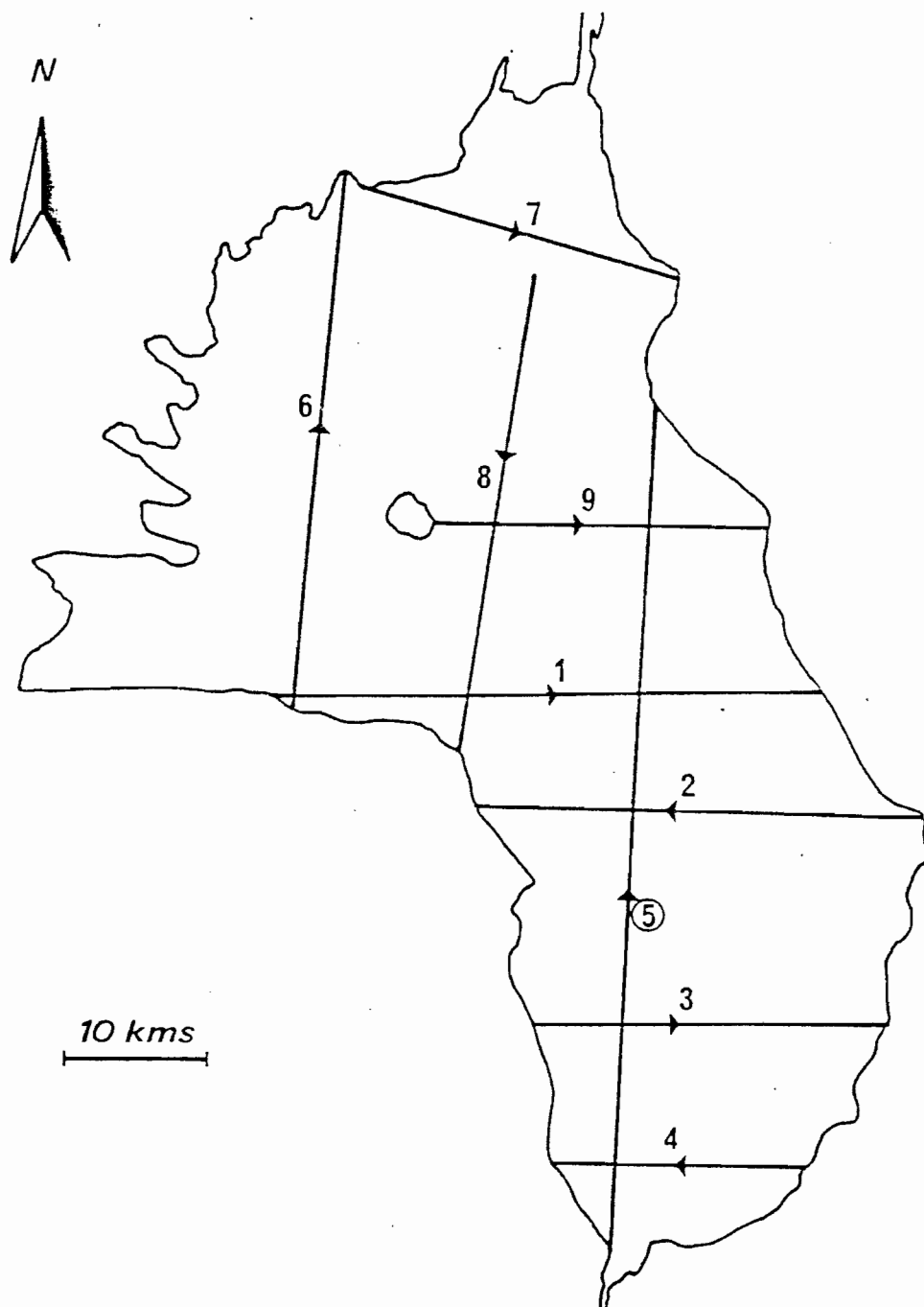
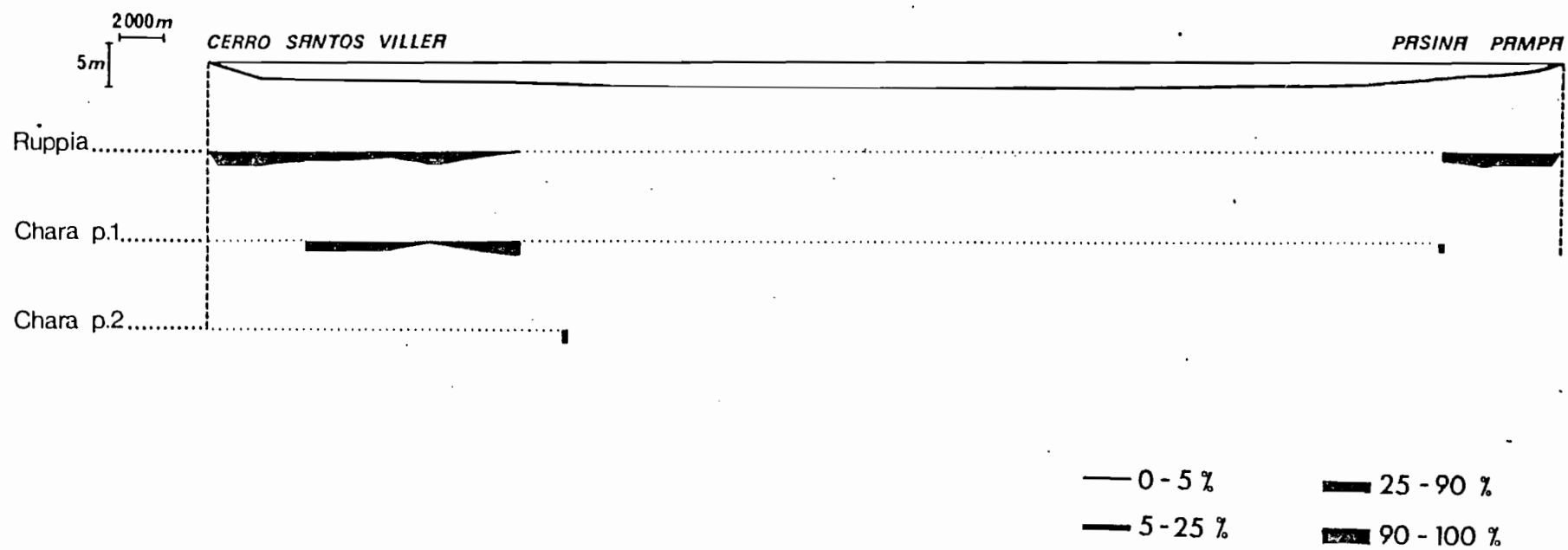


Fig. 16.- Cartes des transects effectués dans le lac Poopó.

Fig.17.- Profil obtenu à partir du transect 5 dans le Lac Poopó.



### 3.2. Résultats

Les espèces rencontrées sont les suivantes :

- HALORHAGACAE : *Ruppia*
- CHARACAE : *Chara poopoensis*  
*Chara*
- Association dite "du lac Titicaca" : *Schoenoplectus tatora*  
*Potamogeton*  
*Chara*  
*Azolla*  
*Lemma*  
*Myriophyllum*

Les surfaces occupées par ces différentes espèces sont fournies dans le tableau XVIII. On constate que la végétation occupe en moyenne 68% de la surface totale. Ce sont les *Ruppia* qui sont les plus répandues. On les retrouve dans 62% de la surface totale, soit presque la totalité de la couverture végétale. Les *Chara* couvrent approximativement un quart des fonds.

Voyons maintenant leur répartition dans le lac (Fig. 18).

#### 3.2.1. *Ruppia*

Jusqu'à 0,50 mètres, la plante semble stérile et se présente sous la forme de filaments courts et fins. Plus au large, elle fleurit abondamment et paraît être une nourriture de prédilection pour les quelques espèces de canards. Ceux-ci les arrachent du fond pour en manger les fruits. Les *Ruppia* déracinés se réunissent alors en grandes plaques qui flottent à la surface et dérivent au gré des vents. Sur la rive orientale, *Ruppia* est quasiment monospécifique et colonise des rives à la limite de la végétation. Sur la rive ouest, elle atteint généralement seule la limite de la végétation mais elle croît en compagnie de *Chara poopoensis* entre, approximativement 1,00 et 2,00 mètres de profondeur.

#### 3.2.2. *Chara poopoensis* et *Chara*

Les characae sont très abondantes sur la rive ouest du lac, en particulier à l'ouest de l'île Panza et au sud-est du Cerro Gloria Pata. Il est à noter que, fréquemment, les zones à *Chara* monospécifique se remarquent facilement les eaux étant transparentes, ce qui n'est pas le cas avec la *Ruppia* ou l'association *Ruppia - Chara*.

TABLEAU XVIII

Surfaces d'occupation des principales espèces ou associations dans le lac Poopó.

	Surface en km <sup>2</sup>	% de la surface du lac (2722km <sup>2</sup> en juin 1979) occupée par la végétation.	% de la surface de végétation.
Zone sans végétation	877	32	-
Zone avec végétation	1845	68	-
Zone à <i>Chara</i> seul	135	5	7
Zone à <i>Ruppia</i> seul	1147	42	62
Zone à <i>Ruppia</i> et <i>Chara</i> en association	562	21	31
Toutes les zones à <i>Chara</i> (seul et associé)	697	26	38
Toutes les zones à <i>Ruppia</i> (seul et associé)	1687	62	91
Association dite "du lac Titicaca"	45	2	2

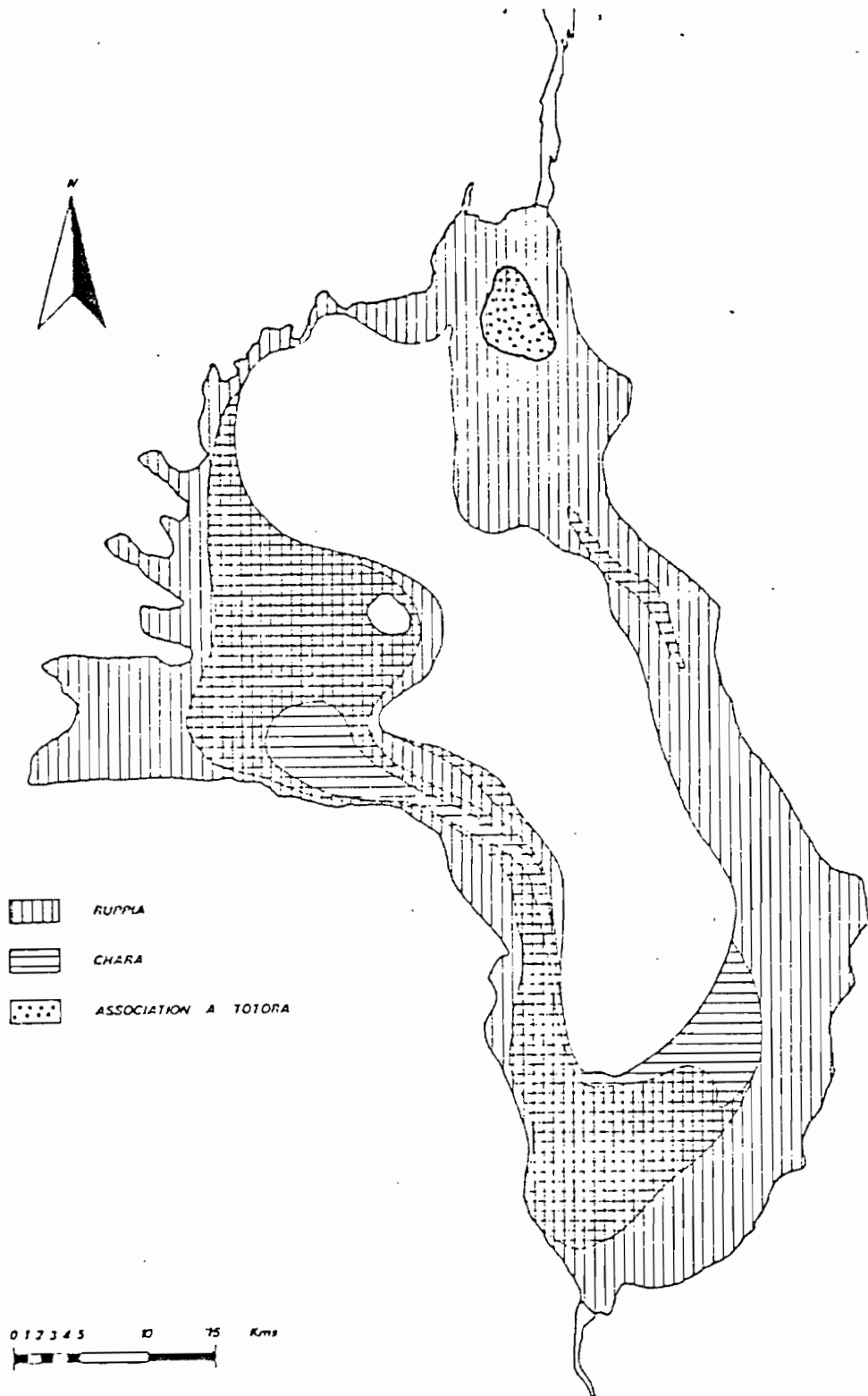


Fig. 18.- Carte de répartition de la végétation du lac Poopó.

*Chara poopoensis* apparaît près des rives entre 1,25 et 2,25 mètres mais il peut atteindre une profondeur de 2,75 mètres. C'est ce *Chara* qui peut être présent avec *Ruppia*. L'autre characae est plus généralement seul et se rencontre entre 2,50 et 2,75 mètres.

### 3.2.3. Association dite "du lac Titicaca"

Uniquement dans la zone nord, à l'embouchure du Desaguadero, se rencontrent les associations classiques du Petit Lac Titicaca :

- *Schoenoplectus* en compagnie de *Potamogeton* si la totora est très abondante, avec le *Chara* du type lac lorsqu'elle est moins abondante;
- Dans les zones bien abritées par les totoras, on découvre les deux plantes flottantes *Azolla* et *Lemna*;
- enfin, avant la limite des totoras, se développe *Myriophyllum*. Cette dernière association ne semble d'ailleurs pas complète car nous n'avons pas rencontré *Elodea* qui colonise les fonds sous le *Myriophyllum* dans le lac Titicaca.

Il faut noter que l'on remarque immédiatement le mauvais état de toutes ces plantes qui paraissent "brûlées". Ainsi, les myriophylles si verts dans le lac sont ici d'un brun noirâtre. Aucune fleur n'a été remarquée alors qu'à la même époque les plantes fleurissaient toutes abondamment dans le Petit Lac Titicaca.

### 3.3. Discussion

Contrairement à toute attente, le fond du lac Poopó, lac peu profond, n'est pas en totalité occupé par la végétation (tabl. XVIII : 68 % de la surface est couverte de plantes). Si la faible profondeur est un facteur de colonisation favorable, au contraire l'extrême turbidité des eaux joue probablement ici le rôle de facteur limitant. Un autre facteur limitant, mais cette fois quant au nombre d'espèces, est la forte salinité des eaux. Ceci explique que l'espèce la plus abondante soit une ruppiacae : toutes les espèces de cette famille vivent dans des eaux saumâtres ou plus ou moins douces proches de la mer. Et il faut croire que cette plante trouve dans la lac Poopó des conditions très favorables car elle constitue une épaisse ceinture de végétation fleurissant abondamment. A l'époque des relevés ces plantes ont été trouvées dans des eaux dont la concentration en STD atteignaient 25 grammes par litre. A la fin de la saison sèche, comme en novembre 1977, CARMOUZE (à paraître) a pu mesurer au même endroit des concentrations supérieures à 30 grammes par litre sans que ces plantes aient paru en souffrir. Les cartes d'isosalinité semblent montrer que l'on rencontre plutôt la ruppiacae dans les eaux dont la concentration en STD varie de 15 à 30 grammes

par litre au cours de l'année (côte est) .

Mais les deux characae semblent présenter des limites de tolérance à la salinité plus élevées car elles colonisent les zones où la teneur en STD varie dans l'année de 25 à 50 grammes par litre (côte ouest).

A l'inverse, sous l'influence des eaux plus douces du Desaguadero (5 gramme STD par litre en juin 1979), les associations typiques du lac Titicaca peuvent s'implanter dans la zone nord du lac. Dans le Petit Lac, ces plantes vivent à une concentration d'environ 1 à 3 grammes STD par litre. Comme en période de basses eaux elles doivent supporter des concentrations de l'ordre de 10 à 15 grammes STD par litre (novembre 1977) , on comprend aisément que, placées à leur limite létale de salinité, ces plantes aient mauvais aspect et ne fleurissent généralement pas.

#### 4. LES VALLEES D'HUCHU KKOTA ET D'OVEJHUYO

##### 4.1. Introduction

Situés à quelques kilomètres à l'est du Petit Lac Titicaca, dans la Cordillière Royale, les vallées andines d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo se prêtent particulièrement bien à l'étude de l'étagement de la végétation en fonction de l'altitude (Fig. 19a et 19b). En effet, depuis la limite inférieure des glaciers (vers 4850 mètres) jusqu'au débouché de la vallée sur l'Altiplano (4000 mètres), apparaissent progressivement les associations de plantes caractéristiques des grandes surfaces d'eau du haut plateau.

La technique des transects est à nouveau employée (fig. 20 et 21).

L'ensemble des trois lacs de la vallée d'Hichu Kkota ont fait l'objet d'analyses physico-chimiques et de mesures de la concentration en chlorophylle à diverses profondeurs et à des époques différentes (ARCE, COLLOT, LAZZARO, à paraître). Des résultats pour des échantillons de surface sont fournis dans le tableau XIX. Ils montrent que l'on a affaire à des eaux très faiblement minéralisées (55 micromhos au maximum). La distribution de l'oxygène pratiquement orthograde, les biomasses algales faibles et à faible pouvoir d'accroissement, les faibles concentrations en sels nutritifs placent ces lacs dans la catégorie des lacs oligotrophes. De plus, le rapport du volume de l'hypolimnion sur le volume de l'épilimnion, supérieur à vingt pour Khara Kkota et Khotia, permet de les classer dans les lacs oligotrophes vrais.

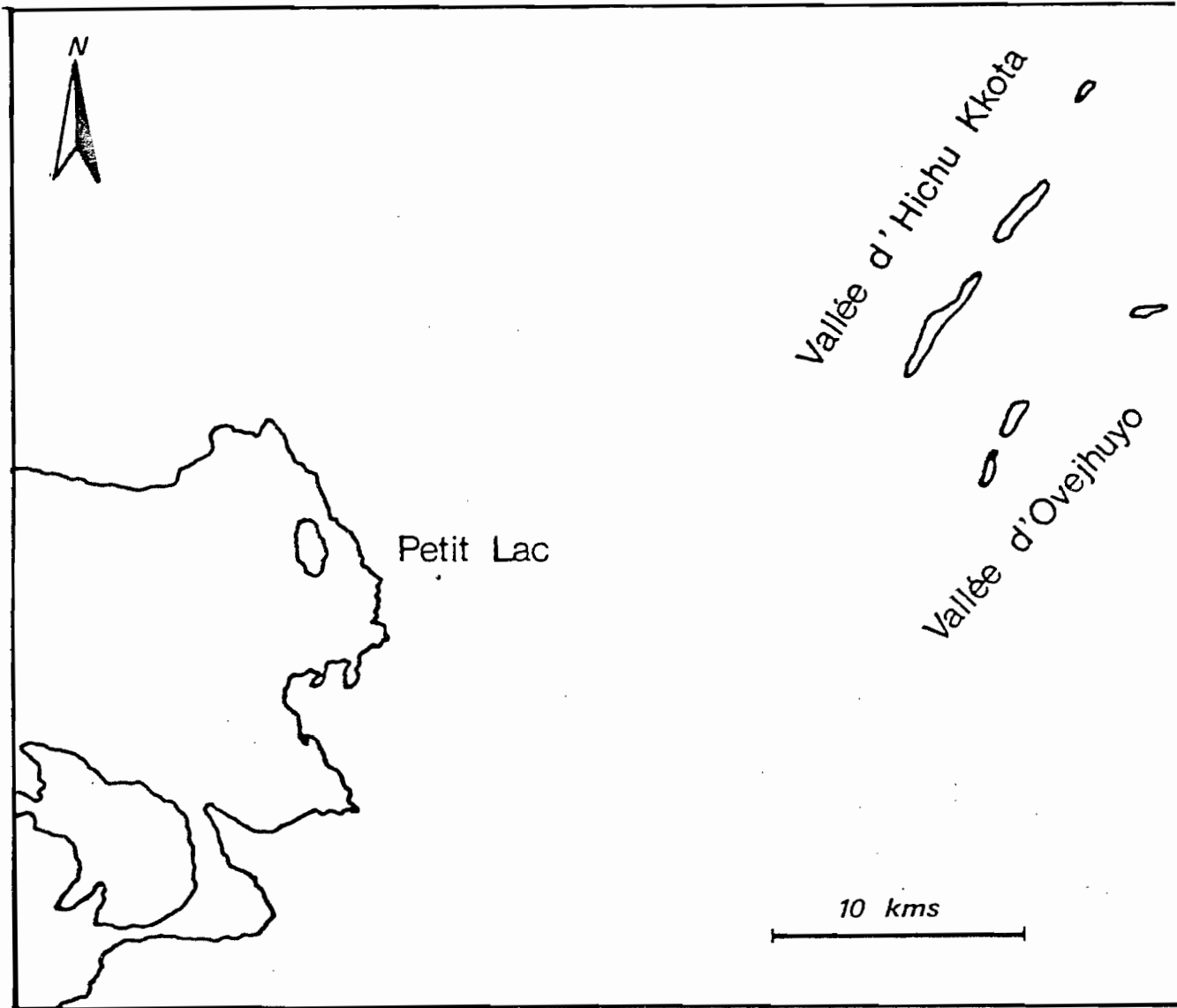
##### 4.2. Résultats

###### 4.2.1. Ordre d'apparition des différentes espèces dans la vallée d'Hichu Kkota.

###### a) Zone amont de Jancko Kkota

Cinq mille mètres semble être la limite supérieure de la végétation aquatique car le petit lac au pied du glacier du Cerro Wilo Llojeta ne contient aucune végétation supérieure. Seules, quelques algues filamenteuses en tapissent le fond.

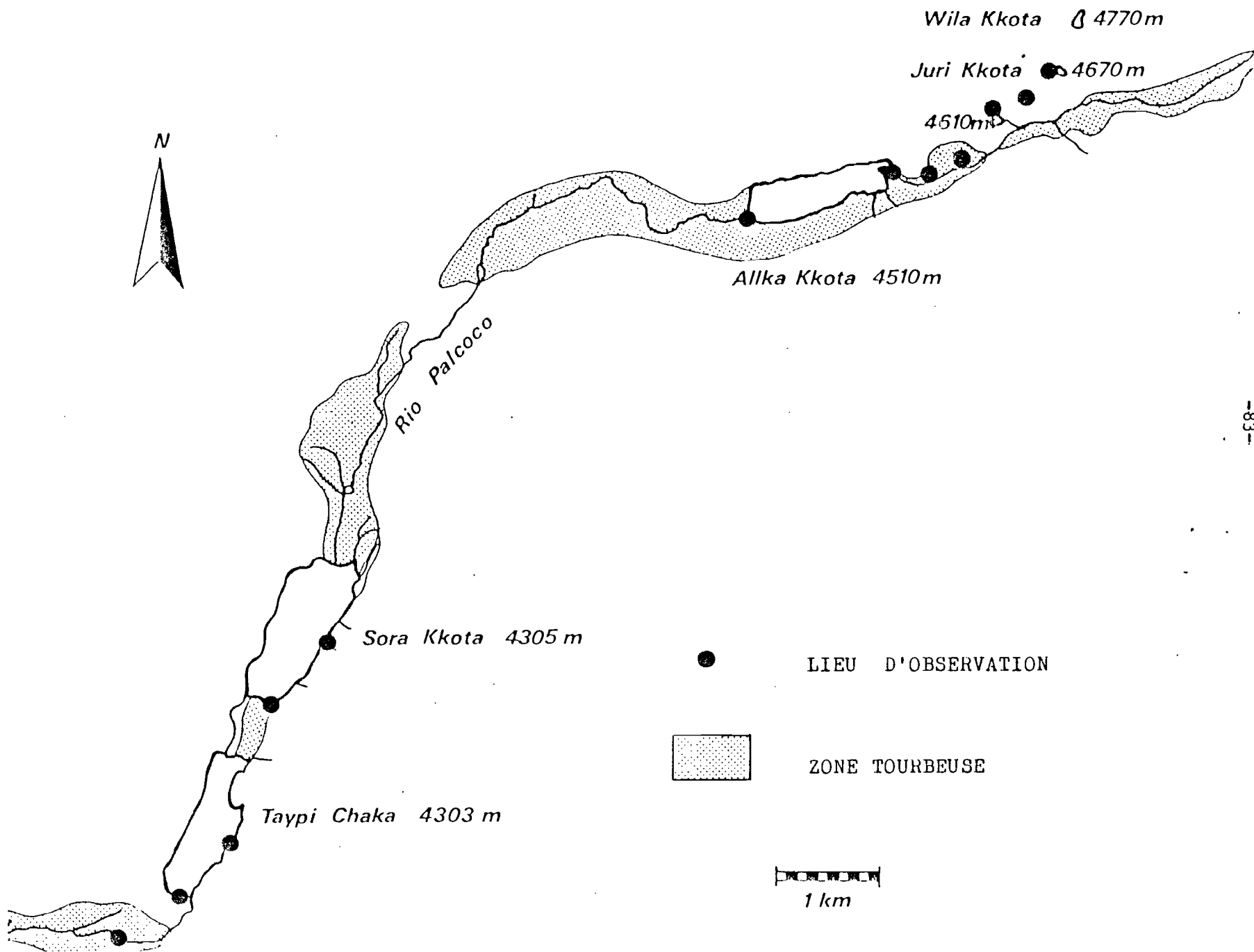
Dès 4850 mètres, apparaissent les premières plantes aquatiques : ce sont des mousses dont *Sciaromium*, et une composé non identifiable. On rencontre ces plantes dans les ruisseaux reliant le petit lac glaciaire au lac Jancko Kkota et dans de petites mares. Ces zones ont un faciès de toundra, le sol étant gelé en profondeur une partie de l'année. Dans ce faciès peu-



A

Fig. 19.- Localisation géographique des vallées d'Hichu Kkota (A) et d'Ovejhujo (B).

B



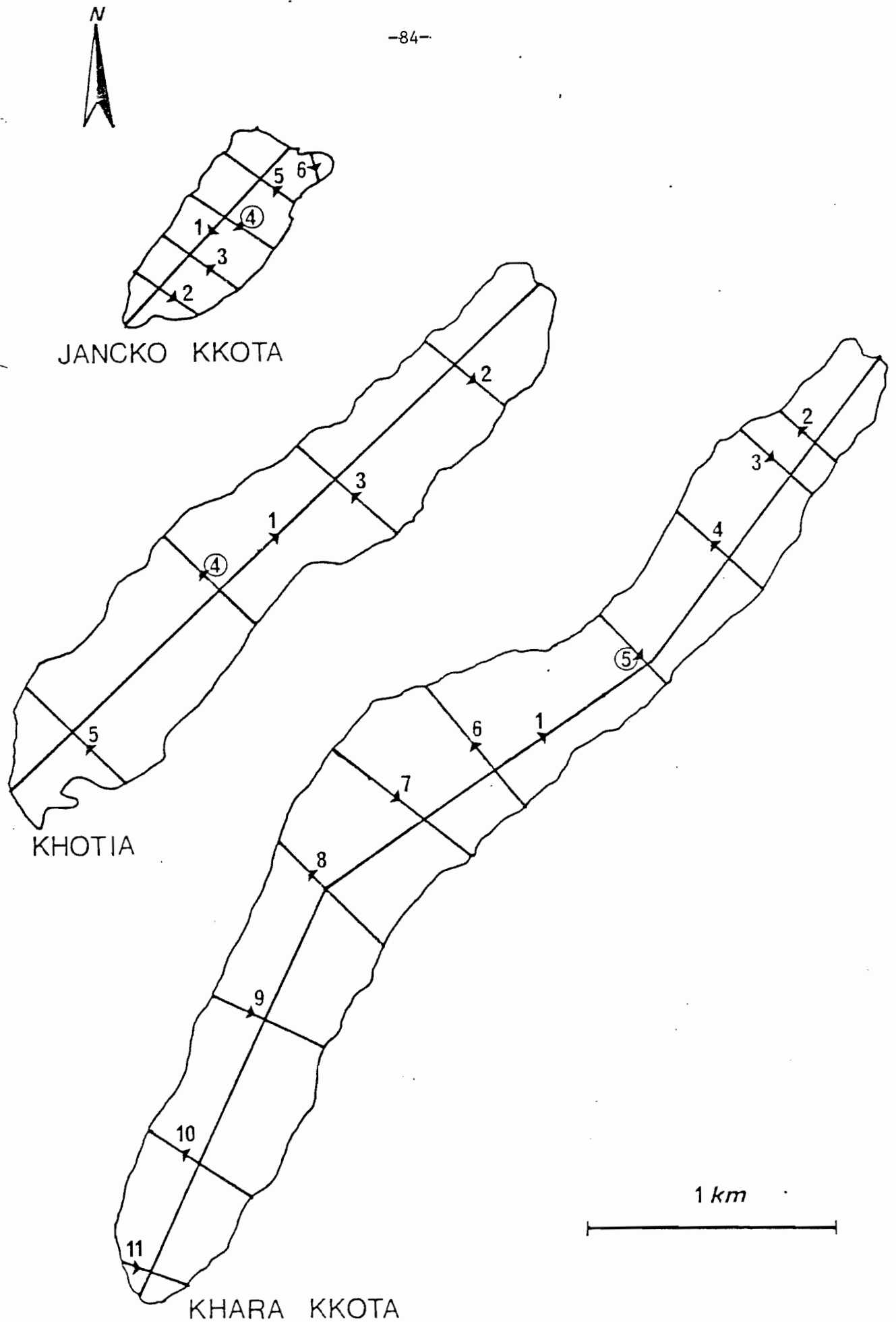
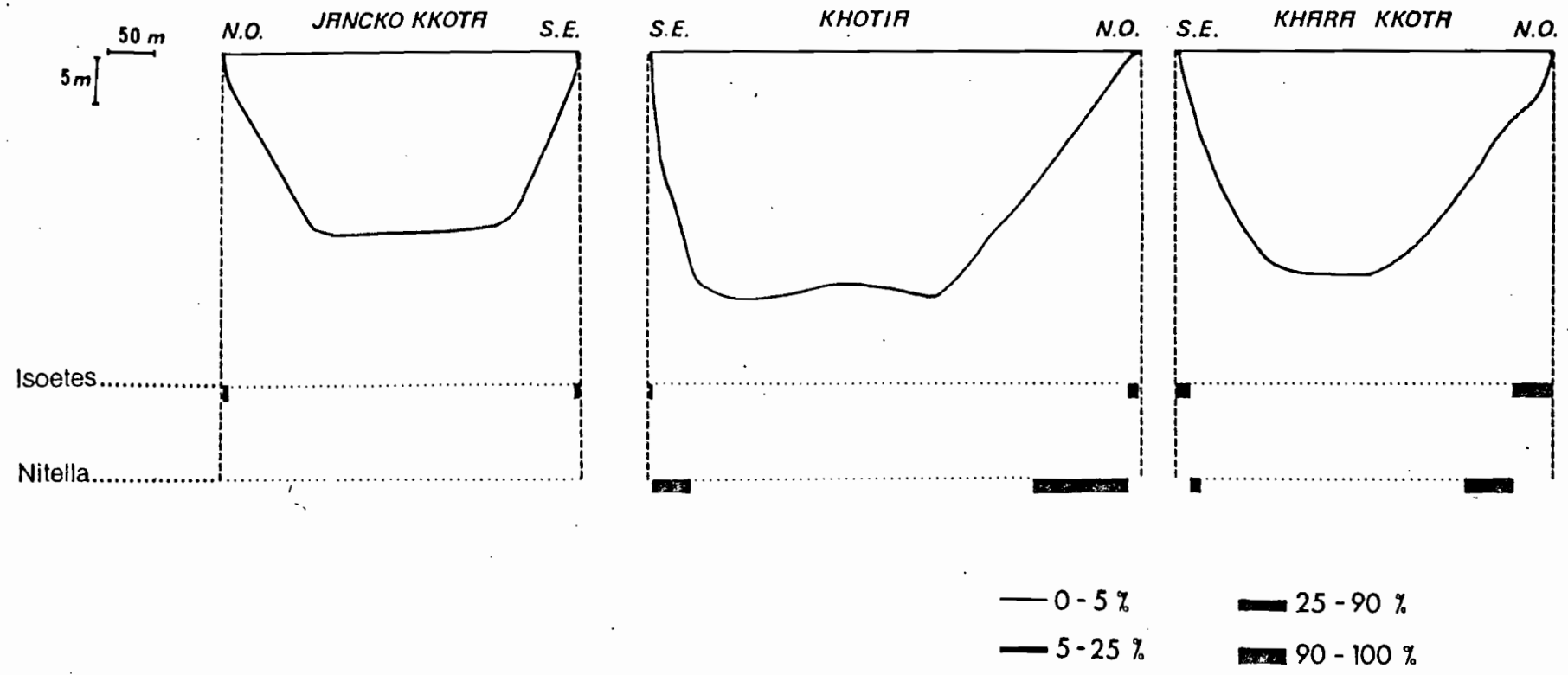


Fig. 20.- Localisation des transects effectués dans la vallée d'Hichu Kkota.

Fig. 21.- Profils obtenus à partir des transects 4 dans Jancko Kkota, 4 dans Khotia et 5 dans Khara Kkota.



## TABLEAU XIX

Composition chimique des eaux des lacs de la vallée d'Hichu Kkota, en surface. (D'après ARCE, COLLOT, LAZZARO, à paraître).

	<u>Jancko Kkota</u>	<u>Khotia</u>	<u>Khara Kkota</u>
Température (°C) .....	5,80	9,30	9,20
pH (Unité pH) .....	6,83	7,03	7,12
Conductivité (µmhos) ....	27	42	52
Alcalinité (mg/l) .....	0,10	0,16	0,20
SO <sub>4</sub> <sup>--</sup> (mg/l) .....	8,64	12,96	14,40
Cl <sub>4</sub> <sup>-</sup> (mg/l) .....	0,00	0,00	0,00
Na <sup>+</sup> (mg/l) .....	1,04	1,84	2,07
K <sup>+</sup> (mg/l) .....	0,39	0,39	0,78
Ca <sup>++</sup> (mg/l) .....	3,04	4,46	5,47
Mg <sup>++</sup> (mg/l) .....	0,73	0,97	1,09
SiO <sub>4</sub> H <sub>4</sub> (mg/l) .....	4,10	4,30	3,40
Sels totaux dissous (mg/l)	18,04	25,08	27,41
Nitrates (µg/l) .....	115	65	40
Phosphates (µg/l) .....	21,4	2,2	<0,1

vent apparaître des zones plus ou moins tourbeuses qui les apparentent donc également à des tourbières.

b) Lac de Jancko Kkota : 4690 mètres (Fig. 22)

Nous savons que la bathymétrie de ce lac est très simple et qu'à moins de 100 mètres des rives, la profondeur de 15 mètres est atteinte. Le climat lié à l'altitude élevée est rigoureux. L'ensemble de ces conditions écologiques explique le peu de végétation que l'on y trouve. Seule une isoetaceae *Isoetes lacustris* occupe la bordure de ce petit lac jusqu'à une profondeur de 3,50 mètres. Cet *Isoetes* disparaît à une altitude voisine de 4300 mètres. Aucune autre plante ne lui succède en profondeur. A l'extrémité nord-est de ce lac, quelques touffes de *Sciaromium* sont également présentes, cette espèce apparaissant d'ailleurs plus haut. Par contre, dans le déversoir, au sud-ouest du lac, apparaît une autre nouvelle plante pour la vallée : *Elodea*, plante caractéristique d'une association du Lac Titicaca et dont nous reconnaissons ici la limite altitudinale supérieure. Cette zone présente d'ailleurs un microclimat plus favorable que l'ensemble du lac, l'épaisseur d'eau étant plus faible et par conséquent, la température plus élevée pendant la journée. Le gain de température de un, voire quelques degrés, peut permettre en effet la germination de certaines plantes.

c) Lac de Khotia : 4450 mètres (Fig. 23)

La bathymétrie, plus complexe que celle du lac précédent, conditionne la répartition des végétaux aquatiques. Trois ensembles de petites fosses dont deux atteignent plus de 40 mètres, sont séparés par des haut-fonds entre 10 et 20 mètres en partie colonisés par la végétation aquatique. A la ceinture d'*Isoetes* qui, comme dans le lac supérieur atteint en moyenne la profondeur de 3,50 mètres, s'ajoute une nouvelle espèce : *Nitella clavata* qui colonise les fonds jusqu'à une profondeur moyenne de 18 mètres. C'est le même *Nitella* que nous retrouvons dans le Lac Titicaca, dans la Baie de Puno par exemple.

C'est à nouveau dans le microclimat légèrement plus chaud (observation quantitative) du déversoir que nous découvrons plusieurs nouvelles espèces pour la vallée:

- Un *Lilaeopsis* sans doute différent de celui du Lac Titicaca qui disparaît vers 4300 mètres;
- Les *Myriophyllum* et *Ranunculus* que nous connaissons dans le Lac Titicaca, apparaissent à cette altitude;
- Une ou plusieurs petites halorhagacae apparaissent également mais disparaissent avant d'atteindre l'Altiplano;

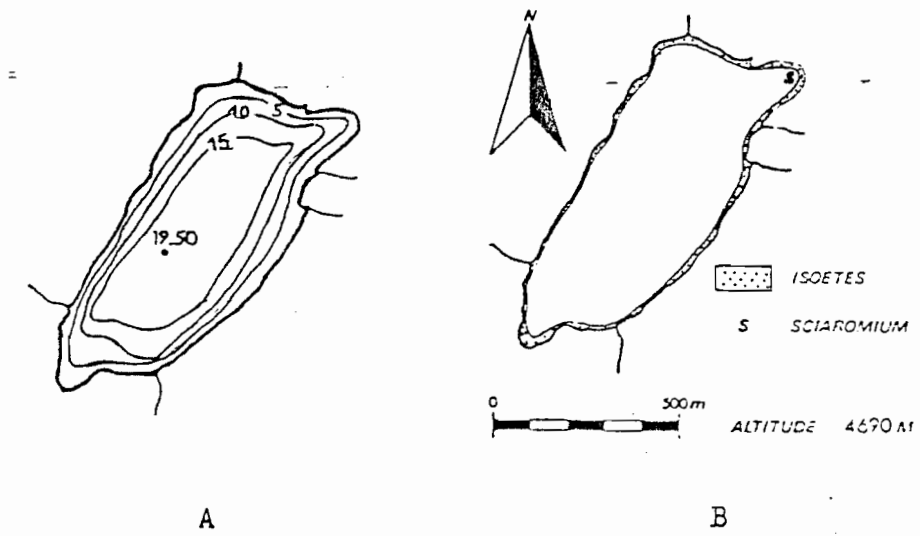


Fig. 22.- Carte bathymétrique (A) et carte de répartition de la végétation du lac Jancko Kkota.



Fig. 23.- Carte bathymétrique (A) et carte de répartition de la végétation du lac Khotia.

- enfin, quelques plantes des petites collections d'eau et lieux humides comme *Callitriche* ou *Limosella* supportent ces conditions écologiques;
- *Elodea* est bien sûr toujours présente.

d) Entre les lacs de Khotia (4450 mètres) et de Khara Kkota (4310 mètres)

Les suintements de pente nous offrent quelques nouvelles espèces :

- Un *Ranunculus* différent de celui du Lac.
- Un *Litorella*
- Un *Plantago*

Dans les petites mares bien isolées, entre les deux lacs, là où sont à nouveau réunies les conditions d'un microclimat plus doux, nous découvrons outre la petite haloragacae déjà vue, un nouvel *Isoetes* et probablement le *Ruppia* du Lac Titicaca bien qu'il soit difficile à reconnaître.

e) Le lac de Khara Kkota : 4310 mètres (Fig. 24)

La bathymétrie qui définit la colonisation végétale, diffère de celle du lac de Khotia sur deux points :

- deux fosses seulement, de plus de 40 mètres, sont séparées par un haut-fond entre 10 et 20 mètres;
- les courbes entre des 10 et 20 mètres sont généralement plus proches de la rive que dans le second lac. Ce dernier fait implique une colonisation moins étendue mais la ceinture d'*Isoetes* est encore suivie de *Nitella*.

Aucune nouvelle espèce n'apparaît, mais il est intéressant de signaler que les conditions moins drastiques que les précédentes permettent un développement relativement abondant d'*Elodea* dans la partie nord-est et de *Myriophyllum* dans la partie sud-ouest.

f) En aval de Khara Kkota

La zone qui s'étend au sud-ouest du dernier lac, entre 4310 mètres et 4290 mètres peut être assimilée, comme la zone amont de Jancko Kkota à une toundra-tourbière. Cette partie de la vallée est intéressante à plus d'une titre. C'est en effet à cette altitude qu'apparaît le *Schoenoplectus* la totora du Lac Titicaca. Par contre, c'est également à cette altitude que disparaissent les *Isoetes*. Enfin, ce n'est qu'au dessous de cette altitude qu'apparaîtront les autres plantes abondantes dans le Lac Titicaca:

- les *Lilaeopsis*
- *Hydrocotyle*
- *Potamogeton*
- *Zanichellia*

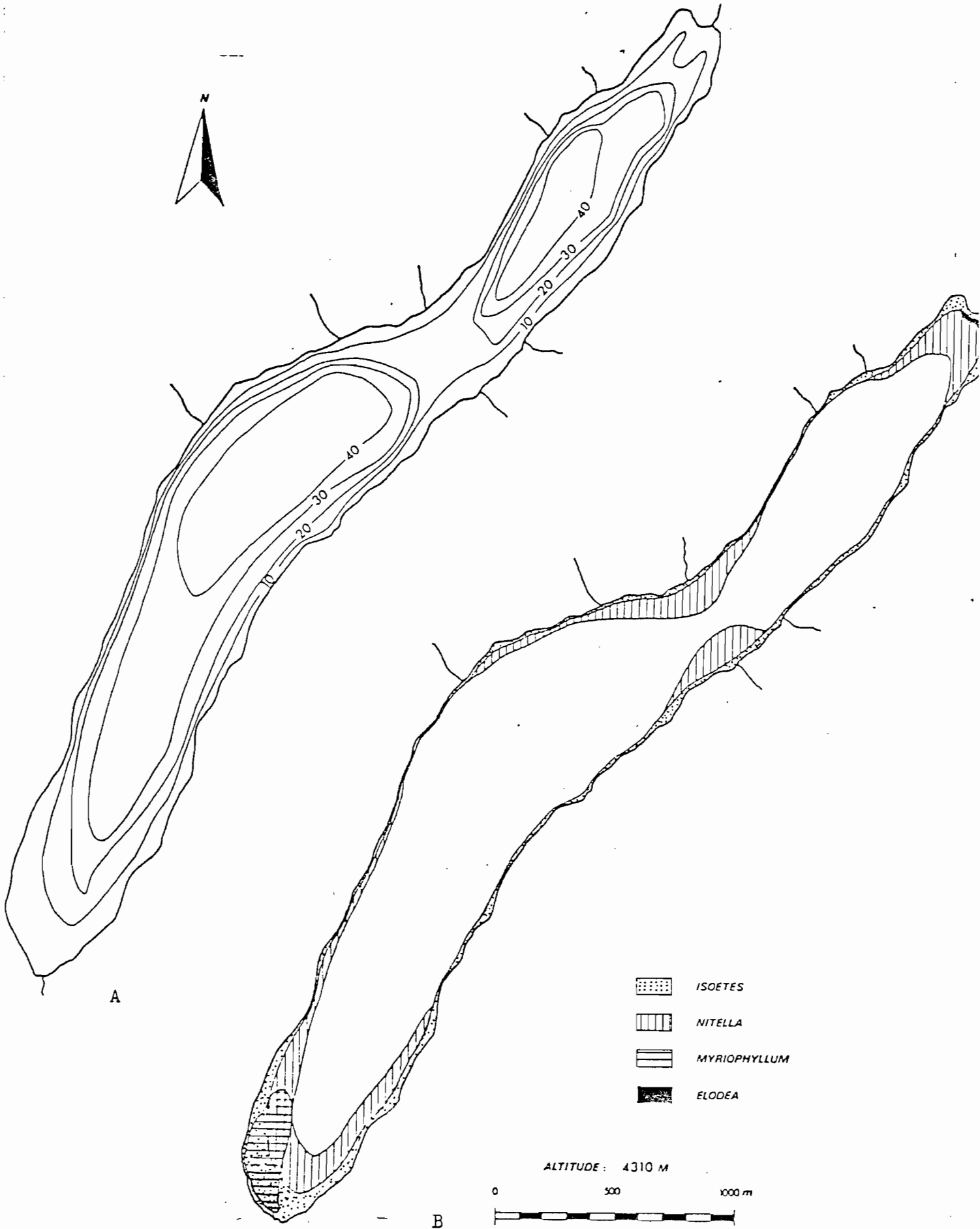


Fig. 24.- Carte bathymétrique (A) et carte de répartition de la végétation (B) du lac Khara Kkota.

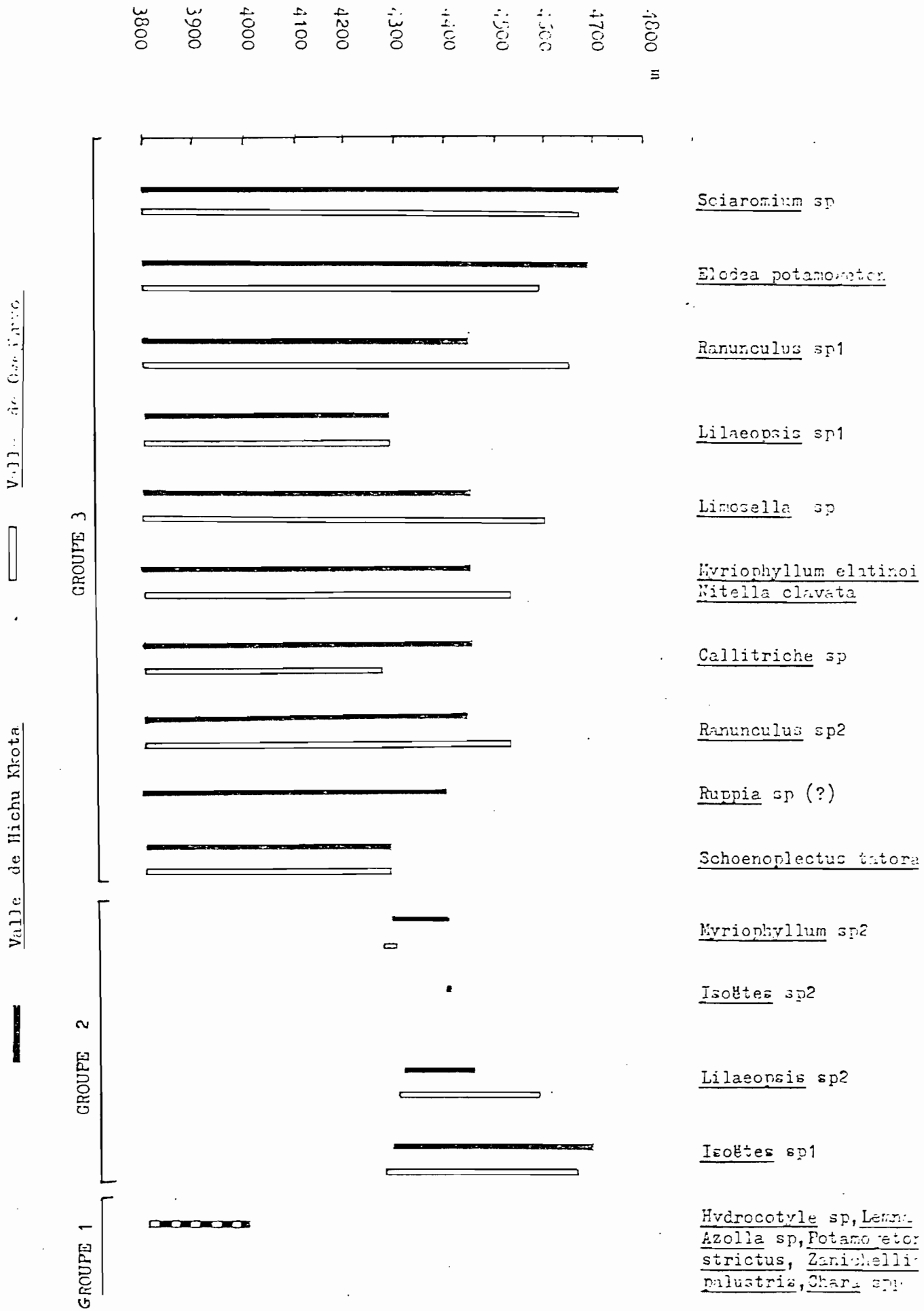
- les *Chara*
- *Azolla*
- *Lemna*

#### 4.2.2. Comparaison avec des observations faites dans la vallée d'Ovejhujo

L'ensemble des lacs de la vallée d'Ovejhujo est très semblable à celui de la vallée d'Hichu Kkota.

Le tableau XX permet de comparer les altitudes d'apparition et de disparition des diverses espèces dans les deux vallées. Hormis l'*Isoetes* le moins courant et *Ruppia* non rencontrés dans la vallée d'Ovejhujo, toutes les autres espèces apparaissent et disparaissent sensiblement aux mêmes altitudes. Les différences que l'on peut observer sont généralement dues au fait que les plans d'eau étudiés ne se situent pas aux mêmes altitudes. Cependant, dans le cas du *Ranunculus* qui apparaît dans la vallée d'Hichu Kkota à 4450 mètres et dans celle d'Ovejhujo à 4650 mètres, la différence est assez importante. Elle laisse suggérer que le fond de la vallée d'Ovejhujo serait moins froid que celui d'Hichu Kkota.

Limites d'apparition des principales espèces de plantes aquatiques dans les vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo.



## 5. REPARTITION DES ESPECES EN FONCTION DES GRADIENTS

### SALINITE - ALTITUDE

A la suite de l'étude des répartitions des espèces dans trois zones écologiques différentes, il est possible de dégager une ébauche de classification en fonction de deux critères : l'altitude et la salinité.

#### 5.1. Le gradient altitude

Les observations faites dans les vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhuys s'étagent entre 4800 et 4000 mètres. La côte moyenne du lac se situe à 3810 mètres. Sur ces 1000 mètres de dénivelé, des espèces apparaissent progressivement et d'autres disparaissent tout aussi progressivement. Comme l'a souligné Mme RAYNAL avec qui certaines observations ont été faites dans la vallée d'Hichu Kkota et sur le Lac Titicaca, il se dégage très nettement (tabl. XX) plusieurs "contingents d'espèces qui s'interpénètrent". (RAYNAL, communication personnelle).

Un premier groupe est constitué de plantes spécifiques du Lac Titicaca qui ne dépassent pas la côte 4000 mètres. Appartiennent à ce groupe les plantes flottantes *Azolla* et *Lemna*, le *Potamogeton*, le *Zarichellia* et les *Chara* du Lac.

Un second groupe rassemble au contraire quelques plantes de la partie haute des vallées qui ne descendent pas au dessous de 4250 mètres. C'est en particulier le cas d'*Isoetes*.

Enfin, un troisième groupe comprend des plantes que l'on rencontre au niveau du Lac et qui pénètrent plus ou moins haut dans les vallées, mais toujours au dessus de 4000 mètres. On y rencontre le *Schoenoplectus* qui atteint sa limite vers 4300 mètres, probablement le *Ruppia* jusqu'à 4400 mètres, *Myriophyllum* qui monte à 4500 mètres, *Elodea* qui s'arrête à 4700 mètres enfin *Sciaromium*, ultime colonisateur des petits lacs d'altitude, à 4750 mètres.

Les deux premiers groupes sont particulièrement intéressants dans la mesure où ils s'apparentent à des indicateurs écologiques et permettent ainsi de définir des étages de végétation aquatiques.

#### 5.2. Le gradient salinité

Le lac Poopó offre une végétation tout à fait particulière en raison de sa forte salinité. Ainsi il est particulièrement intéressant d'observer dans la partie nord, l'implantation d'associations communes dans le lac

Titicaca qui ne subsiste ici que grâce à l'influence des eaux plus douces du Desaguadero. Cependant, leur développement limité aux eaux dont la concentration ne dépasse pas de manière régulière une concentration de 10 grammes STD par litre nous indique leur limite de survie. A l'inverse, la végétation aquatique, constitué de characae différentes du Lac Titicaca et d'une ruppiacae, colonise une importante partie du lac et semble parfaitement bien adapté à des salinité pouvant atteindre 30 à 40 grammes STD par litre.

### 5.3. Extension des espèces en fonction de ces deux gradients

Une représentation des aires de répartition en fonction des gradients altitude-salinité (Fig. 25) fait apparaître divers groupements d'espèces.

a) Les plantes ne supportant pas une salinité élevée:

- *Isoetes*,
- *Elodea*,
- *Nitella*,
- *Sciaromium*,
- *Lilaeopsis* .

b) Les plantes ne supportant qu'une salinité élevée:

- *Chara* du lac Poopó.

c) Plantes supportant à la fois une altitude et une salinité relativement élevées:

- *Myriophyllum*,
- *Schoenoplectus*,
- *Ruppia*.

Ce sont les plantes ayant l'aire de répartition la plus réduite qui constituent les meilleurs indicateurs écologiques, à savoir, *Isoetes* pour l'altitude et les characae du lac Poopó pour la salinité.

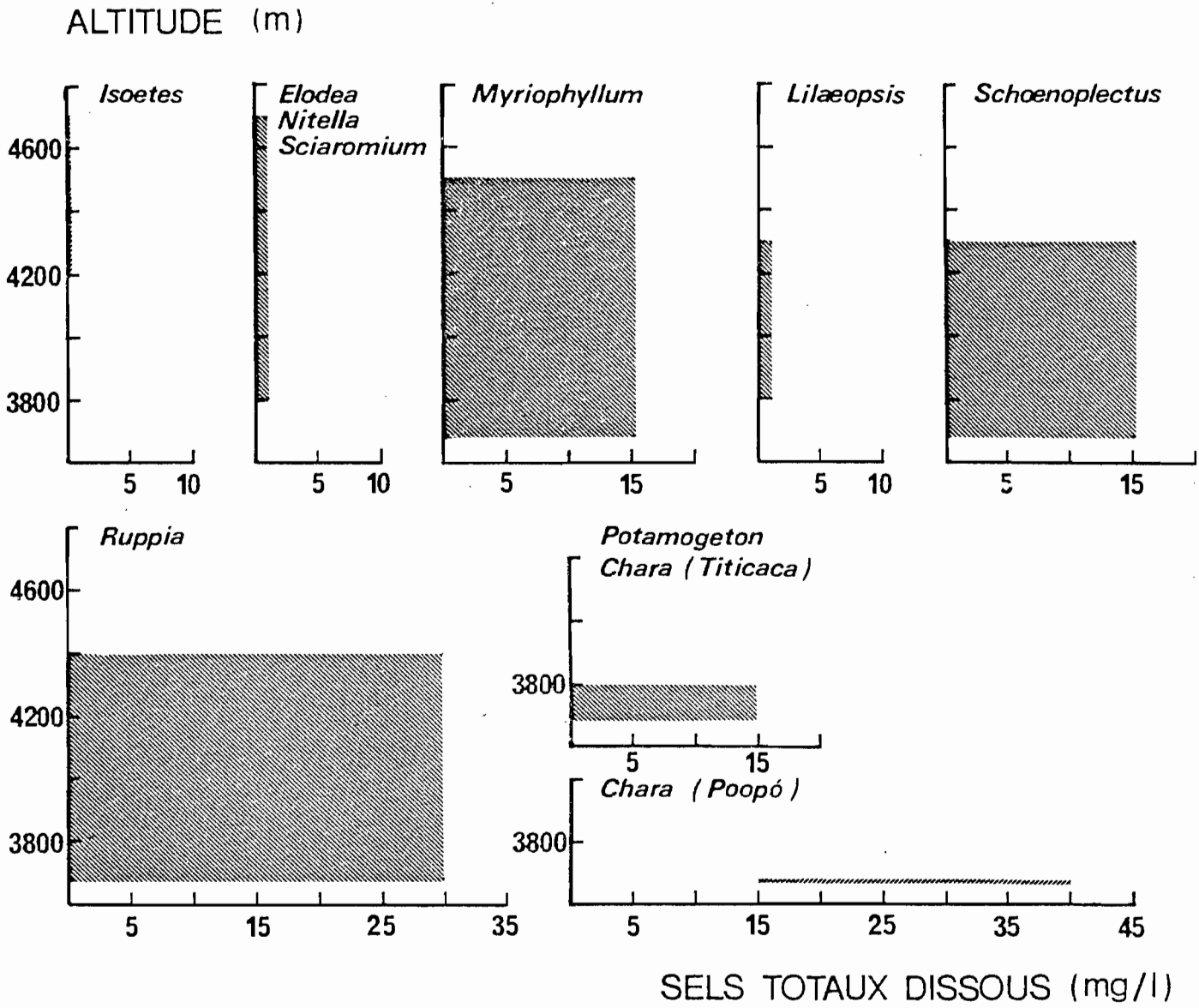


Fig. 25.- Aire de répartition en fonction des gradients altitude et salinité des principales macrophytes des lacs andins étudiés.

## 6. CONSIDERATIONS GENERALES

Les considérations portent sur divers points.

### 6.1. Problèmes de la méthode à l'oxygène

Dans le cadre des mesures de production, nous avons soulevé les problèmes posés par la méthode classique à l'oxygène qui demeure peu représentative malgré les efforts entrepris pour la développer (voir annexe II). Comme nous l'avons vu, par rapport à la méthode des coupes elle fournit des valeurs parfois plus de cinq fois supérieures.

Au sujet des problèmes posés par cette partie du travail, notons qu'aucune mesure de biomasse ou de production n'a pu être effectuée dans le lac Poo-pô ou les lacs des vallées d'altitude et ces résultats manquent pour une interprétation plus synthétique.

6.2. La répartition des espèces en fonction de différents milieu ont permis de mettre en évidence des indicateurs d'altitude (ou de température) et de salinité. Toutefois, des prospections dans d'autres vallées devraient permettre d'affiner le repérage altitudinal des espèces caractéristiques; en particulier, il serait intéressant de savoir si l'orientation des vallées influant sur les climats, joue sur les limites altitudinales. Il faudrait aboutir à l'élaboration de cartes écologiques de répartition des espèces.

Enfin, nous nous sommes attachés dans la dernière partie de ce travail à mettre en évidence l'apparition et la disparition de différentes espèces en fonction de l'altitude, mais il serait intéressant de connaître les limites de tolérance pour un certain nombre d'autres facteurs comme le pH, la teneur en oxygène dissous, l'alcalinité .... car des plantes indicatrices dont la physiologie et l'écologie sont bien connues, sont des aides précieuses pour mieux comprendre les situations écologiques actuelles aussi bien que passées par le biais de la palynoécologie.

6.3. La détermination de certaines espèces s'est avérée difficile, voire impossible faute d'avoir rencontré des espèces non fleuries. Il faudrait donc effectuer des sorties à différentes époques.

Liste des transects dans le Petit Lac (A), dans la Baie de Puno (B), dans le lac Poopó (C) et les lacs de la vallée d'Hichu Kkota (D).  
Détails des transects 2 et 3 dans le Petit Lac (E), du transect 5 dans le lac Poopó (F), et de trois transects caractéristiques des lacs de vallée d'Hichu Kkota (G).

A Liste des transects dans le Petit Lac.

transect	Date	Longueur(m)	nbre pts	Point départ	Point arrivée
1	23.04.79	4350	24	Capilla Exaltación	Isla Cojata
2	28.10.78	1370	59	Canton Cupankara	Isla Cojata
3	09.01.79	4300	78	Isla Cojata	Côte Huarina
4	31.01.79	14400	52	Huarina	Hacienda Cuyavi
5	10.01.79	16490	56	Baie Puerto Perez	Huatajata
6	23.01.79	13600	41	Hacienda Pirasca	Pampa Sola Sola
7	30.01.79	1000	20	San Pablo de Tiquina	San Pedro de Tiquina
8	21.02.79	5350	29	I. Taquiri-I. Jhamiti	I. Limina
9	21.02.79	3650	17	I. Paco	I. Taquiri
10	12.05.79	11425	43	I. Paco	Huatajata
11	03.12.78	8375	73	I. Taquiri	Hacienda Ujilaya
12	16.01.79	10690	32	Cerro Otilini	Juan Chalco
13	23.04.79	4600	23	Isla	(Isla) Cachiaba
14	26.03.79	14050	28	Hacienda Cairuni	I. Taquiri
15	19.04.79	14600	29	I. Jhamiti	Lomas de Leque
16	19.04.79	12560	34	Laguna Taraco	Côte Pérou
17	10.04.79	12750	33	Ouest Guaqui	Cmd Coacollo
18	09.04.79	6400	20	Escuela Uma Marca	Taraco
19	09.04.79	9650	74	Escuela Antajahua	Cmd Belem Pituta
20	20.02.79	6100	28	Isla Pariti	Hacienda Cascachi
21	23.04.79	3960	24	(Isla) Cachiaba	Nucleo Escolar Conana
22	26.03.79	3750	10	Isla	Isla Pariti
23	17.01.79	12900	72	Isla Paco	Pampa Ayjadero
24	24.01.79	25405	66	Puerto Perez	Tiquina
25	26.03.79	11375	33	Isla Pariti	Isla Suana
26	28.03.79	17250	25	Côte Pérou	Isla Suana
27	19.04.79	20985	25	Laguna Taraco	Isla Lécuya
28	19.04.79	2975	13	Isla Lecoya	Côte nord
29	10.04.79	13000	25	Pointe Taraco	Desaguadero
30	20.04.79	20800	29	Baie NW Pérou	Isla Jhamiti
31	28.03.79	27500	33	Isla	Côte Pérou
32	10.04.79	25375	62	Baie SW Pérou	Cmd Belem Pituta
33	26.03.79	3625	17	Isla Anapia	Isla Taquiri
34	20.02.79	3800	19	Isla Paco	Isla Pariti
35	20.04.79	2425	15	Isla	Isla
36	20.04.79	2650	9	Isla	Isla
37	20.04.79	5375	12	Isla	Baie NW Pérou
TOTAUX		378860	1282		

B Liste des transects dans la Baie de Puno

Transect	Date	Longueur(m)	nbre pts	Point départ	Point arrivée
1	30.05.79	17400	31	Puno	Parina
2	30.05.79	2200	10	Punta carana	Dir. punta Huillo
3	30.05.79	4100	13	Pt fin 2	Barco
4	30.05.79	14100	22	Barco	Limite N totora
5	31.05.79	3700	15	Isla Esteves	Rio Jayllinuayu
6	31.05.79	6600	15	Virraccochinga	Limite N totora
7	31.05.79	8800	15	Pt fin 6	Pucané
8	31.05.79	8600	14	Llachon	Limite totora
9	01.06.79	7800	19	Cusae Urus	Luquina Grande
10	01.06.79	8150	6	Cmd mata	Tancarade
11	01.06.79	5550	7	Llachon	Limite totora
12	01.06.79	16000	21	Pt fin 11	Chimu
			(34 Canal 1)		
			(29 Canal 2)		
TOTAUX		105200	253		

C Liste des transects dans le lac Poopó

Transect	Date	Longueur(m)	nbre pts	Point départ	Point arrivée
1	22.06.79	38675	30	Chanuma	Rio Tacagua
2	22.06.79	31250	24	Challapata	Cerro Gloria Pata
3	23.06.79	24850	28	Jachcha mamani khollu	Canaviri Pampa
4	23.06.79	17775	22	Rio Cortadera	Laguna Jayo Kkota
5	23.06.79	60080	31	Cerro Santos Villea	Pasina Pampa
6	24.06.79	38310	22	Chanuma	Playa nekne sirea
7	24.06.79	22500	13	Playa nekne sirea	Knara Pampa
8	24.06.79	33850	16	nord lac	Cerro Gloria Pata
9	25.06.79	23625	18	Isla Panza	Yorona Pampa
TOTAUX		290915	204		

D Liste des transects dans les lacs de vallée d'Hichu Kkota

Jancko Kkota				Khotia				khara Kkota			
T	Date	Long. (m)	Nbre pts	T	Date	Long. (m)	Nbre pts	T	Date	Long. (m)	Nbre pts
1	12.07.79	950	15	1	13.07.79	2900	32	1	10.07.79	5000	54
2	12.07.79	295	9	2	13.07.79	390	9	2	10.07.79	310	9
3	12.07.79	350	6	3	13.07.79	525	8	3	10.07.79	365	8
4	12.07.79	375	6	4	13.07.79	510	9	4	10.07.79	425	7
5	12.07.79	310	5	5	13.07.79	540	10	5	10.07.79	390	10
6	12.07.79	100	4					6	10.07.79	590	11
								7	10.07.79	690	13
								8	10.07.79	615	11
								9	10.07.79	500	9
								10	10.07.79	470	11
								11	10.07.79	270	7
TOTAUX		2380	45			4865	68			9610	150

Distance de la côte (m)	Profondeur (m)	Abondance	Hydrocotyle	Lilacopsis	Myriophyllum	Elodea	Potamogeton	Schoenoplectus	Chara
0	0,00	4	25	25	50				
5	0,40	4			15	80			
10	0,70	4			55				
15	0,75	4			55				
20	0,75	4			55				
25	0,80	4			55	15			
30	0,80	4			55				100
35	0,80	4			55				95
40	0,80	4			55				95
45	0,85	4			55				95
50	0,95	4			55				95
60	1,00	4			55				98
80	1,10	4			100				100
100	1,10	4			100				99
120	1,20	4			100				100
140	1,50	4			100				100
160	2,00	4			50	45	3	2	
180	2,00	4			80	8	2	-	
200	2,50	4			70	29	1		
220	2,50	4			20	20			60
240	2,50	4							100
260	2,50	4			5	15	5	5	75
280	2,50	4				5	5	5	90
300	3,00	4				40	5	5	55
320	2,00	4			49	49	2	2	
340	2,00	4			92	5	3	3	
360	2,00	4			92	5	3	3	
380	2,00	4			92	5	3	3	
400	2,00	4			85	10	5	2	3
420	2,00	4			85	10	5	5	
440	2,00	4			85	10	5	5	
460	2,25	4			85	10	5	5	
480	2,50	4			50				50
500	2,25	4				2,2	2,5		95
520	2,50	4							100
540	2,50	4							100
560	2,50	4							100
580	2,50	4							100
600	2,50	4							100
1000	2,50	4							100
1200	2,50	4							100
1220	2,00	4							100
1240	1,75	4							99
1255	1,75	4							98
1275	1,75	4							98
1285	1,75	4							95
1290	1,75	4					20	5	75
1310	1,50	4					25	5	70
1330	1,50	4					40	10	50
1335	1,50	4			50		40	10	
1340	1,50	4			50		15	5	
1345	1,25	4			80		15	5	
1350	1,00	4			70		20	10	
1360	0,50	4			50	50			
1365	0,50	4			33	33	33	1	
1370	0,00	4	25	25	50				

Abondance des zones:

Végétation absente	0
- clairsemée	0,5
- peu dense	1
- moyennement dense	2
- dense	3
- très dense	4

Distance de la côte (m)	Profondeur (m)	Abondance	Myriophyllum	Potamogeton	Schoenoplectus	Chara
0	0,00	0				
20	2,50	4				
40	5,00	4		50		
500	8,00	3				100
955	10,00	0				
1415	12,50	0				
1670	11,00	0				
2330	15,50	0				
2785	14,00	0				
3240	8,50	0				
3320	5,00	4				100
3330	2,50	4				100
3350	0,00	0				
a 0	0,00	0				
20	2,00	4		100		
40	3,50	4		100		
555	4,50	4				100
410	4,50	4				100
445	5,50	3				100
485	8,25	0				
925	11,00	0				
1570	14,00	0				
1605	15,00	0				
1740	15,50	0				
1810	15,00	0				
1885	7,50	4		50		50
1900	0,00	4		20		80
1980	5,00	4	100			
2000	0,00	0				

Distance de la côte (m)	Profondeur (m)	Abondance	Ruppia	Chara p.1	Chara n.2
0	0,00	0			
500	0,30	0,5			
2441	1,75	0,5	100		
4382	2,00	4	50	50	
6323	2,00	4	50	50	
8264	2,00	3-4	20	80	
10205	2,00	3-4	100		
12146	2,00	4	50	50	
14087	2,25	3-4		100	
16028	2,50	4			100
17969	2,75	0			
19910	2,75	0			
21852	2,80	0			
23793	2,80	0			
25734	2,80	0			
29616	2,90	0			
33498	2,80	0			
37380	2,75	0			
39321	2,75	0			
41262	2,75	0			
43203	2,50	0			
45144	2,50	0			
47085	2,50	0			
49026	2,40	0			
50967	2,40	0			
52908	2,25	0			
54849	1,50	0,5	50	50	
56791	1,25	4	100		
58731	0,75	1-2	100		
59580	0,50	0,5	100		
60080	0,00	0			

C Détail de transects caractéristiques dans Jancko kkota (4), Khotia (4) et Khara kkota (5), lacs de la vallée d'Ichu Kkota.

Distance de la côte (m)	Profondeur (m)	Abondance	Isoetes	Nitella
0	0,00	0,5	100	
5	2,50	4	100	
100	19,00	0		
200	19,00	0		
300	18,00	0		
370	2,50	3	100	
375	0,00	0,5	100	
0	0,00	0,5	100	
10	11,25	3		100
50	24,25	0,5		100
100	26,00	0		
200	24,25	0		
300	26,00	0		
400	14,00	4		100
500	0,75	4	100	
510	0,00	0,5	100	
0	0,00	0,5	100	
5	1,50	4	100	
15	5,50	4	100	
50	15,00	4		100
100	22,60	0		
200	23,50	0		
300	14,80	1		100
350	7,00	4		100
375	5,00	4	100	
390	0,00	0,5	100	

Jancko kkota

Khotia

Khara Kkota

ANNEXE II.

MESURE DE LA PRODUCTION NETTE ET BRUTE  
DES MACROPHYTES PAR LA METHODE DES  
BOUTEILLES ECLAIREE ET OBSCURE, PUIS  
DOSAGE DE L'OXYGENE PRODUIT ET CONSOMME-  
ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE ET AMELIORATIONS PROPOSEES

1. INTRODUCTION

Il est nécessaire de préciser avant tout quelques points de vocabulaire afin de s'entendre sur les termes relatifs à la production et à la productivité.

- Production : en écologie, désigne la quantité de matière vivante élaborée par chaque maillon de la chaîne alimentaire, par unité de temps, de surface ou de volume. On distingue parfois production brute, production nette, production primaire, secondaire ou tertiaire (HUSSON, 1970<sup>(1)</sup>)
- Production nette : ("gross production" des anglo-saxons) : c'est la quantité totale de matière élaborée par une population (MAC FADYEN, 1966<sup>(1)</sup>)
- Productivité : plus ou moins grande possibilité de produire quelque chose (HUSSON, 1970<sup>(1)</sup>).  
Quantité de matière vivante produite dans un temps donné indépendamment de la biomasse initiale ou finale (LEMEE, ?<sup>(1)</sup>).
- Productivité nette réelle : augmentation de la biomasse pérenne au bout d'un temps déterminé (PAPP, 1971<sup>(1)</sup>).
- Productivité brute : concerne l'ensemble des substances produites et consommées au cours d'un temps déterminé.

Parmi les différentes méthodes de mesure de la productivité et de la production des végétaux aquatiques, certaines vont nous fournir une estimation de la productivité nette apparente (mesure de biomasse maximum, la biomasse étant nulle au départ, "production" de repousse), d'autres, des données sur la production nette et brute (mesure des variations de la teneur en oxygène dissous, du pH, de la conductivité; assimilation du <sup>14</sup>C, <sup>32</sup>P, <sup>65</sup>Zn).

---

(1) Définitions tirées du vocabulaire d'écologie (DAGET, GODRON, 1974).

Parmi ces méthodes, nous traiterons ici de la "technique à l'oxygène", des différents problèmes qu'elle pose et enfin, de sa validité.

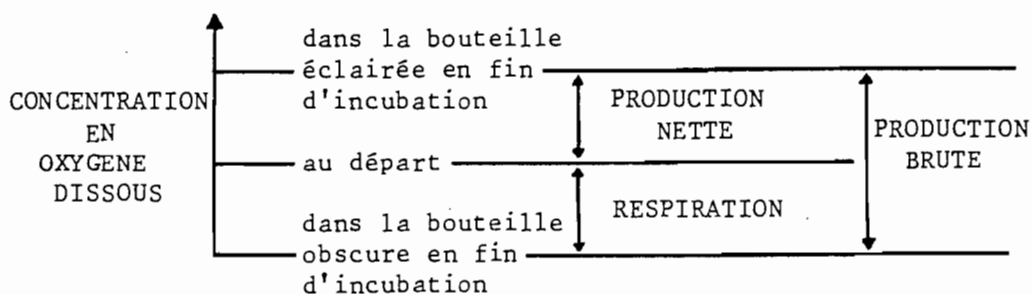
## 2. METHODE

### 2.1. Principe

Avec le développement d'une méthode rapide et précise de dosage de l'oxygène dissous (WINCKLER, 1888), l'estimation de la production d'oxygène a permis d'envisager de mesurer l'activité photosynthétique des végétaux aquatiques.

La méthode de référence décrite par SLACK *et al.* (1973) est basée sur le principe suivant: le changement mesuré dans la concentration en oxygène dissous dans un volume d'eau contenu dans une enceinte fermée, éclairée (artificiellement ou naturellement) où incubent pendant un certain temps plantes et animaux, est le résultat de la production photosynthétique en oxygène par les plantes chlorophylliennes, et de la respiration par les plantes et les animaux. Dans le récipient placé à l'obscurité, avec plantes et animaux, seule la respiration a lieu. C'est donc bien comme nous l'avons défini plus haut, une estimation de la production nette que nous fournit le premier type d'enceinte. Si l'on additionne la quantité d'oxygène consommé à l'obscurité à celle produite à la lumière, on connaîtra alors la production brute en posant l'hypothèse que la respiration est la même en conditions lumineuses ou obscures.

Le schéma suivant résume la situation :



### 2.2. Matériel nécessaire

- 2 bouteilles (250 ml) dont une obscure où incubent les plantes (ou un multiple de deux pour une exploitation statistique des résultats).
- Un système de suspension des bouteilles.
- Une bouteille à prélèvement pour recueillir le milieu d'incubation.

- Une bouteille (125 ml) pour le dosage de l'oxygène au départ de l'expérience.
- Un grappin ou tout autre dispositif pour recueillir les plantes.
- Le matériel et les réactifs nécessaires au dosage de l'oxygène dissous par la méthode de WINCKLER (éventuellement, oxymètre).
- Eventuellement, une cellule pour mesurer l'énergie radiante ou incidente.

### 2.3. Récolte des échantillons (expérience *in vivo*)

La méthode utilisée consiste à isoler de leur environnement des échantillons de plantes pour connaître leur réponse dans un milieu artificiel puis l'extrapoler au milieu naturel. Il faut donc agir avec précaution, surtout pour les espèces méso- ou oligophotiques, c'est à dire éviter leur exposition à la lumière solaire plus de cent fois supérieure à celle de leur milieu, et proscrire tout contact avec des inhibiteurs de la photosynthèse comme le cuivre, le bronze, le laiton, etc... Dans tous les cas il faut empêcher les infiltrations de lumière dans la bouteille obscure.

Les plantes peuvent être récoltées à l'aide d'un grappin ou en scaphandre autonome. Suivant le procédé d'incubation choisi, on utilisera la plante entière ou seulement une partie. On prélève au même moment de l'eau du milieu pour l'incubation et pour doser l'oxygène dissous au départ de l'expérience.

### 2.4. Incubation

*In vivo*, la plante est récoltée et mise à incuber soit au laboratoire devant les tubes fluorescents type lumière du jour, soit placée dans des bouteilles que l'on place dans le milieu à la profondeur de prélèvement.

*In situ*, une enceinte peut être enfoncée dans le sédiment et isoler la plante du milieu. Sur le terrain, le temps d'incubation recommandé est la durée du tiers médian de la journée solaire qui correspond à 45% de la production journalière (VOLLENWEIDER, 1965; PELLETIER, 1973).

### 2.5. Dosage

En fin d'incubation, la plante est retirée et la fixation de l'oxygène dissous effectuée. La plante est conservée pour en connaître le poids de matières fraîches, le poids de matières sèches, le poids de cendres.

## 2.6. Interprétation des résultats

Pour connaître la production nette (PN), la respiration (R), et la production brute (PB), on effectue les calculs suivants :

$$PN \text{ en mg O}_2/1/\text{unité de temps} = \frac{BE - BD}{t}$$

$$R = \frac{BD - BO}{t}$$

$$PB = PN + R$$

avec BE = concentration en oxygène dissous dans la bouteille éclairée en fin d'incubation en mg O<sub>2</sub>/l.

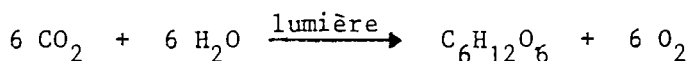
BD = concentration en oxygène dissous dans le milieu au départ de l'expérience en mg O<sub>2</sub>/l.

BO = concentration en oxygène dissous dans la bouteille obscure en fin d'incubation en mg O<sub>2</sub>/l.

t = temps d'incubation.

PN, R, PB divisés par le poids de matières fraîches, le poids de matières sèches ou le poids de cendres, fournissent des résultats comparables à ceux d'autres auteurs.

On peut également exprimer les résultats en milligrammes de carbone assimilé en multipliant les milligrammes d'oxygène par 0,375, coefficient tiré de l'équation générale de la photosynthèse:



HOWARD-WILLIAMS (1978) utilise un coefficient de 0,278 calculé par WESTLAKE (1963).

Si l'on utilise les résultats de WETZEL (1964), on obtient alors les coefficients 0,107 - 0,441 - 0,251 - pour diverses espèces. C'est dire que le coefficient de conversion est à utiliser prudemment.

## 3. LES DIFFERENTS PROBLEMES ET AMELIORATIONS EVENTUELLES

### 3.1. An niveau de la récolte

#### 3.1.1. Problèmes

a) VOLLENWEIDER (1971) souligne que sortir des macrophytes de leur milieu, les placer dans un flacon et les remettre à leur profondeur

originelle imposent aux plantes des conditions plus qu'anormales pouvant sérieusement affecter les résultats expérimentaux. En effet, la plupart des plantes submergées ne reçoivent que peu d'énergie lumineuse et l'énergie régnant en surface perturbe leur métabolisme. De plus, la variation de pression peut également être "stressante".

b) Il peut se produire une libération de l'oxygène de l'eau initiale si la température des trois éléments : eau, plante, bouteille n'est pas identique.

c) Si toute la plante ne rentre pas en incubation, ce qui est le cas le plus fréquent lorsqu'on utilise des bouteilles, le fait d'utiliser uniquement la partie apicale va augmenter le résultat de la production ramené à l'unité de poids car c'est la partie la plus vigoureuse de la plante. Ainsi, l'utilisation de *Potamogeton* dans ce type d'expérience a mis en évidence que le taux d'assimilation était beaucoup plus élevé dans la partie apicale que dans la partie basale (MORTON, 1932). A l'inverse, lorsque la plante entière est placée dans une enceinte close, c'est au niveau des racines que le mécanisme d'échange d'ions est complètement bouleversé (WETZEL, 1964). Mais il est certain que le fait d'utiliser une partie de plante ne peut que fausser le métabolisme de production.

### 3.1.2. Améliorations

Les deux premiers problèmes trouvent leur solution en opérant en plongée. En effet, la plante ou le morceau de plante restera constamment à la même profondeur. De même les températures des différents composants seront identiques.

La série de problème -c)- ne présente pas de solution. Nous utiliserons simplement une tige la plus longue possible afin de compenser l'effet de la partie apicale par celui de la partie basale.

## 3.2. Au niveau de l'incubation

### 3.2.1. Problèmes

a) Temps d'incubation:

Certains macrophytes (*Isoetes* par exemple) nécessitent de longues périodes d'incubation pour obtenir des changements significatifs de la concentration

en oxygène dissous. Mais au cours de durée longues, des populations bactériennes se développent et consomment une partie de l'oxygène produit. Pour VOLLENWEIDER (1971), l'effet bactérien se produit après six heures d'incubation. Pour WETZEL (1964), quatre heures suffisent.

Proportionnellement au temps d'incubation, la concentration en sels nutritifs va baisser, entraînant des modifications physiologiques de la plante. Ce phénomène est encore plus sensible dans les milieux oligotrophes. La présence de bactéries, de phytoplancton et d'épiphytes accentue également la consommation des sels nutritifs.

b) Sursaturation de l'enceinte:

En cas de forte production, un niveau de sursaturation peut être atteint très rapidement. Il se forme alors des bulles (qui s'accrochent en particulier aux feuilles), que le dosage par la méthode de Winckler ne prend pas en considération.

c) Stockage interne de l'oxygène produit:

C'est la source d'erreur la plus importante de cette technique. HARTMAN et BROWN (1967) ont démontré qu'il se produit durant le jour une accumulation de l'oxygène produit dans l'atmosphère interne des plantes (1,01 à 1,18% de  $CO_2$ ; 12,75 à 21,30%  $O_2$ , NYGAARD, 1958), au niveau des lacunes. La diffusion dans l'eau est lente et décalée de plusieurs heures; la concentration en oxygène dissous dans l'eau du milieu n'est donc pas proportionnelle à la production interne d'oxygène. De plus, il se passe dans la bouteille obscure un autre phénomène également source d'erreur : l'oxygène stocké peut être utilisé pour la respiration pendant la période d'obscurité; la respiration n'a alors aucun effet sur la concentration en oxygène dissous du milieu (GORSKI, 1929; BOURN, 1932).

d) Absence de courant:

L'absence de courant modifie le gradient de diffusion de l'oxygène produit (WESTLAKE, 1967).

### 3.2.2. Améliorations

a) Temps d'incubation:

Les erreurs entraînées par un temps d'incubation trop long peuvent être limitées en réduisant le temps d'exposition au minimum nécessaire pour

que la production soit mesurable. La durée d'un tiers de journée solaire (quatre heures en Bolivie) est déjà trop longue car une expérience a montré qu'à partir de trois heures d'incubation, la production n'est plus proportionnelle à l'énergie reçue (Fig.26).

b) Sursaturation:

Diverses techniques ont pour but de diminuer la quantité de gaz dissous dans l'eau; on peut citer POMEROY (1959) portant l'eau à ébullition, HAMMAM (1957) faisant agir une pompe pour réduire la pression partielle des gaz dissous. Ces procédés et d'autres sont à rejeter car ils modifient l'équilibre des sels nutritifs (surtout au niveau de l'alimentation en carbone) et des gaz dissous du milieu originel.

c) Stockage interne:

Aucune amélioration n'est envisageable.

### 3.3. Au niveau des résultats

#### 3.3.1. Problèmes

Les comparaisons expérimentales de WETZEL (1964) montrent que la méthode à l'oxygène donne des estimations de production généralement plus élevées que celles de la méthode au  $^{14}\text{C}$ . Il l'explique par le fait que la méthode à l'oxygène fournit une indication sur le métabolisme d'une communauté et non pas uniquement sur celui de la plante. En effet, la production des bactéries photosynthétiques, du phytoplancton et du périphyton peut être importante. Mais surtout la partie apicale de la plante est généralement plus productive que la plante entière.

#### 3.3.2. Améliorations

Deux types de remèdes peuvent être apportés.

a) Incubation simultanée en chambre claire et obscure d'eau sans plante pour tenir compte de la production et de la respiration du phytoplancton. Ces deux valeurs sont importantes surtout dans les eaux eutrophes. Dans le cas du Titicaca, le phytoplancton produit au maximum 2,3% de l'oxygène formé dans l'enceinte.

b) "Nettoyage" de la plante dans l'eau du milieu, délicatement, afin de la débarrasser de la plus grosse partie du périphyton. L'injection de KIESELGUR, ou de liquides organiques lourds qui inhibent la photosynthèse du périphyton, risque également d'inhiber, en partie du moins, celle des macrophytes et est donc à rejeter.

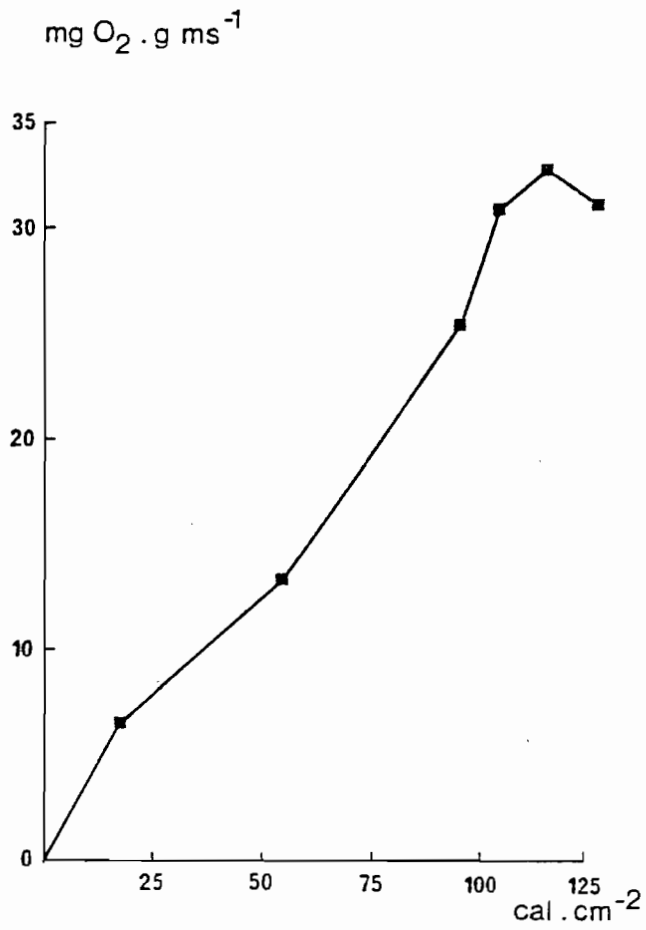


Fig. 26.-Production d'oxygène en fonction de l'énergie reçue et pour 1 à 6 heures d'incubation; au bout de trois heures la production n'est plus proportionnelle à l'énergie reçue.

4. CONCLUSION : VALIDITE DE LA METHODE ,

La méthode basée sur les changements des taux d'oxygène dissous dans des enceintes obscures et éclairées a été très utilisée pour estimer la production du phytoplancton avec succès, mais se heurte à des difficultés lorsqu'on tente de l'appliquer aux plantes aquatiques. WETZEL (1965) est d'ailleurs opposé à cette méthode: " des preuves indiquent que l'on ne doit pas utiliser la méthode de la chambre claire et obscure *in situ* pour mesurer la production des plantes aquatiques à partir de la production d'oxygène ... L'oxygène dissous dans l'eau environnante n'est pas proportionnel à la production d'oxygène et au taux de photosynthèse". Et, dans une autre publication (1964) : " Attribuer la productivité ainsi déterminé seulement aux macrophytes, c'est négliger beaucoup d'autres facteurs influençant la concentration en oxygène et les résultats peuvent non seulement fournir des valeurs approximatives mais aussi aboutir à plus de confusions que d'interprétations dans la compréhension de ces producteurs".

D'une manière peut être plus nuancée, nous concluerons que cette méthode simple est applicable avec circonspection lorsque des méthodes plus sophistiquées comme celle au  $^{14}\text{C}$  ne sont pas envisageables. Elles peuvent en outre servir de point de comparaison entre diverses espèces. Mais de toutes façons, les résultats obtenus sur un fragment de plante ne sauraient être étendus à la plante entière et encore moins servir de base à l'évaluation de la production d'herbiers de plusieurs centaines de kilomètres carrés de surface.

=====

UTILISATION DES PLANTES AQUATIQUES  
DANS LE LAC TITICACA  
POUR L ' ALIMENTATION DU BETAAIL

Parmi les plantes communes du Lac Titicaca, seules les *Chara* ne sont pas utilisées. Les zones particulièrement propices à la récolte sont donc certaines parties du Petit Lac et de la Baie de Puno, là où les totoras sont abondantes. Les plantes les plus exportées au sens écologiques sont les totoras, les élodées, les myriophylles et les potamots. Des enquêtes ont été menées afin de connaître la quantité de plantes prélevées par les paysans locaux pour nourrir le bétail, et savoir si cette exportation ne dépasse pas la capacité de production du Lac. Ces enquêtes effectuées à Huatajata, dans la région de Taraco et sur la côte ouest de Guaqui, ont fourni les quelques résultats suivants.

1. CAS DES TOTORAS

1.1. Epoque des coupes

Les coupes de totoras se pratiquent particulièrement en janvier, février et mars, époque à laquelle les animaux viennent se nourrir directement dans le Lac. En octobre, novembre et décembre, les paysans achètent des "amoros" ou gerbes de totoras ou coupent les totoras pour les amener au bétail sur les collines proches. Entre ces deux époques, les coupes restent faibles.

1.2. Lieu de coupe

Il y a lieu de distinguer la totoraie naturelle (qui apparaît en clair sur la carte Fig. 6a), la totoraie plantée et entretenue et les îles flottantes.

La totoraie naturelle se distingue par l'abondance de tiges pourries, de tiges sèches et de fleurs. Le fond varie de 2,00 à 4,50 mètres et les totoras peuvent atteindre plus de cinq mètres. Les touffes sont très espacées et dans le meilleur des cas, la densité est de 20 tiges par mètre carré.

Dans les zones jugées à totoras abondantes (Fig. 6a), la totora est généralement plantée en fonction du niveau du Lac (soit à la main, soit en lestant un morceau de racine avec une pierre). La coupe favorise

l'extension des rhizomes et l'on atteint 200 tiges par mètre carré. Les plus grandes tiges atteignent quatre mètres. Sur les îles flottantes que l'on rencontre vers l'île de Pariti et dans la Baie de Guaqui, l'exploitation est particulièrement intense et la densité peut atteindre 800 tiges par mètre carré. Les tiges très vertes n'approchent que deux mètres.

### 1.3. Quantité de totoras exportées

Il ressort des enquêtes que la quantité de totoras nécessaire à une vache pour une journée varie entre un et deux "amoros". Un "amoro" contient plus de trois mille tiges fines d'environ 1,50 mètres et pèse 9 à 13 kilogrammes (matières fraîches soit 1 kilogramme environ de matières sèches). Comme il s'est avéré impossible de connaître le nombre de tête de bétail autour du Lac, on ne peut fournir la quantité exportée journalière. Tout au plus pouvons nous calculer que la quantité produite chaque jour (120 tonnes de matières sèches dans le Petit Lac) permet de nourrir 120 000 têtes sur la base de consommation précédente, chiffre probablement très supérieur au cheptel de cette région. (Il y a un peu plus de 100 000 habitants autour du Petit Lac).

## 2. AUTRES PLANTES

Les plantes de l'association *Elodea-Myriophyllum* sont également coupées pour améliorer la ration du bétail. Les résultats des enquêtes permettent d'évaluer cette quantité à environ 70 kilogrammes de matières fraîches par vache et par jour, soit 7 kilogrammes de matières sèches. La production de cette association dans le Petit Lac (2375 tonnes par jour) permettrait de couvrir les besoins de plus de 300 000 têtes.

## 3. CONCLUSION

Il apparaît clairement que la quantité maximum possible prélevée par les paysans locaux ne dépasse pas les possibilités de production du Petit Lac. Au contraire, la pratique raisonnée des coupes (c'est à dire une tige prélevée à un endroit, une tige à un autre et non le ramassage totale d'une surface) favorise l'extension des plantes, en particulier des totoras. La création d'un rideau de plantes émergées, outre son intérêt alimentaire, limite l'extension des *Chara*, préserve la côte de l'action érosive des vagues et ajoute une note esthétique à ce lac de haute altitude.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLEN (G.O.), 1940. - Charophyta-Reports of the Percy Sladen Trust Expedition. - Trans. Linn. Soc. Lond. 1 (ser.3), p. 155-160
- BAZOBERRY QUIROGA (A.), 1971. - Mapas, graficos y tablas relativos à los anteproyectos y alternativas sobre la utilización de las aguas del Lago Titicaca, Rio Desaguadero y Lago Poopó, con fines de producción de energia e irrigación.
- BEEON (A.M.), SIKES (S.), 1977. - Influence of aquatic macrophytes on the chemistry of Skadar lake, Yugoslavia. - Verh. Int. Verein. Limnol., 20, p. 1055-1061.
- BOULANGE (B.), RODRIGO (L.A.), 1976. - Primeros resultados limnológicos del lago Titicaca (parte boliviana del lago Huinamarca). Programa de Geodinamica y Limnología UMSA-ORSTOM, 11 p.
- BOURN (W.S.), 1932. - Ecological and physiological studies on certain aquatic angiosperms. - Contr. Boyce Thompson Inst. Plant Res., 4, p. 425-496.
- CARMOUZE (J.P.), ARCE (C.), QUINTANILLA (J.), 1977. - La regulation hydrique des lacs Titicaca et Poopó. - Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 11 (4), p. 269-283.
- DAGET (P.), CODRON (P.), 1974. - Vocabulaire d'écologie. - Paris : Hachette; 275 p.
- DAJOZ (R.), 1966. - Précis d'écologie. - 3ème éd. - Paris : Dunod; 549 p.
- DUSSART (B.), 1966. - Limnologie : l'étude des eaux continentales. - Paris : Gauthier-Villars; 678 p.
- FAGER (E.W.), FLECHSIG (A.O.), FORD (R.F.), et al., -1966. - Equipment for use in ecological studies using SCUBA. - Limnol. Oceanogr., 11, p. 503-509.
- GAARDER (J.) et GRAN (H.H.), 1927. - Investigation of the production of plankton in the Oslo Fjord. - Rapp. Proc. Verb. Cons. perm. int. Explor. Mer, 42, p. 1-48.

- GILSON (H.C.), 1938. - The Percy Sladen Trust Expedition to lake Titicaca, 1937. - Geogr. J., 91, p. 533-542.
- GILSON (H.C.), 1939, 1940, 1955. - Reports of the Percy Sladen Trust Expedition. - Trans. Linn. Soc. Lond., 1 (Ser. 3), p. 1-357.
- GILSON (H.C.), 1964. - Lake Titicaca. - Verh. Int. Verein. Limnol., 15, p. 112-127
- GORSKI (F.), 1929. - Recherches sur les méthodes de photosynthèse chez les plantes aquatiques submergées. - Acta. Soc. Bot. Poloniae., 6, p. 1-29.
- HAMMAM (A.), 1957. - Assimilationszahlen submerser Phanerogamen und ihre Beziehung zur Kohlensäureversorgung. - Schweiz. Z. Hydrol., 19, p. 579-612
- HARTMAN (R.T.), BROWN (D.L.), 1967. - Changes in the composition of the internal atmosphere of submerged vascular hydrophytes in relation to photosynthesis. - Ecology, 48, p. 252-258.
- HEGEWALD (E.), ALDAVE (A.), HAKULI (T.), 1976. - Investigations of the lakes of Peru and their phytoplankton. - 1. Review of literature, description of the investigated waters and chemical waters and chemical data. - Arch. Hydrobiol. 78 (4), p. 494-506.
- HOWARD-WILLIAMS, (1978). - Growth and production of aquatic macrophytes in a south temperate saline lake. - Verh. int. Verein. Limnol., 20, p. 1153-1158.
- LECHOWICZ (M.J.), ADAMS (M.S.), 1975. - A note on aquatic macrophyte productivity in lake Maggiore. - Mem. Ist. ital. Idrobiol., 32, p. 49-55.
- LINK (L.E.), LONG (K.S.), 1978. - Large-scale demonstration of aquatic plant mapping by remote sensing. In : Proceedings of the twelfth international symposium on remote sensing of environment. - Environmental Research Institute Michigan, V.2, p. 907-915.
- LINTHURST (R.A.), REIMOLD (R.J.), 1978. - An evaluation of methods for estimating the net aerial primary productivity of estuarine angiospermes. - J. appl. Ecol., 15 (3), p. 919-931

- LINTHURST (R.A.), REIMOLD (R.J.), 1978. - Estimated net aerial primary productivity for selected estuarine angiosperms in Maine, Delaware and Georgia. - Ecology, 59 (5), p. 945-955.
- MORTON (F.), 1932. - Über die Assimilationstätigkeit an Sprossstellen desselben Individuums von Potamogeton perfoliatus. - Arch. Hydrobiol., 24, p. 177-178.
- NYGAARD (G.), 1958. - On the productivity of the bottom vegetation in lake Grane Langsø. - Verh. Int. Verein. Limnol., 13 p. 144-155.
- PELLETIER (J.), 1973. - Contribution à l'étude de la production primaire du lac Léman. - Thèse 3ème cycle, Université de Provence, 112 p.
- POMEROY (L.R.), 1959. - Productivity of algae in salt marshes. - Proc. Salt. Marsh Conf., 1958, p. 88-95.
- RICH (H.), WETZEL (R.G.), VAN THUY (M.), 1971. - Distribution, production and role of aquatic macrophytes in a southern Michigan lake. - Freshwater Biol., 1 (1), p. 3-21.
- RICH (H.), WETZEL (R.G.), NGUYEN VAN THUY, 1971. - Distribution, production and role of aquatic macrophytes in a southern Michigan marl lake. - Hidrobiologia (Bucarest), 12, p. 199-201.
- RICHERSON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), LANDA (A.C.), 1975. - A survey of the physical and chemical limnology of lake Titicaca. - Verh. Int. Verein. Limnol., 19, p. 1498-1503.
- SAND JENSEN (K.), SONDERGAARD (M.), 1977. - Growth and production of isoetids in oligotrophic lake Kalgaard, Denmark. - Int. Verh. int. Ver. Limnol., 20, p. 659-666.
- SHELDON (R.B.), BOYLEN (C.W.), 1978. - An underwater survey for estimating submerged macrophyte population density and biomass. - Aquatic Botany, 4, p. 65-72.
- SLACK (K.V.), AVERETT (R.C.), GREESON (P.E.), LIPSCOMB (R.G.), 1973. - Methods for collection and analysis of aquatic biological and microbiological samples. In : Techniques of water-resources investigations of the United States Geological Survey, Book 5, chapt. A4, 165p.

- TUTTIN (M.A.), 1940]. - The macrophytic vegetation of the lake Titicaca. Reports of the Percy Sladen Trust Expedition. - Trans. Linn. Soc. Lond., 1 (ser. 3), p. 161-190.
- VALIELA (J.), TEAL (J.M.), SASS (W.J.), 1975. - Production and dynamics of salt marsh vegetation and the effect of experimental treatments with sewage sludge. - J. appl. Ecology, 12, p. 973-981
- VARGAS (C.A.), 1979. - Estudio sedimentológico de los lagos Huinaymarca (Lago Titicaca) y Poopo. - Tesis de grado. UMSA, La Paz, Bolivia.
- VOLLENWEIDER (R.A.), 1971. - A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. - IBP Handbook 12; Blackwell, Oxford, G.B., 213 p.
- WALLFNTINUS (H.G.), 1975. - Above ground production and chemical analysis of *Phragmites communis* in polluted brackish water. - Meerentutkimuslait. Julk. / Havsforskningsinst. Skr., 239, p. 109-115.
- WESTLAKE (D.F.), 1963. - Comparisons of plant productivity. - Biol. Rev., 38, p. 385-425.
- WESTLAKE (D.F.), 1965. - Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. - Mem. Ist. ital. Idrobiol., 18 (suppl.), p. 229-248.
- WESTLAKE (D.F.), 1967. - Some effects of low-velocity currents on the metabolism of aquatic macrophytes. - J. exp. Bot., 18, p. 187-205.
- WETZEL (R.G.), 1964. - Primary productivity of aquatic macrophytes. - Verh. int. Verein. Limnol., 15, p. 426-436.
- WETZEL (R.G.), 1964. - A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton and phytoplankton in a large shallow lake. - Int. Revue ges. Hydrobiol., 49, p. 1-49.
- WIDMER (C.), KITTEL (T.), RICHERSON (P.J.), 1975. - A survey of the biological limnology of lake Titicaca. - Verh. int. Verein. Limnol., 19, p. 1504-1510.

WOOD (R.D.), 1963. - Adapting SCUBA to aquatic plant ecology. - Ecology, 44, p. 416-419.

WOOD (R.D.), HARGRAVES (P.E.), 1969. - Comparative benthic plant ecology by SCUBA-monitored quadrats. - Hydrobiologia, 33, p. 561-586.

=====