

**LA FAUNE BENTHIQUE DE QUELQUES  
LACS D'ALTITUDE  
DES ANDES BOLIVIENNES .**

Titre abrégé :            Benthos des lacs andins.

**Claude DEJOUX (\*)**, Jean Gabriel **WASSON (\*\*)**

**Résumé.**

Les macroinvertébrés benthiques ont été échantillonnés au cours de 2 campagnes sur 9 lacs de la Cordillère Orientale de Bolivie, situés entre 3750 et 4850 m d'altitude à une latitude de 16°S, dans une région très peu habitée. Une première analyse qualitative et quantitative des résultats est présentée. La richesse taxonomique apparaît élevée, notamment pour les Chironomidae et les Hydracariens, et les densités sont assez fortes. L'influence possible des facteurs liés à l'altitude est discutée, et les problèmes relatifs à la gestion de ces milieux sont évoqués.

Adresses des auteurs :

(\*) ORSTOM    213, rue La Fayette    F- 75480 Paris Cedex 10

(\*\*) CEMAGREF    3, quai Chauveau    F- 69336 Lyon Cedex 09

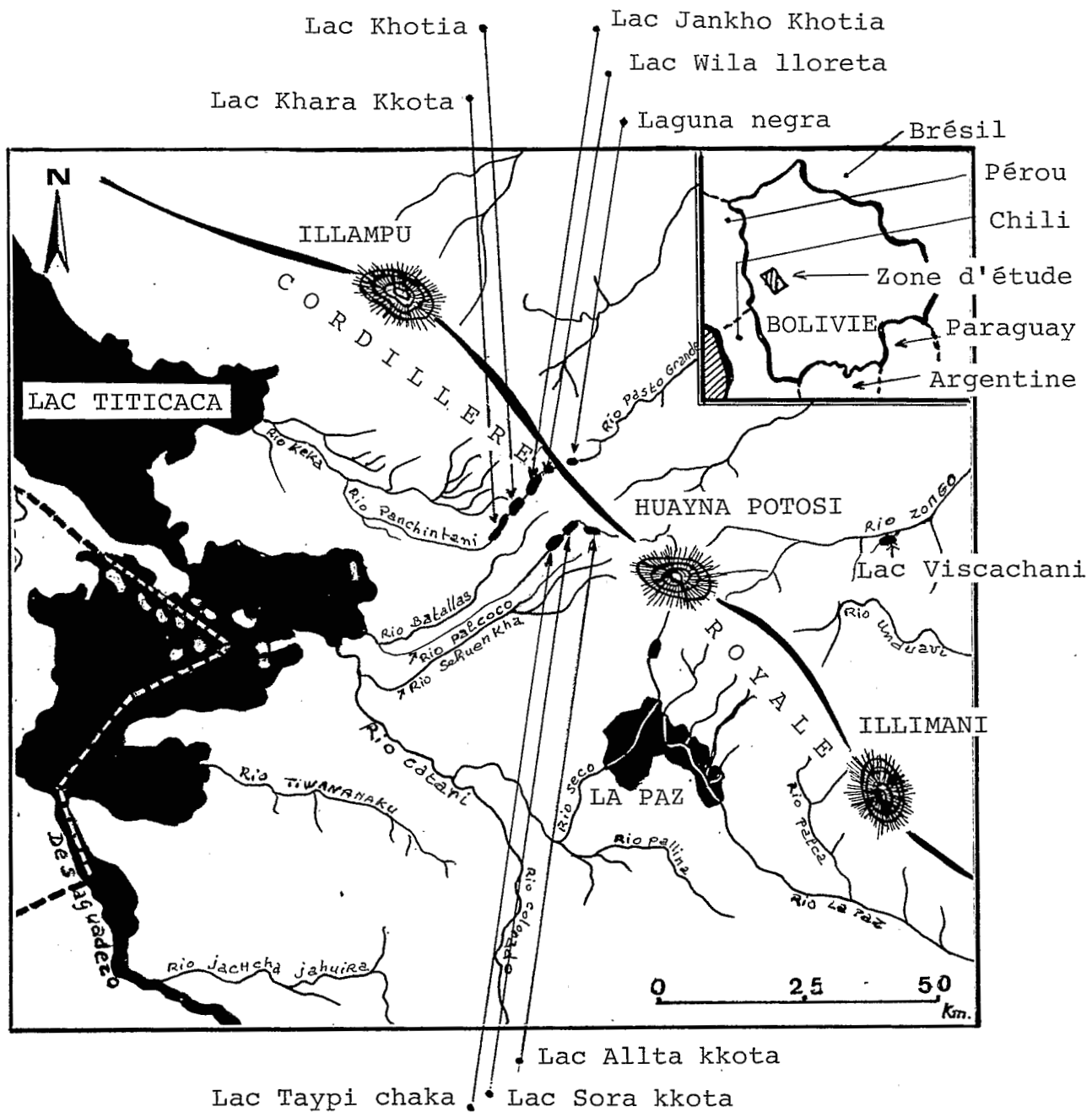
Fonds Documentaire IRD



010025303

Fonds Documentaire IRD

Cote: B x 25303 Ex: unique



**I. INTRODUCTION.**

Si l'on met à part des travaux concernant les paléoclimats du quaternaire récent effectués au niveau de quelques lacs andins (Lavenu et al., 1984 ; Gouze et al., 1986 ; Gouze, 1987 ; Foucault, 1987 ; Ybert, 1987), de leur environnement botanique (Ostria, 1987 et 1988), de leur flore macroscopique (Collot, 1980) ou microscopique (Pierre & Wirrmann, 1986 ; Servant-Vildary, 1986 ; Roux et al., 1987 ; Couté & Iltis, 1988), les travaux concernant ces milieux d'altitude sont rares. Une étude de Lauzanne & Franc (1979) traite des peuplements de truites introduits dans les lacs de la vallée d'Hichu Kkota et un rapport d'Iltis (1988a) compile les quelques données limnologiques existantes pour un certain nombre de lacs boliviens d'altitude.

A l'inverse du lac Titicaca qui fut l'objet depuis de nombreuses années de diverses études de systématique et de biogéographie, presque rien n'était connu des macro-invertébrés benthiques des lacs de montagne de Bolivie ; nous présentons ~~dans les lignes suivantes~~ les premiers résultats conséquents concernant la composition qualitative et quantitative du benthos de ces milieux.

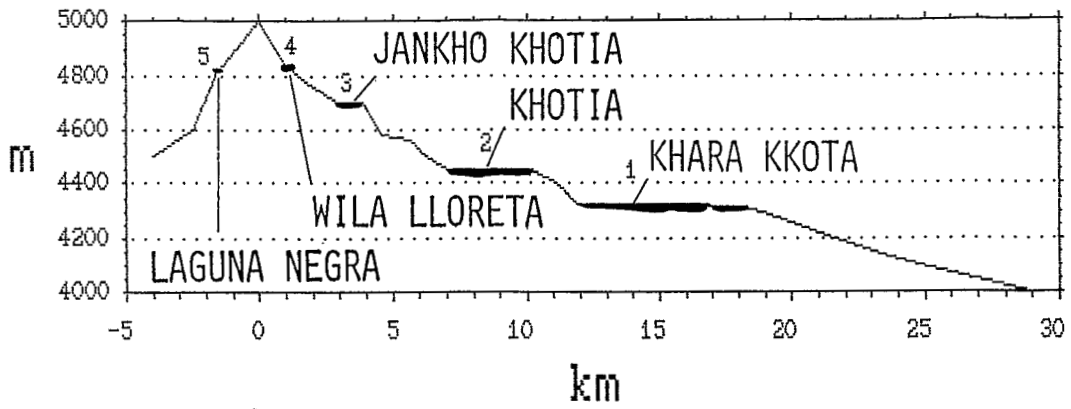
**II. Situation et caractéristiques limnologiques des milieux.**

Les lacs étudiés se situent dans la Cordillère Orientale de Bolivie, (Cordillère Royale) à une latitude voisine de 16°S (fig. 1).

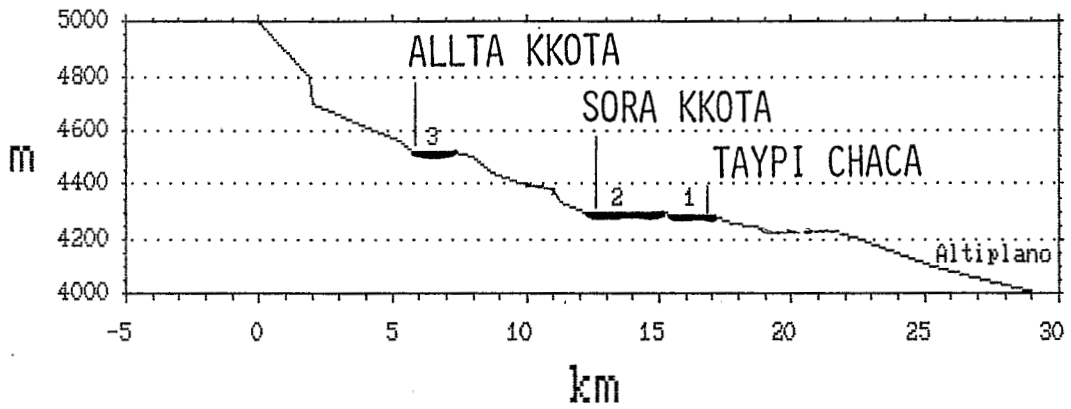
Dans cette région, de nombreux lacs d'origine glaciaire s'échelonnent entre 4000 et 5000 mètres d'altitude ; ils sont situés principalement sur le versant du bassin endoreïque du lac Titicaca (Altiplano), mais également dans les parties hautes des vallées beaucoup plus abruptes du versant amazonien (fig. 2). Leur superficie varie de quelques centaines de mètres carrés à plusieurs kilomètres carrés, et leur profondeur peut dépasser 40 mètres. Occupant des vallées de type glaciaire, ils sont généralement à fonds plats mais présentent des rivages abrupts.

La présente étude porte uniquement sur certains de ces milieux

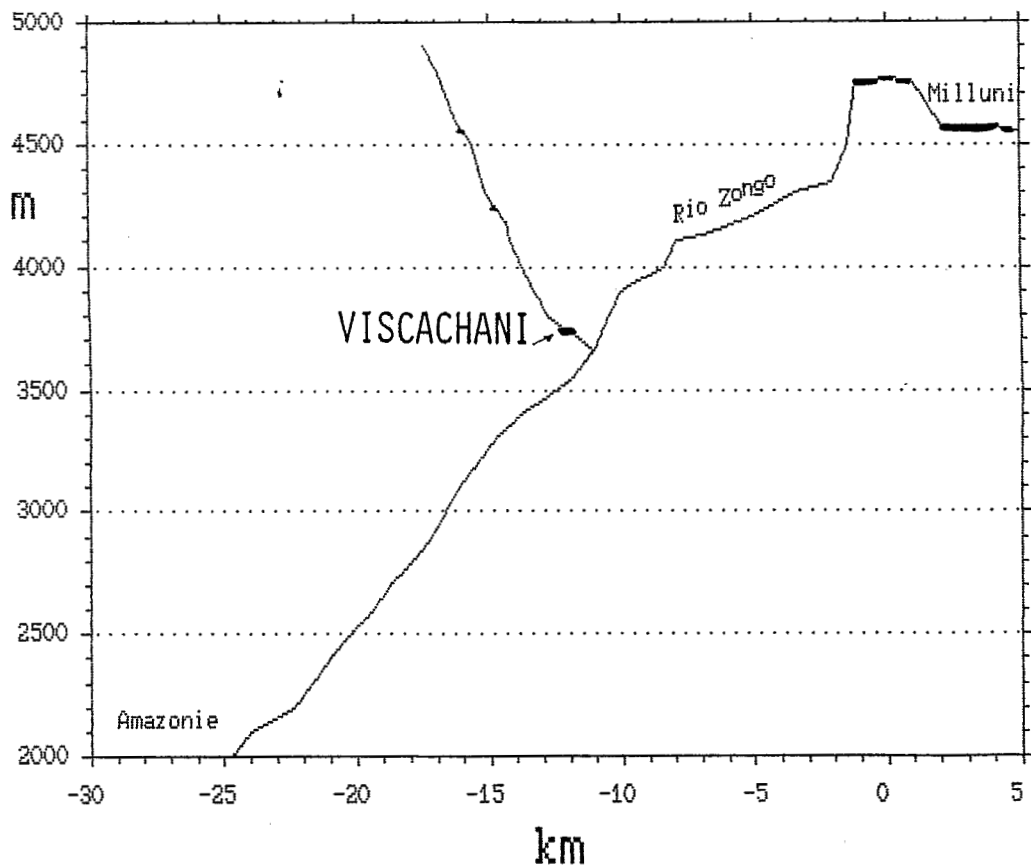
Vallée de Hichu-Khota



Vallée de Ovejuyo



Vallée du Zongo



choisis dans différentes vallées sur les deux versants. Leurs principales caractéristiques sont mentionnées dans le tableau 1.

- Les lacs de la vallée d'Hichu Kkota.

Nous avons étudié 4 lacs dans cette vallée (versant Altiplano) et un cinquième (Laguna Negra) dans la partie la plus élevée de la vallée symétrique, (versant amazonien) (fig. 2).

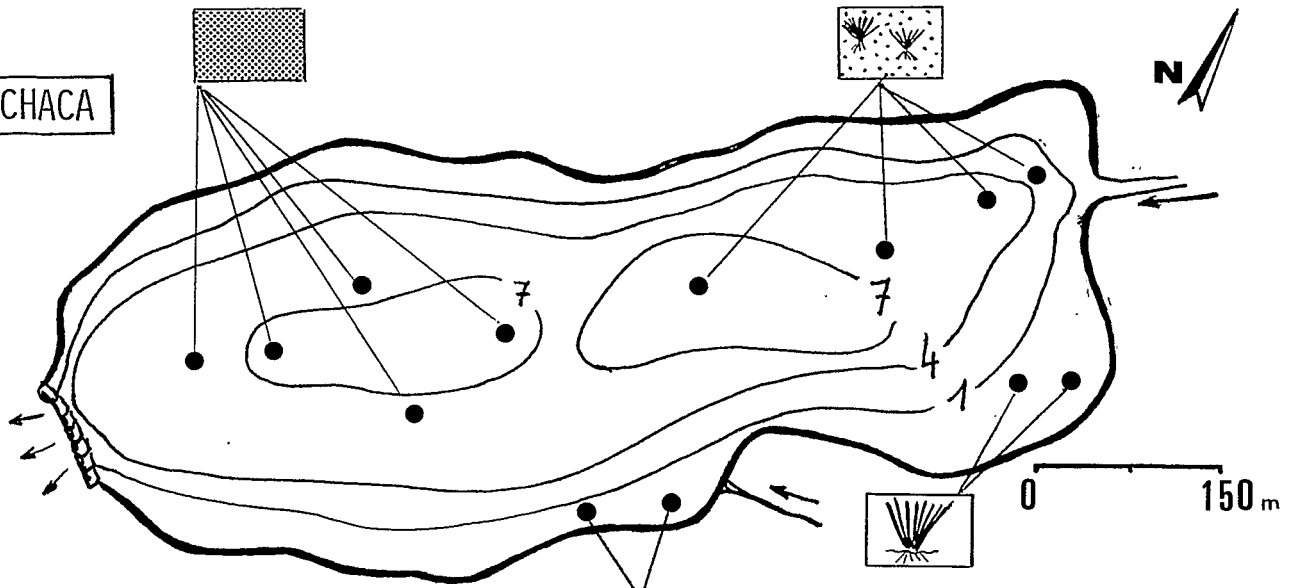
Bien qu'ils soient situés entre 4300 mètres et 4850 m d'altitude, ces lacs ne sont jamais réellement pris par les glaces : leurs températures minimales ne descendent pas au-dessous de 3°C. En hiver, les deux petits lacs les plus élevés peuvent se couvrir d'une légère couche de glace, qui fond chaque jour en fin de matinée sous l'effet de la très forte insolation existant à cette époque.

Le gradient thermique dans cette vallée assez encaissée est voisin de 0,6°C pour 100 m de dénivellé sur le versant Altiplano.

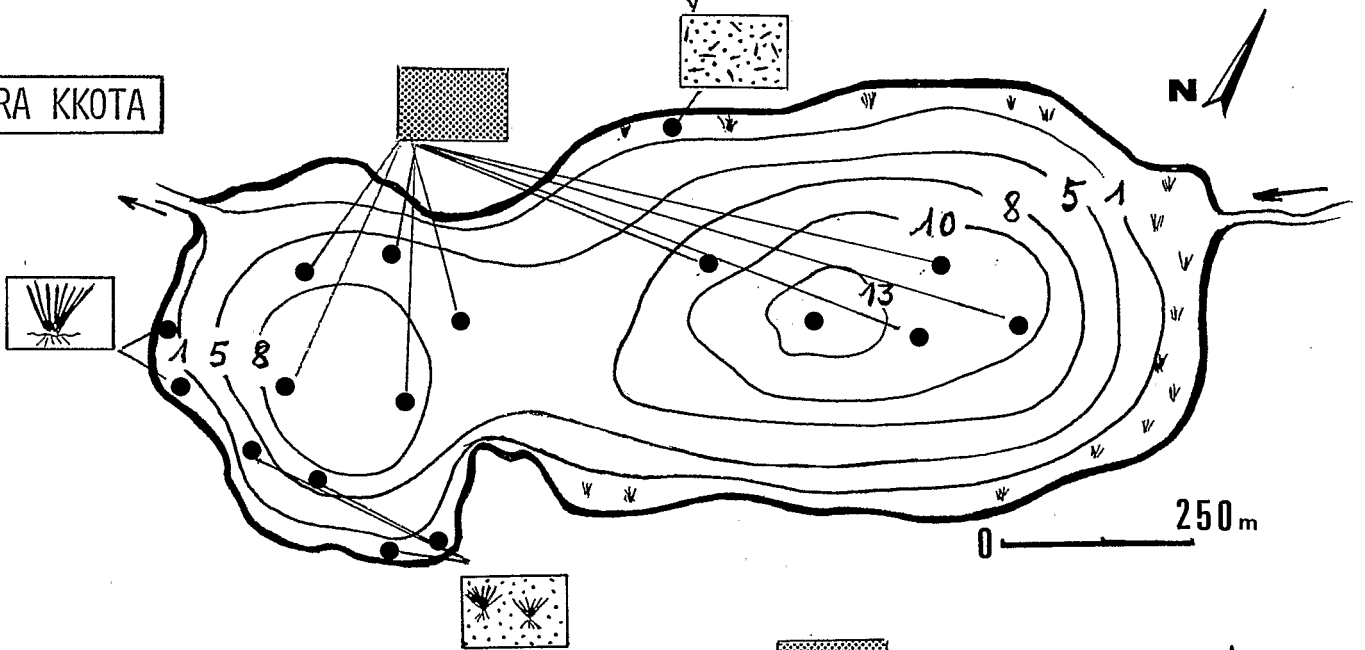
La transparence mesurée au disque de Secchi s'élève plus on descend en altitude. Très faible (toujours inférieure à 50 cm) dans le lac Wila Lloreta qui reçoit directement des eaux de fonte d'un glacier très chargées en argiles morainiques, elle peut atteindre 9 à 10 mètres dans le lac Khara Kkota où la grande profondeur neutralise l'effet d'une possible remise en suspension des sédiments par les vents. Notons également que la présence de végétation aquatique dans tous les lacs, excepté le lac Wila Lloreta, est un facteur supplémentaire de filtration des eaux. Cette végétation est d'ailleurs bien diversifiée et l'on peut rencontrer dans certains milieux jusqu'à une dizaine d'espèces. Seules cependant Isoetes cf. lacustris, Nitella clavata, et à moindre titre Elodea potamogeton, sont réellement abondantes.

Augmentant également quand l'altitude diminue, la conductivité atteint au maximum des valeurs de 50 µS dans les lacs les plus bas. Les eaux sont d'une manière générale très faiblement minéralisées et les variations de conductivité au cours d'un cycle annuel peu liées à l'alternance des saisons (Iltis, 1988a), bien que dans certains cas les plus fortes conductivités aient été mesurées en fin de saison sèche (septembre).

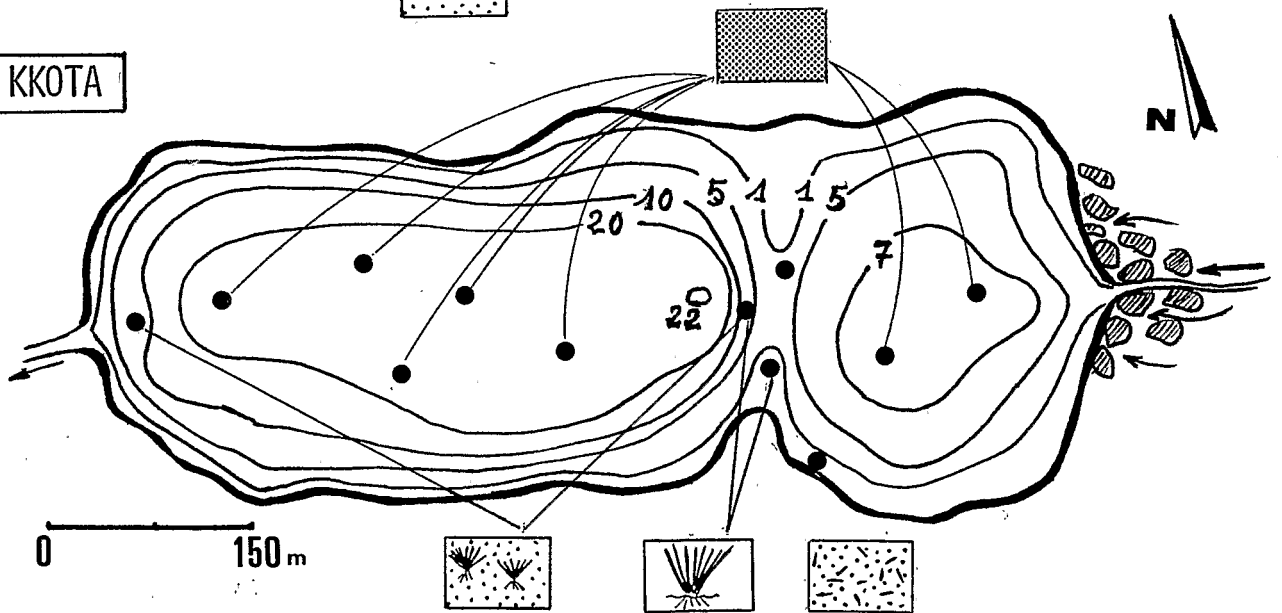
TAYPI CHACA



SORA KKOTA



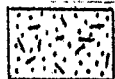
ALLTA KKOTA



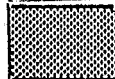
Végétation



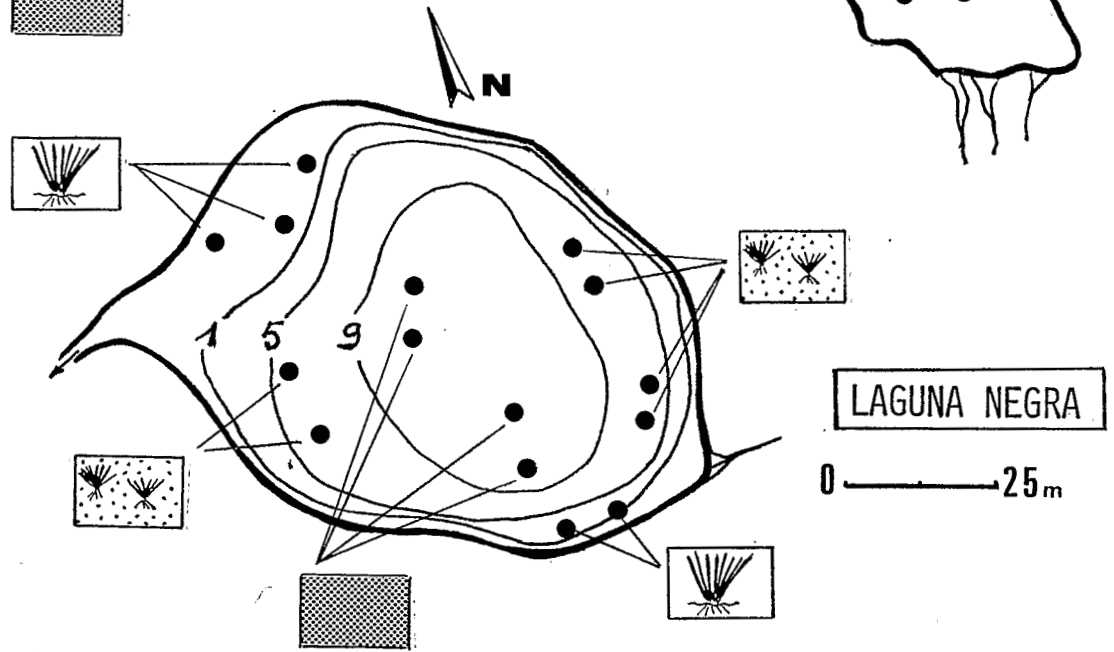
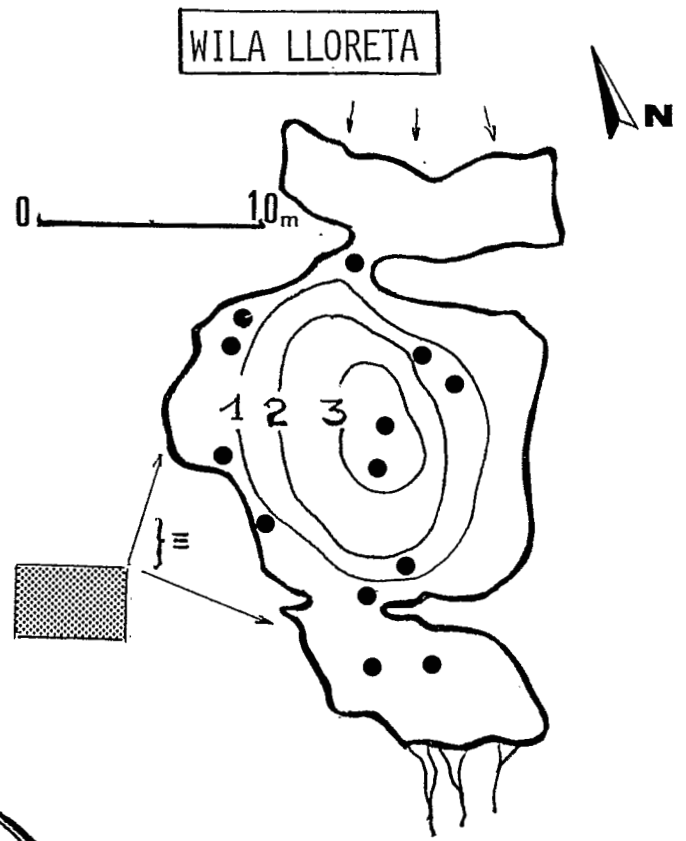
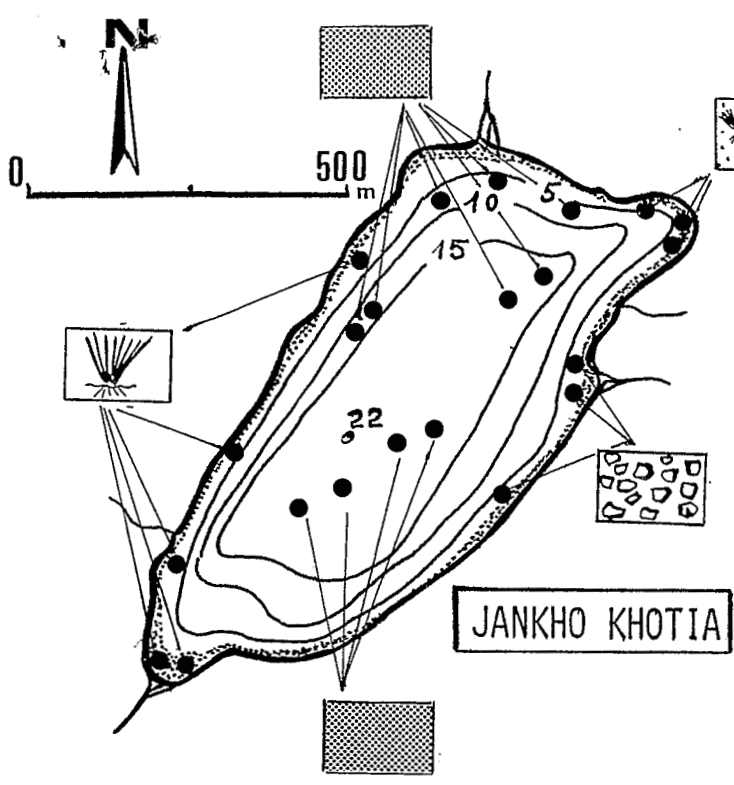
Vase et végétation








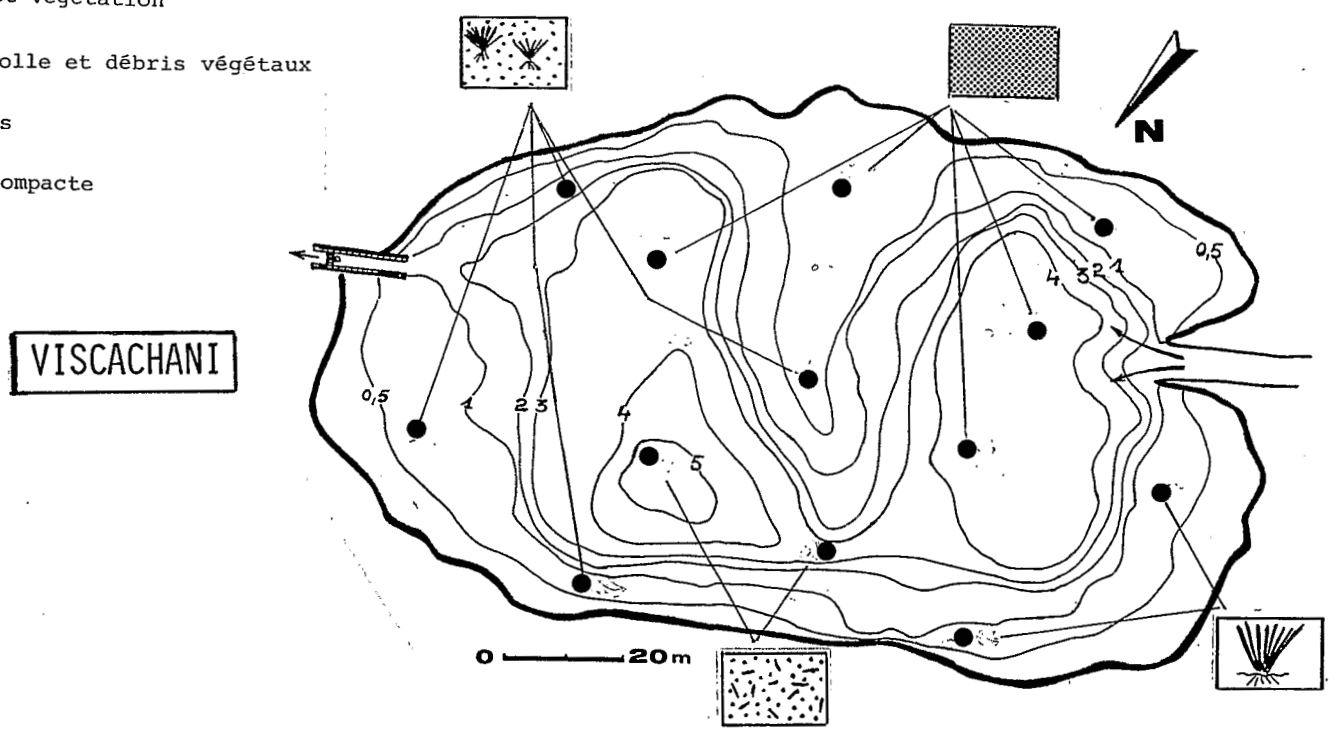
Vase molle et débris végétaux

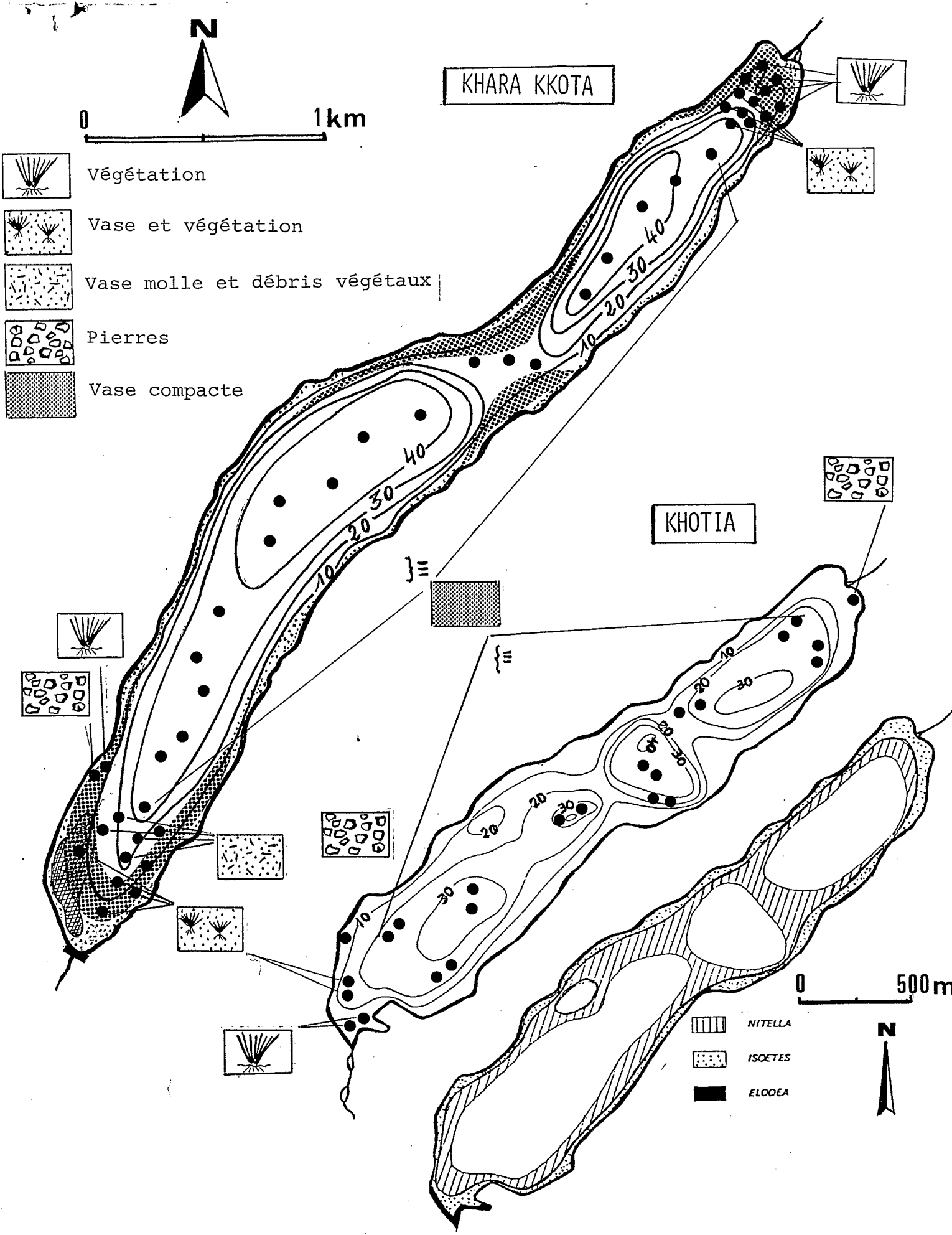


Vase compacte



-  Végétation
-  Vase et végétation
-  Vase molle et débris végétaux
-  Pierres
-  Vase compacte



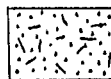
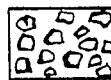
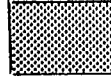







N

0 1km

KHARA KKOTA

-  Végétation
-  Vase et végétation
-  Vase molle et débris végétaux
-  Pierres
-  Vase compacte

KHOTIA

-  NITELLA
-  ISOETES
-  ELODEA

0 500m

N



Les valeurs des pH augmentent corrélativement à la baisse d'altitude, et passent de valeurs moyennes légèrement acides à la neutralité. Des valeurs minimales de 5,3 ont toutefois été enregistrées dans la Laguna Negra.

Tous les lacs de la vallée d'Hichu Kkota, ainsi que la Laguna Negra sont faiblement minéralisés et leurs eaux sont du type carbonaté calcique.

**- Les lacs de la vallée d'Ovejhujo.**

Trois lacs situés entre 4300 et 4500 m d'altitude ont été étudiés dans cette vallée. Ces milieux sont de plus faible superficie que les premiers lacs de la vallée d'Hichu Kkota et leurs profondeurs varient entre 10 et 22 mètres. Leurs températures moyennes sont sensiblement plus élevées du fait d'un profil moins encaissé et d'une orientation plus favorable (est-ouest) de la partie haute de la vallée. La végétation aquatique est particulièrement riche et abondante dans la zone littorale du lac Sora Kkota.

Bien que demeurant d'une manière générale peu minéralisées, les eaux sont significativement moins acides que celles des lacs de la vallée voisine (pH moyens toujours supérieurs à la neutralité et valeurs maximales nettement basiques). La conductivité est plus forte d'une dizaine de  $\mu\text{S}$  en moyenne et le caractère carbonaté-calcique des eaux est moins marqué, chlorures, carbonates et sulfates étant présents dans des proportions comparables.

**- Le lac Viscachani (vallée du Zongo).**

Situé dans une petite vallée affluente à celle du Rio Zongo sur le versant amazonien, le lac Viscachani, de faible étendue et peu profond, est le plus bas de ceux que nous avons étudiés (3750 m). Le fond de ce lac est apparemment très perméable, et de nombreuses sources (résurgences) débouchent au niveau du rivage comme en pleine cuvette.

La température moyenne (8°C) est plus basse que celle des lacs situés vers 4500 m d'altitude du côté de l'Altiplano, ce qui illustre bien la différence climatique qui existe entre les 2 versants de cette cordillère

(Wasson et al., 1989). Les eaux sont très faiblement minéralisées (moins de 20 µS) et de type carbonaté-sodique. La végétation aquatique, où dominent les Isoetes, est répartie de manière plus ou moins régulière sur presque toute la surface des sédiments, en raison de la transparence importante et de la faible profondeur.

**- Influences humaines.**

Tous les lacs étudiés sont situés dans des zones très peu peuplées, la limite des habitations permanentes étant voisine de 4300 m dans cette région. Les hautes vallées font l'objet d'un élevage extensif d'ovidés et de camélidés.

Dans la vallée d'Ovejhujo, une mine artisanale située à l'amont des lacs a cessé de fonctionner il y a une trentaine d'années. Actuellement, aucun des milieux faisant l'objet de cette étude ne reçoit le moindre rejet domestique ou minier.

Cependant, 3 lacs font l'objet d'une certaine gestion hydraulique.

Dans les vallées d'Hichu-Kkota et d'Ovejhujo, les lacs les plus bas sont utilisés à des fins d'irrigation. Le lac Taypi Chaka est muni depuis de nombreuses années d'un dispositif rudimentaire permettant d'utiliser une tranche d'eau de 4 mètres. Dans le lac Khara kkota, une digue efficace avec vannes d'une hauteur utile de 6 mètres a été mise en service en décembre 1987, entre nos deux campagnes de prélèvements.

Inversement, le lac Viscachani est régulé par des vannes, et même artificiellement réalimenté en saison sèche à partir d'autres petits lacs, en vue de maintenir une masse d'eau suffisante au développement de la population de truite arc-en-ciel (Oncorhynchus mykiss, syn. Salmo gairdneri) qu'il contient. Cette gestion permet de limiter à 1 mètre la variation du niveau, alors que beaucoup de petits lacs de ce versant ont un marnage beaucoup plus important dans des conditions naturelles.

Signalons enfin que des alevinages en truite arc-en-ciel ont été réalisés sporadiquement dans tous ces lacs, à l'exception des deux plus élevés.

III. Matériel et méthodes.

- Prélèvements.

L'échantillonnage a été réalisé avec des bennes de type Zullig (10 x 10 cm) ou Ekman (15 x 15 cm), d'une efficacité satisfaisante sur les sédiments nus ou supportant des characées. Par contre, les Isoetes n'étaient prélevées que superficiellement dans les zones profondes. Dans les zones de bordure, des prélèvements quantitatifs d'Isoetes ont malgré tout été réalisées en manoeuvrant une benne Ekman manuellement. Les cailloux et débris végétaux ont été échantillonnés à l'aide d'un filet de type Surber. Sur le terrain, les prélèvements étaient soit flottés sur une solution de saccharose selon la technique de Kajak et al. (1969), soit tamisés. Le matériel récolté était fixé au formol à 5% puis trié au laboratoire à la loupe binoculaire. Tous les filets et tamis utilisés durant l'échantillonnage avaient une maille de 250 µm. Les macrophytes ont été séparés, séchés à l'étuve à 60° et pesés.

Tous les lacs (sauf Viscachani) ont fait l'objet de deux campagnes de prélèvements aux dates suivantes :

lac Khara Kkota :	juillet 1987 - juin 1988
autres lacs d'Hichu Kkota :	novembre 1987 - août 1988
lacs d'Ovejhujo :	octobre 1987 - juin 1988
lac Viscachani :	- juin 1988.

La topographie des lacs, la situation des points de prélèvement, ainsi qu'une description succincte des types de sédiments rencontrés, sont reportées sur les figures 3 à 5.

- Taxinomie.

Les travaux concernant la taxinomie des invertébrés aquatiques des Andes sont peu nombreux, souvent anciens, et généralement très dispersés. Il existe toutefois une bibliographie quasi-exhaustive concernant la faune d'eau douce d'Amérique du Sud (Hurlbert, 1977 ; Hurlbert et al., 1981). Le matériel a généralement été récolté à l'occasion d'"expéditions" (Gilson, 1939 ; Roback et al., 1980 ; Roback & Coffman, 1983) ou de voyages de chercheurs isolés (Illies, 1964 ; Kuiper & Hinz , 1983 ; Martinez-Ansemil

& Giani, 1986 ; etc.) dans des sites assez accessibles. Si la faune benthique du lac Titicaca commence à être bien connue (Haas, 1955 ; Viets, 1955 ; Mourguiart, 1987 ; Dejoux, 1988, 1990) les informations concernant les autres milieux d'altitude restent très parcellaires. Le présent travail s'est donc appuyé sur les quelques travaux récents, et surtout sur une étude extensive des invertébrés des Andes boliviennes et de l'Altiplano en cours d'élaboration, ayant pour finalité la réalisation d'un guide iconographique de terrain. Les organismes sont répertoriés par un code spécifique, utilisé faute de mieux et dans l'attente d'identifications plus précises.

Le matériel correspondant à certains groupes est encore en cours d'identification par des spécialistes.

#### IV. RESULTATS.

##### - La distribution de la faune benthique, aspect qualitatif.

Trois types d'habitats ont été prospectés (tab. 2). Un premier type est constitué par les fonds sans végétation de la zone littorale (zone comprise entre 0 et 9 mètres, plus grande profondeur généralement atteinte par les macrophytes). Cet ensemble regroupe des fonds caillouteux en bordure et des sédiments vaseux plus ou moins riches en débris organiques dans un environnement végétal clairsemé. Un second habitat situé dans la même zone littorale est constitué par les fonds entièrement couverts de macrophytes, le plus souvent des Isoetes ou des Charophytes. Un troisième habitat regroupe les sédiments profonds limono-argileux, généralement assez pauvres en matière organique.

Ces trois ensembles ont été distingués dans la plupart des milieux étudiés (tab. 2), sauf les lacs Wila Lloreta, Laguna Negra et Viscachani, peu profonds. Le lac Sora Kkota ne possède pas de zone littorale sans végétation.

##### - Les insectes (sauf Diptères).

Alors qu'ils sont pratiquement absents de l'immense lac Titicaca, à l'exception des Chironomidae et des Elmidae (Dejoux, 1988), les insectes sont relativement bien représentés dans les lacs de la Cordillère et la

Code	Taxons	Lacs	H1	H2	H3	H4	H5	O1	O2	O3	Vi
		Habitats	L V P	L V P	L V P	L	L V	L V P	V P	L V P	L V
PLECOPTERA											
PB3	cf. Anacroneria sp. PB3			■							
PB2	Claudioperla ? tigrina	■ ■	■ ■	■ ■					■		
EPHEMEROPTERA											
EB1	Leptophlebiidae sp. EB1		■							■	
EB4	Baetis cf. peruvianus sp. EB4		■	■ ■		■			■ ■		
EB23	Baetis sp. EB23	■	■ ■						■		
BAET	Baetidae n.d.	■	■		■		■		■		■
TRICHOPTERA											
TB2	Dicosmoecinae sp. TB2	■	■	■ ■		■			■		
TB7	Dicosmoecinae sp. TB7		■								
TB13	Dicosmoecinae sp. TB13		■	■					■ ■		
TB5	? Brachycentridae sp. TB5		■ ■						■		
TB11	Leptoceridae sp. TB11	■ ■	■								
TB21	Hydroptilidae sp. TB21						■	■	■		
TB22	Hydroptilidae sp. TB22							■			
TB28	Hydroptilidae sp. TB28	■									
COLEOPTERA											
ELM1	Elmidae Austrelmis spp.	■ ■	■ ■	■ ■					■ ■		■
DYTI	Dytiscidae l.		■ ■					■		■	
BERD	cf. Berosus l.							■			
HYPH	Hydrophilidae sp.										■
HEMIPTERA											
NOTO	Notonecta sp.	■									
CORI	Corixidae	■ ■	■ ■ ■			■	■		■ ■	■	
DIPTERA											
CHIR	Chironomidae n.d.	■	■ ■			■			■	■	
POD2	Podonomus spp.	■	■	■ ■	■	■					■
TNP1	cf. gen. nr Apssectrotanypus R. & C.	■ ■ ■	■	■ ■		■ ■			■		■
TNP2	cf. Pentaneura ? cinerea R. & C.		■ ■						■		
TNP3	Tanypodinae gen. ? sp. A			■							
ORT8	Corynoneura sp. 3 R. & C.	■ ■	■ ■						■		
ORT9	Corynoneura sp. A		■								
CR11	Cricotopus (I.) sp. 1 R. & C.	■	■					■			
CR12	Cricotopus (I.) sp. 3 R. & C.							■			
CR15	Cricotopus (C.) sp. 3 R. & C.	■		■					■		
CR19	Cricotopus spp.	■ ■ ■	■ ■	■ ■	■	■ ■		■	■ ■	■ ■	■ ■
OR11	Metriocnemus gr. fuscipes										■
ORT1	Paralimnophyes sp. A			■ ■ ■					■	■	■
ORT2	Paralimnophyes sp. B		■								
ORT3	gen. nr Parametriocnemus R. & C.	■ ■	■ ■	■					■	■ ■ ■	
ORT4	cf. Parametriocnemus sp.				■	■			■		
ORT5	Paraphaenocladus sp.			■							
ORT6	Pseudosmittia sp. 2 R. & C.	■ ■ ■				■			■		
ORT7	Smittia sp.					■					
CHM3	Chironomus sp. 1 R. & C.							■			
CHM5	Chironomus spp.							■ ■			
CHM2	Polypedilum (Tripodura) spp.	■ ■ ■	■ ■ ■					■	■ ■	■ ■	■ ■
TNT2	Tanytarsus sp.	■ ■	■ ■ ■					■ ■ ■	■ ■	■ ■	■
EMPI	Empididae gr. 1				■	■					
MUSC	Muscidae cf. Linnophora					■					

Code	Taxons	Lacs	H1		H2		H3		H4	H5		O1		O2	O3		Vi	
		Habitats	L	V	P	L	V	L	V	L	V	L	V	P	L	V	P	L
	HYDRACARINA											***						
HY1	sp. HyB1	■ ■		■		■	-		■					--				■ ■
HY5	sp. HyB5	--		--			■		--					--				--
HY6	sp. HyB6	■ ■ ■		■		--			--					■ ■				--
HY7	sp. HyB7	--		■		■			■					--				--
HY8	sp. HyB8	--		■		■ ■ ■			--					--				--
HY9	sp. HyB9	--				■			--					--				--
HY10	sp. HyB10	■ ■ ■		■ ■		--			--					■ ■				--
HY11	sp. HyB11			■ ■		■ ■			--					■ ■		■		--
HY12	sp. HyB12	--		--		--			--					■				--
HY13	sp. HyB13	■ ■		--		--			--					--				--
HY15	sp. HyB15	--		--		--			--					--		■		--
HY16	sp. HyB16	--		--		--		■		■				--				--
HY17	sp. HyB17	--		--		--		■		■				--				--
HY18	sp. HyB18	--		--		--		■		--				--				--
HY19	sp. HyB19	--		--		--				■				--				--
HY20	sp. HyB20	--		--		--		■ ■		--				--				--
	AMPHIPODA																	
AB10	Hyaella sp. AB10	■ ■ ■		■ ■ ■		■ ■		-		■		■ ■ ■		■ ■		■ ■		■ ■
	GASTROPODA																	
MB6	Littoridina andecola	--		■		--			--					--				--
MB7	Taphius montanus heteropleurus			■		■ ■			--			■ ■		■		■		--
MB2	Taphius montanus	■ ■ ■		--		--			--					--				--
MB9	Anisancylus cf. crequii sp. MB9	■ ■		■ ■		--			--					■		■		■ ■
MB1	Anisancylus sp. MB1	--		■		--			--					--				--
	BIVALVIA																	
MB3	Sphaeriidae	■ ■ ■		■ ■		--			--			■ ■ ■		■ ■		■ ■ ■		■
OLIG	OLIGOCHETA	■ ■ ■		■ ■ ■		■ ■ ■		■		■		■ ■ ■		■ ■		■ ■ ■		■ ■
NEMA	NEMATODA	--		--		--		■		--		--		--		--		■ ■
HIRU	HIRUDINEA Glossiphoniidae	■ ■ ■		■ ■ ■		■ ■ ■		■		■ ■		■ ■ ■		■ ■		■ ■ ■		■ ■
TRIC	TRICLADIDA Dugesiidae	■ ■ ■		■ ■		■ ■		-		--		■		■		■ ■		■ ■
HYDR	HYDROZOA	--		--		--			--			■ ■		■		--		--
Nombre total de taxons par lac :		33	43	27	13	16	16	34	20	17								

plupart des ordres ont été rencontrés, à l'exception des Odonates. Les Plécoptères, les Ephéméroptères et les Trichoptères sont toutefois absents des lacs Wila Lloreta et Viscachani, et si la nature limoneuse des fonds du premier rend compréhensible cette absence, elle reste inexplicquée pour le Viscachani qui présente des conditions écologiques et des habitats favorables à l'établissement de ces ordres.

Les Plécoptères, représentés probablement par une seule espèce (Claudioperla cf. tigrina), se rencontrent sur le littoral de tous les grands lacs et sont souvent abondants sous les pierres et <sup>dans</sup> la végétation de bordure. Cette espèce est par ailleurs une composante constante des zones de courant moyen à faible des cours d'eau de la Cordillère.

Trois familles de Trichoptères ont été récoltées, mais c'est l'espèce répertoriée TB2, également composante principale de l'entomofaune des ruisseaux d'altitude, qui se retrouve le plus fréquemment (5 lacs sur 9). Il est probable que les jeunes larves régulièrement amenées par la dérive peuvent s'établir dans les zones lacustres bien oxygénées, le long des rivages. En zone profonde, seule l'espèce TB13 a été trouvée dans le lac de Sora Kkota, en compagnie de quelques Baetidae, Elmidae et Corixidae. Cette présence en zone profonde d'organismes plutôt inféodés aux biotopes littoraux peut s'expliquer par le fait que la profondeur moyenne de ce lac est de l'ordre d'une dizaine de mètres et surtout qu'il est alimenté, donc "traversé" par le Rio Palcoco, très riche en invertébrés et dont le débit n'est pas négligeable. L'apport faunistique exogène est donc susceptible d'être important.

Les Coléoptères sont rares dans tous les lacs, à l'exception des Elmidae(1) (Austrelmis spp., = Macrelmis), qui sont présents dans 6 lacs sur 9, pouvant même être très abondants en bordure (prof. <50 cm).

Les Hémiptères sont pratiquement représentés par un seul genre de Corixidae (Ectemnostegella ; Roback et al., 1980) affectionnant la végétation ou les fonds riches en débris végétaux. La présence de Notonecta dans le lac Khara Kkota correspond probablement à une limite altitudinale pour ce genre.

(1) det. Ph. Richoux.

Pour ces ordres d'insectes, et dans l'état actuel de nos déterminations, il semble que seul les Trichoptères soient susceptibles d'apporter des taxons nouveaux par rapport à ceux déjà signalés dans cette région (Roback et al., 1980).

- Les Diptères

Les Chironomidae constituent le groupe le plus abondant et le plus diversifié sur l'ensemble des lacs. La faune chironomidienne d'Amérique du Sud reste très mal connue, et l'identification des stades pré-imaginaux est particulièrement délicate.

Parmi les 20 taxons identifiés (tab. 2), ceux qui correspondent à des descriptions de Roback & Coffman (1983) sont signalés par les initiales de ces auteurs (R. & C.). Ceux qui sont répertoriés sp.A ou sp.B correspondent à des espèces apparemment non décrites aux stades larvaires.

- S. f. Podonominae.

Podonomus spp. regroupe plusieurs espèces, parmi lesquelles P. fastigiatus Brundin est probablement la plus fréquente. Ce taxon kryobionte est restreint à la vallée d'Hichu-Kkota.

- S. f. Tanypodinae.

Deux taxons, très proches des descriptions de Roback & Coffman (1983), sont assez fréquents mais jamais abondants. Le troisième (gen ? sp. A) ne correspond à aucun des genres décrits par Fittkau & Roback (1983).

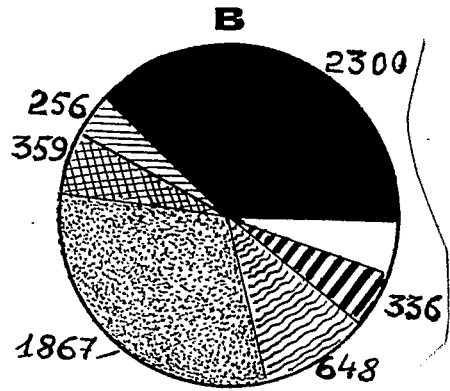
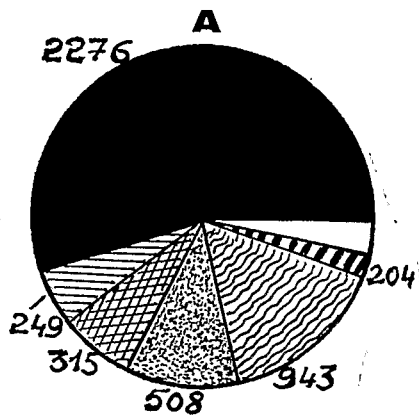
- S. f. Orthoclaadiinae.

Avec 14 taxons, cette sous-famille est la plus diversifiée. 6 taxons ont pu être rapprochés des descriptions de Roback & Coffman (1983). Paralimnophyes sp.A est très proche de Limnophyes sp.1 des mêmes auteurs. Paralimnophyes sp.B et Corynoneura sp.A sont non décrits ou nouveaux. Par ailleurs, P. sp.B, Paraphaenocladus sp., Smittia sp., Metriocnemus gr. fuscipes correspondent très bien aux descriptions des genres données par Cranston et al. (1983). Ces 4 taxons, ainsi que les deux espèces de Corynoneura, sont restreints aux zones littorales.

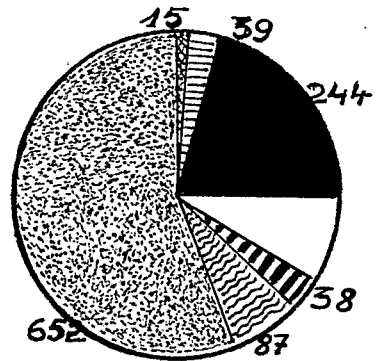
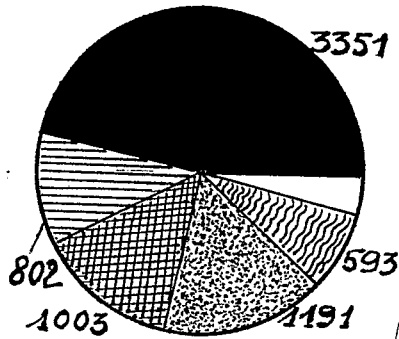
Toutefois, les Orthoclaadiinae les plus caractéristiques de ces lacs



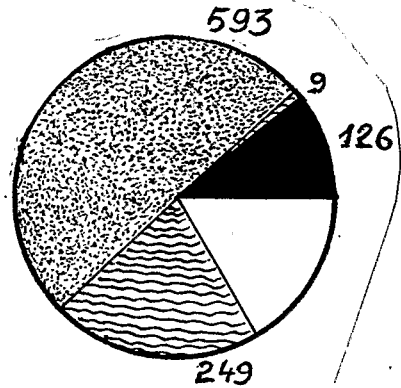
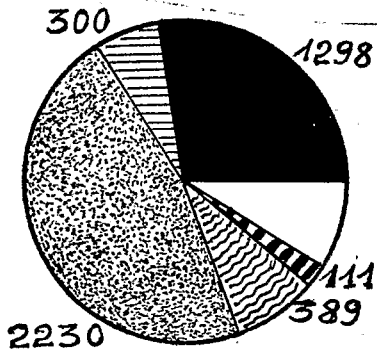
KHARA KKOTA |



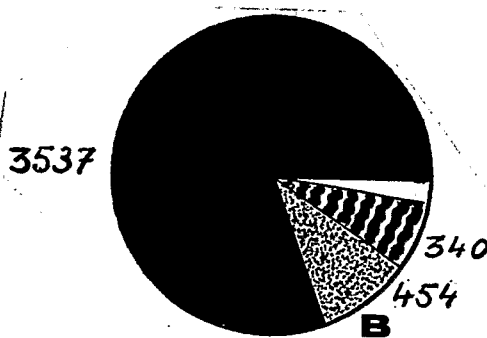
KHOTIA |










JANKHO KHOTIA |



WILA LLORETA |



-  Chironomides
-  Amphipodes
-  Mollusques
-  Oligochètes
-  Hirudinae
-  Hydracariens
-  Nématodes

appartiennent au groupe Cricotopus-Parametriocnemus, qui totalise probablement, pour l'ensemble de nos prélèvements, une dizaine d'espèces dont la moitié reste à décrire.

- S. f. Chironominae

Le genre Chironomus n'est représenté que par quelques individus dans le lac Taypi Chaca, avec vraisemblablement 3 espèces, dont Chironomus sp.1 R. & C. que l'on retrouve dans le lac Titicaca.

Toutefois, le taxon le plus caractéristique de tous ces lacs en-dessous de 4600 m, est Polypedilum (Tripodura) spp., correspondant à plusieurs espèces parmi lesquelles la plus courante est probablement P. (T) titicacae R. & C. Tanytarsus sp., jamais abondant, accompagne généralement ce taxon.

Globalement, une association de quelques espèces, appartenant aux genres Polypedilum, Cricotopus-Parametriocnemus et Tanytarsus semble une caractéristique des lacs andins (Brundin, 1956 ; Roback & Coffman, 1983), à laquelle n'échappe pas le lac Titicaca malgré sa grande originalité.

Les autres Diptères rencontrés (Empididae et Muscidae), ne sont présents que dans le lac Wila Lloreta, confirmant ainsi sa particularité. Il est fort probable que les adultes soient des formes nivicoles.

- Les autres macro-invertébrés.

L'examen du tableau 2 montre qu'ils sont en général bien représentés et que certains groupes sont très diversifiés. C'est le cas par exemple des Hydracariens, dont plus d'une quinzaine d'espèces ont été répertoriées, très inégalement réparties sur l'ensemble des lacs.

Avec les Amphipodes nous nous trouvons par contre en présence d'organismes très cosmopolites, présents dans pratiquement tous les milieux (sauf encore le lac Wila Lloreta...) et dans tous les biotopes, littoraux ou profonds. Il faut cependant remarquer qu'une seule espèce appartenant au genre Hyalolella (répertoriée AB10) peuple les lacs étudiés, alors que plus de 20, y compris celle-ci, vivent dans le lac Titicaca, siège d'un fort endémisme.

Le peuplement de Mollusques est peu varié. A côté des Sphaeriidae, principalement représentés par Sphaerium forbesi (Philippi)(2) nous trouvons trois genres de Gastéropodes, essentiellement inféodés à la végétation aquatique ou à ses abords immédiats. Il s'agit de deux espèces du genre Anisancylus, deux variétés de l'espèce Taphius montanus, et de Littoridina andecola seulement rencontré dans le lac Khotia.

Si l'on excepte les Nématodes récoltés seulement dans deux lacs, les vers (Oligochètes, Hirudinées, Triclades) constituent un élément faunistique constant et numériquement important dans presque tous les habitats lacustres prospectés.

Le peuplement d'Oligochètes(3), avec probablement plus de 15 espèces, semble très riche. Des formes parfaitement cosmopolites, comme Limnodrilus hoffmeisteri cotoient des espèces endémiques comme Epirodrilus antipodum, Bothrioneurum americanum, ou encore Nais andina déjà signalée dans le lac Viscachani par Martinez-Ansemil & Giani (1986).

A l'inverse, les deux autres groupes de vers ne sont représentés chacun que par une seule famille, les Glossiphoniidae et les Dugesiidae, et vraisemblablement <sup>par</sup> un nombre restreint d'espèces.

Il faut enfin noter que quelques rares Hydrozoaires ont seulement été récoltés dans deux lacs de la vallée d'Ovejhujo, alors qu'elles abondent dans la végétation du lac Titicaca, et que nous n'avons jamais rencontré de Bryozoaires.

- La distribution de la faune benthique, aspect quantitatif.

Vallée d'Hichu Kkota.

- Le lac Khara Kkota.

Sur les 33 taxons recensés dans ce lac (cf. tabl.2), seulement 21 ont été récoltés au moins une fois avec un nombre minimum de 4 individus par

(2) det. J. Mouthon & J. Kuiper.

(3) détermination en cours par MM. Lafont & Juget.

prélèvement. Cette différence témoigne du nombre de taxons rares ou occasionnels présents dans ce milieu. Ces 33 unités se rencontrent toutes dans la zone littorale qui, en moyenne et sur deux campagnes de prélèvements, présente un peuplement d'environ 9300 individus par mètre carré. C'est une densité forte que l'on retrouve dans la zone profonde, où avec 16 taxons et une densité de 2580 ind./m<sup>2</sup> (fig. 6), le peuplement reste riche comparativement aux autres lacs. La densité moyenne, tous prélèvements confondus sur les deux campagnes, est de l'ordre de 5700 ind./m<sup>2</sup> ; c'est l'une des plus élevées des lacs étudiés.

Oligochètes et Polypedilum (Tripodura) spp. dominant dans tous les biotopes ; Cricotopus spp., Hyallolella sp. AB10 et Hirudinae sont ensuite les taxons les mieux représentés.

#### - Le lac Khotia.

Avec 43 taxons, ce lac présente le peuplement benthique le plus diversifié. Cette richesse taxonomique provient d'une plus grande variété des habitats de bordure, la zone littorale sans végétation étant à l'opposé des autres lacs plus riche en taxons que la partie couverte de macrophytes. La différence de peuplement entre la zone littorale (42 taxons) et zone profonde (11 taxons) est aussi plus accentuée que dans le lac Khara Kkota.

La densité moyenne, tous prélèvements confondus, dépasse à peine 2300 ind./m<sup>2</sup> ; c'est la plus faible de tous les lacs étudiés. A nouveau les Chironomidae (essentiellement Polypedilum (T.) spp. et Cricotopus (C.) spp.) dominant largement le peuplement dans la végétation alors que les Oligochètes sont proportionnellement mieux représentés en profondeur (fig. 6).

#### - Le lac Jankho Khotia.

Avec 27 taxons récoltés dont seulement 9 en zone profonde, ce lac possède un peuplement globalement peu diversifié, et à peine plus dense que celui du lac Khotia (2600 ind./m<sup>2</sup>). La différence de peuplement entre zone à macrophytes et zone à sédiment nu y est encore plus marquée.

La distribution des différents groupes de macro-invertébrés s'inscrit par contre dans une certaine continuité si on la compare à celle des deux

lacs précédents (fig. 6). Les deux groupes les plus caractéristiques, Chironomidae et Oligochètes, voient leur proportion s'inverser, les Oligochètes devenant dominants ; les Hirudinae augmentent notablement leur densité relative dans les zones profondes, tandis que tous les autres groupes régressent.

**- Le lac Wila Lloreta.**

Ce petit lac très particulier, situé au pied d'un glacier, est dépourvu de végétation; il est peu profond, et ses sédiments limono-argileux sont homogènes et très meubles, voire même mouvants.

De ce fait, le peuplement est très peu diversifié puisqu'il ne compte que 13 taxons, dont 6 rares. Les Chironomidae (Cricotopus spp.) y sont largement dominants (78,5%) et seuls les Oligochètes (9,9%) et les Nematodes (7,4%) présentent également une certaine importance numérique. L'abondance de ces derniers constitue d'ailleurs un fait curieux et sans explication.

En contrepartie de cette faible diversité, la densité de 4500 ind./m<sup>2</sup> apparaît élevée comparativement aux autres lacs.

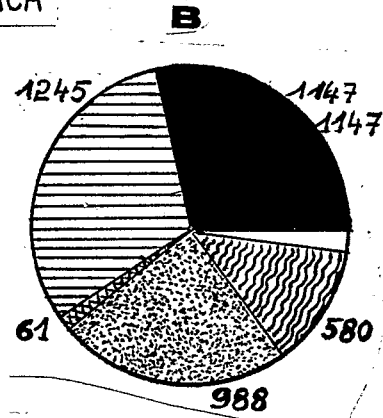
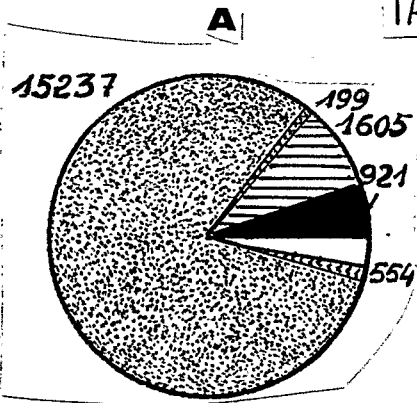
**- La Laguna Negra (versant amazonien).**

Avec un peuplement dominé par les Chironomidae (60%) et les Hirudinae (14,2%), ce milieu lacustre s'inscrit dans une certaine continuité par rapport aux lacs de la vallée d'Hichu Kkota, symétrique. Seuls le peuplement plus réduit d'Oligochètes (6,7%) et l'absence de Mollusques forment une différence notable.

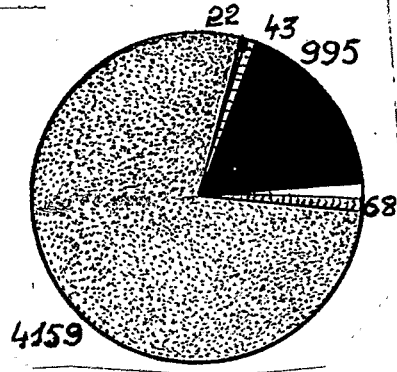
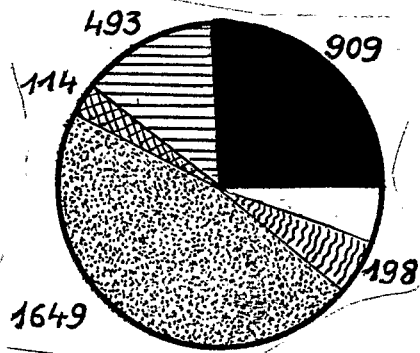
Les eaux très claires autorisent le développement d'Isoetes sur pratiquement toute la superficie du plan d'eau, ce qui constitue un facteur très propice aux Chironomidae. Bien qu'aucun poisson ne vive dans ce lac, il faut noter la rareté des Amphipodes (1,3%), alors que leur biotope préférentiel est largement présent. ?

Contrairement aux autres lacs étudiés, les fonds sans végétation présentent une très faible densité de peuplement (550 ind./m<sup>2</sup>) par rapport aux zones couvertes de macrophytes (3500 ind./m<sup>2</sup>) ce qui est dû

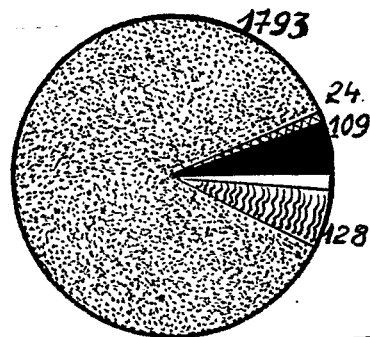
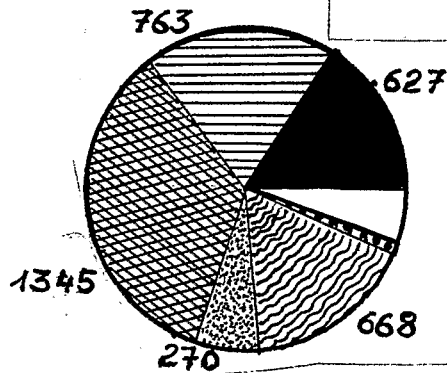
TAYPI CHACA



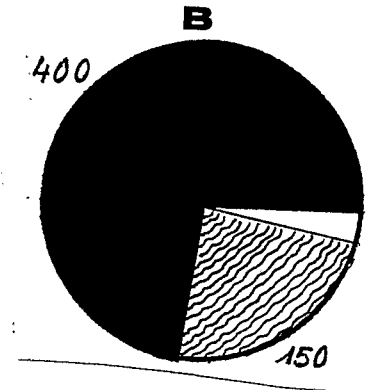
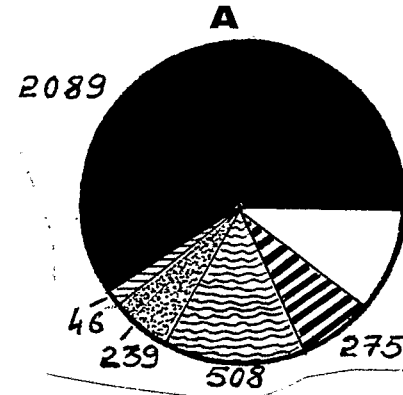
SORA KKOTA



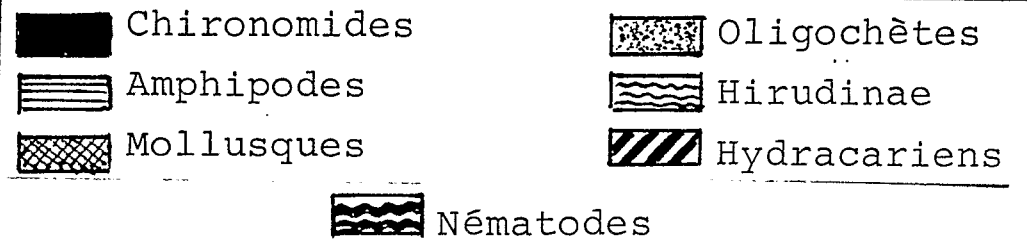
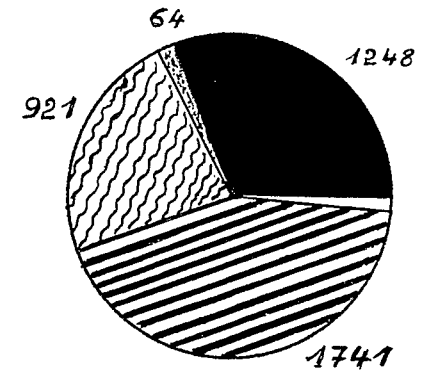
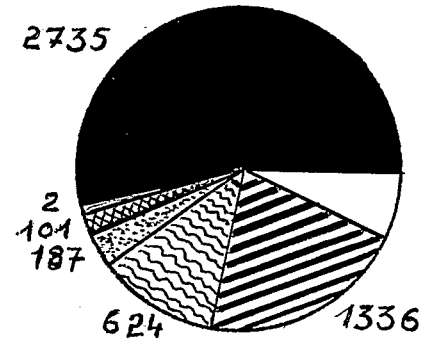
ALLTA KKOTA



LAGUNA NEGRA



VISCACHANI



probablement à la nature beaucoup plus sableuse des sédiments. Au total, 16 taxons ont été récoltés, tous présents dans la végétation alors que seulement 3 (*Hirudinae*, *Cricotopus spp.* et *Pentaneura*) se retrouvent sur les fonds nus (fig. 7).

### Vallée d'Ovejhujo.

#### - Le lac Taypi Chaka.

Dans ce premier lac, le plus bas, la végétation aquatique est assez abondante, mais la richesse spécifique du benthos, avec seulement 16 taxons (sans les hydracariens) est anormalement faible. En revanche, cette faune est extrêmement abondante, et la densité moyenne de plus de 10 500 ind./m<sup>2</sup> fait de ce lac le plus peuplé de la série étudiée. Les densités culminent dans la végétation en dépassant 18 000 ind./m<sup>2</sup> avec un peuplement dominé à plus de 80% par les Oligochètes, le reste étant essentiellement constitué d'Amphipodes et de Chironomidae. Ces deux groupes sont par contre dominants dans tous les prélèvements faits en dehors de la végétation où ils représentent respectivement 34 et 29% du peuplement. Les Oligochètes sont aussi bien représentés dans ces sédiments (1000 ind./m<sup>2</sup>) et les Hirudinae atteignent en moyenne près de 600 ind./m<sup>2</sup>.

#### - Le lac Sora Kkota.

Situé pratiquement à la même altitude que le précédent puisqu'il s'y déverse par l'intermédiaire d'un effluent très court, ce lac présente des caractéristiques générales très proches (cf. tabl. 1). Par contre, la faune benthique y est beaucoup moins dense (de l'ordre de 4200 ind./m<sup>2</sup>) et beaucoup plus variée, près de 30 taxons ayant été recensés dans les seules zones couvertes de végétation.

Toutefois, les différences qui apparaissent dans la composition faunistique au niveau des densités relatives des différents groupes sont dues essentiellement aux variations d'abondance des Oligochètes. L'étude plus détaillée de ce groupe (en cours) devrait apporter des explications à ce phénomène.

#### - Le lac Allta Kkota.

On observe au niveau de ce 3ème lac de la vallée une baisse sensible de la richesse spécifique de la faune benthique, 17 taxons seulement ayant été récoltés. Ce phénomène est à mettre en relation avec un appauvrissement du peuplement de macrophytes, puisque les Myriophyllum en sont absents. Une diminution du même ordre de la richesse spécifique avait été constatée entre le 2ème et le 3ème lac de la vallée d'Hichu Kkota, mais pour des altitudes plus élevées (4450 et 4690 m).

La densité moyenne de peuplement demeure par contre élevée (4300 ind./m<sup>2</sup>) mais la distribution des groupes dominants fait apparaître une différence encore plus grande entre les zones à macrophytes où le peuplement reste assez diversifié et les zones sans végétaux où les Oligochètes dominant largement.

**Vallée du Zongo.- Le lac Viscachani.**

Avec sa faible profondeur et son importante couverture végétale, le lac Viscachani peut être considéré comme une seule vaste zone littorale. Sa faune benthique est globalement peu diversifiée mais abondante (3ème rang), avec une densité moyenne de plus de 4600 ind./m<sup>2</sup>. Près de 95% du peuplement benthique est constitué par trois groupes faunistiques : les Chironomidae (46%), les Hydracariens (32%) et les Hirudinae (16%).

22 taxons ont été récoltés au total, mais 9 d'entre eux au nombre de quelques individus seulement, dans la zone proche du débouché du tributaire ; ceci laisse supposer qu'ils ont été amenés par la dérive. Les Cricotopus dominant largement le peuplement chironomidien, suivis ensuite par Polypedilum (T.) spp.

La différence de peuplement entre zones avec végétation et zones de vase nue est faible, tant sur le plan quantitatif que qualitativement, et les Hydracariens (une seule espèce présente identique à l'espèce dominante du Titicaca) peuplent également les deux habitats.

**DISCUSSION.**

**a) Composition faunistique globale.**



Considérés dans leur ensemble et compte tenu des altitudes élevées où ils se trouvent, les lacs étudiés apparaissent très riches en faune benthique. La diversité de cette faune est aussi surprenante, même si elle s'avère inégale selon les groupes considérés. Les Chironomidae, les Hydracariens, et probablement aussi les Oligochètes qui sont généralement les groupes les plus abondants, comprennent plus de 15 espèces. Par contre les autres ordres d'Insectes, les Amphipodes et les Mollusques sont beaucoup moins bien représentés, tant en nombre d'espèces qu'en abondance.

Brundin (1956) signale dans des lacs de la Cordillère Apolobamba et de l'Altiplano péruvien situés respectivement au N-O et au S-O du lac Titicaca à des altitudes comprises entre 4100 mètres et 4850 mètres, une très grande abondance de Chironomidae appartenant à 3 genres : Chironomus, Polypedilum et Syncricotopus. Les deux premiers genres y sont plutôt inféodés à la zone profonde alors que le troisième se développe plus particulièrement en zone littorale et dans les macrophytes. Nos observations concordent en ce qui concerne Polypedilum et le groupe des Cricotopus.

Par contre, la richesse spécifique en Chironomidae de nos prélèvements est relativement grande alors que Brundin (op. cit.) se dit frappé de la faible diversité faunistique des lacs qu'il a étudiés. En fait il est possible que son échantillonnage ait été trop succinct pour établir un bilan précis des espèces présentes étant donné la très forte dominance des genres sus-cités. Ayant par contre récolté six genres différents (Polypedilum, Tanytarsus, Paratanytarsus, Pseudosmittia, Eukiefferiella, Corynoneura) dans un lac situé à 3800 mètres d'altitude, près de Cuzco au Pérou, il aurait pu être moins affirmatif quand il dit : "D'après le matériel dont je dispose, il apparaît clairement que les lacs des hautes Andes du Pérou sont caractérisés par une faune chironomidienne exceptionnellement pauvre en espèces" (trad. litt.)

#### **b) L'altitude et les autres facteurs.**

Le fait que les groupes dominants et diversifiés soient globalement assez tolérants vis-à-vis des teneurs en oxygène dissous est probablement à relier au déficit d'oxygène dû à l'altitude.

Selon les tables de Mortimer (1981), la pression atmosphérique à

17

4300 m ne représente plus que 58,5% de la pression au niveau de la mer, et 54,5% à l'altitude du lac Wila Lloreta (4840 m). Mais la baisse de la pression atmosphérique avec l'altitude est compensée par celle de la température. De ce fait, la concentration théorique en oxygène dissous à saturation, compte-tenu de l'altitude et de la température moyenne, varie très peu pour les lacs étudiés. Elle est quasiment identique, très proche de  $6,6 \text{ mg.l}^{-1}$  pour les 4 lacs de la vallée d'Hichu Kkota, et varie entre  $6,20 \text{ mg.l}^{-1}$  (lac Sora Kkota) et  $6,45 \text{ mg.l}^{-1}$  (lac Allta Kkota) dans la vallée d'Ovejhujo ; les deux valeurs les plus élevées correspondent paradoxalement à deux extrêmes altitudinaux, à savoir  $6,95 \text{ mg.l}^{-1}$  pour la Laguna Negra, le plus froid des deux lacs situés à plus de 4800 m, et  $7,3 \text{ mg.l}^{-1}$  dans le lac Viscachani, le plus bas.

Les quelques mesures de températures effectuées en profondeur révèlent des gradients thermiques très faibles, inférieurs à  $1^\circ\text{C}$  dans les lacs les plus profonds, c'est-à-dire bien inférieurs aux fluctuations thermiques annuelles (Iltis, 1988a). Par ailleurs, les temps de séjours sont faibles, respectivement 8,5 et 5,3 mois pour les deux plus grands lacs (Khara Kkota et Khotia), et certainement très inférieurs pour tous les autres. Ces vallées sont également très ventées. Toutes les conditions sont donc réunies pour que ces lacs soient polymictiques et qu'il n'apparaisse pas de déficit en oxygène marqué en profondeur.

En résumé, si les conditions d'oxygénation dues à l'altitude peuvent contribuer à déterminer globalement le peuplement des lacs étudiés, elles ne sont pas susceptibles d'expliquer les différences observées entre eux. Les autres facteurs qui varient corrélativement avec l'altitude comme la température, le pH ou encore la turbidité, aussi bien que les caractéristiques des sédiments où les formations végétales, sont probablement à l'origine des variations qualitatives ou quantitatives de la faune benthique.

La distribution de certains taxons paraît liée aux conditions thermiques. Ainsi, la faible abondance des Amphipodes signalée dans la Laguna Negra est probablement due aux très basses températures. Podonomus spp., considéré comme stenotherme d'eau froide (Brundin, 1983), ne se rencontre pas dans les lacs ayant une température moyenne supérieure à  $9^\circ\text{C}$ ; d'autres taxons moins fréquents semblent au contraire se cantonner dans les lacs les moins froids : les Hydroptilidae, les Hydrozoaires, Pentaneura

poss. cinerea et Chironomus spp..

La seule évolution évidente en fonction d'une augmentation de l'altitude est la diminution du nombre total de taxons par lac dans chacune des vallées étudiées (à l'exception du 1er lac de chaque vallée). De plus, un changement faunistique important semble se produire autour de 4600 m d'altitude, ou pour une température moyenne de l'ordre de 8°C. Les taxons dominants, à savoir Polypedilum (T.) spp., Tanytarsus sp., et les Mollusques disparaissent.

Au niveau des densités des peuplements, l'évolution est beaucoup moins nette. Une tendance semble toutefois se dessiner concernant une augmentation avec l'altitude de l'abondance relative des Oligochètes dans les zones sans végétation dans les vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo, exception faite du lac Wila Lloreta. Pour le reste, la nature des substrats prospectés semble prédominante pour expliquer le peuplement faunistique. Les facteurs trophiques ne semblent pas devoir être quantitativement limitants, le phytoplancton et la matière organique d'origine macrophytique étant toujours assez abondants (Iltis, 1988b ; Collot, 1980).

**c) Perturbations anthropiques.**

Si une eutrophisation anthropogène ne semble pas à redouter à moyen terme, deux types d'activités humaines sont cependant susceptibles d'affecter ces milieux : les mines et la gestion hydraulique.

Dans la vallée de Milluni, voisine de celle d'Ovejhujo, des lacs de grande dimension sont pratiquement azoïque sous l'effet des effluents miniers. Le risque est donc certain, et sérieux. Dans la vallée d'Ovejhujo, il n'est pas possible d'éliminer totalement l'hypothèse que l'effet contaminant des anciens rejets se perpétue au niveau des sédiments du lac Allta Kkota, étant donné sa faible richesse taxonomique.

Une autre cause de perturbation provient du marnage induit par l'utilisation de l'eau à des fins d'irrigation. Nous avons signalé ce problème pour le lac le plus bas de chacune des vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo.

Dans le lac Taypi Chaka, peu profond, un marnage annuel de 2 à 4 mètres affecte les habitats de bordure. Ce phénomène est très probablement à l'origine de l'appauvrissement faunistique très net de ce lac par rapport à son voisin Sora Kkota, situé dans un environnement rigoureusement identique mais dont le niveau reste stable.

Dans le lac Khara Kkota, l'effet du marnage n'a pas encore pu être observé, mais nous avons constaté des mortalités massives d'Isoetes dans les prélèvements de la deuxième campagne, suite à une élévation de 6 mètres du niveau de l'eau due à la mise en service de la digue. Un appauvrissement de la faune, à l'instar de ce qui est constaté dans la vallée voisine, est donc à redouter.

**d) Gestion piscicole.**

La plupart des lacs ont été alevinés avec des truites arc-en-ciel qui, d'après des analyses de contenus stomacaux faites par ailleurs, exercent principalement leur prédation sur les Chironomidae, les Planorbiidae (Taphius sp.) et les Amphipodes (Hyaella). Ces observations corroborent celles de Lauzanne & Franc (1979).

Dans le lac Viscachani, les Chironomidae forment l'essentiel du bol alimentaire des truites et sont consommés autant au moment de l'émergence que durant leur écophase larvaire. Si l'on néglige le groupe des Hydracariens qui constitue une très faible biomasse, ce lac présente une densité moyenne de macro-invertébrés de près de 3200 ind./m<sup>2</sup>, suffisante semble-t-il pour assurer aux truites alevinées dans ce milieu une croissance normale que nous avons pu constater.

Or, nos premiers résultats montrent que beaucoup de lacs supportent une faune benthique aussi abondante et diversifiée que celle du lac Viscachani, surtout dans leurs zones littorales. Il semble donc que la plupart des lacs dont la température moyenne dépasse 8°C (généralement situé à une altitude inférieure à 4600 m) pourraient supporter une charge ichtyologique plus forte, la limitation des peuplements se faisant surtout par manque de frayères (Lauzanne & Franc, 1979).

Une exploitation halieutique rationnelle permettrait ensuite, avec un investissement minime, d'apporter à des communautés rurales souvent

déshéritées un appoint alimentaire et financier non négligeable.

**VI. CONCLUSION.**

Nous avons présenté dans ce travail une première analyse globale des données recueillies à l'occasion de l'échantillonnage le plus complet, semble-t-il, réalisé à ce jour sur la faune benthique de lacs d'altitude de la Cordillère des Andes dans la région intertropicale. Une analyse plus détaillée au niveau de la taxonomie de certains groupes, en particulier les Oligochètes, et au niveau de la répartition quantitative des invertébrés dans les différents habitats, permettra de préciser certaines observations.

D'ores et déjà, le premier résultat important concerne la démonstration d'une richesse taxonomique élevée de ces lacs, en dépit de *altespices?* l'altitude, et contrairement à certaines affirmations antérieures. Les Chironomidae (notamment les Orthocladinae), les Hydracariens, et vraisemblablement aussi les Oligochètes présentent les peuplements les plus diversifiés. Les conditions d'oxygénation, qui déterminent vraisemblablement la composition faunistique globale, ne semblent pas devoir expliquer les différences faunistiques observées entre les lacs. D'autres paramètres (thermiques, physico-chimiques, ou relatifs à l'habitat) qui évoluent en corrélation avec l'altitude, sont à invoquer pour expliquer la diminution du nombre de taxons à mesure que l'on s'élève dans les vallées, et le changement faunistique qui semble se manifester autour de 4600 m d'altitude.

Bien que situés dans un environnement très peu anthropisé, ces milieux ne sont pas à l'abri de perturbations induites notamment par des effluents miniers, ou l'utilisation à des fins d'irrigation des eaux des lacs les plus proches de l'Altiplano. Il n'est donc pas trop tôt pour prendre les mesures de protection nécessaires, d'autant que la plupart des lacs dont la température moyenne dépasse 8°C ont une faune benthique assez abondante et diversifiée pour supporter des populations de truites arc-en-ciel justifiant une exploitation halieutique artisanale.

**Remerciements.**

Nous exprimons notre reconnaissance à tous ceux qui, en Bolivie, nous

ont aidés pour les opérations de terrains, notamment au Dr Ruben Marin, et à Roberto Apaza. Nous remercions également très vivement les spécialistes qui, en France, ont accepté d'examiner le matériel récolté : il s'agit de MM. J. Juget et Ph. Richoux de l'Université de Lyon 1, B. Faessel, M. Lafont et J. Mouthon du CEMAGREF de Lyon, et J. Kuiper de l'Institut Néerlandais de Paris.

## Légendes des figures

Fig.1: Carte de situation des lacs étudiés.

Fig.2: Localisation altitudinale des neuf lacs étudiés de la Cordillère Royale de Bolivie et profils en long des hautes vallées correspondantes.

Fig.3: Morphologie, bathymétrie, situation des prélèvements et nature des substrats des deux premiers lacs étudiés de la vallée d'Hichu Kkota. (Bathymétrie d'après COLLOT, 1980).

Fig.4: Morphologie, bathymétrie, situation des prélèvements et nature des substrats des deux derniers lacs étudiés de la vallée d'Hichu Kkota et du lac Viscachani (vallée du Zongo).

Fig.5: Morphologie, bathymétrie, situation des prélèvements et nature des substrats des trois lacs étudiés de la vallée d'Ovejhujo.

Fig.6: Densités moyennes par mètre carré des principaux groupes de macroinvertébrés benthiques des lacs Khara Kkota, Khotia, Jankho Khotia, Wila Lloreta et pourcentages correspondants.

A= Zones lacustres avec végétation aquatique.

B= Zones lacustres sans végétation.

Fig.7: Densités moyennes par mètre carré des principaux groupes de macroinvertébrés benthiques des lacs Taypi Chaca, Sora Kkota, Allta Kkota, Viscachani, laguna negra et pourcentages correspondants.

A= Zones lacustres avec végétation aquatique.

B= Zones lacustres sans végétation.

## LEGENDES DES TABLEAUX

Tabl. 1 - Paramètres physico-chimiques et biologiques caractérisant les lacs étudiés de la Cordillère Royale de Bolivie, entre 3750 et 4850 mètres d'altitude. (D'après JUTIS, 1986a).

Tabl. 2 - Répartition des organismes benthiques dans les lacs étudiés de la Cordillère Royale de Bolivie. ■ = Présence au moins une fois dans les prélèvements; - absence totale sur l'ensemble du lac.

L = zone littorale sans végétation ; V = zone littorale avec végétation; P = zone profonde.

\*\*\* Groupe d'organismes non déterminés à l'espèce dans ce lac.

H1 = lac Khara Kkota; H2 = lac Khotia; H3 = lac jankho Khotia; H4 = lac Wila Lloreta; H5 = Laguna Negra; O1 = lac Taypi Chaca; O2 = lac Sora Kkota; O3 = lac Allta Kkota; Vi = lac Viscachani.

## REFERENCES

- BRUNDIN (L.), 1956.- Die Chironomiden Fauna tropischer Hochgebirgsseen. In: Die bodenfaunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Südhalbkugel. Zueleich eine Theorie der Produktionbiologischen Bedeutung der glazialen Frosion. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 37: 184-235.
- BRUNDIN (L.), 1933. - The larvae of Podonominae (Diptera Chironomidae) of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Ent. scand., Suppl. 19 : 23-31.
- COLLOT (D.), 1980. - Les macrophytes de quelques lacs andins ( lac Titicaca, lac Poopo, lacs des vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo). Convenio UMSA/ORSTOM, multig., 115p.
- COUPE (A.), ILTIS (A.), 1988. - Etude en microscopie électronique à balayage de quelques Desmidiacées ( Algae, Chlorophyta Zygnophyceae ) des lacs andins boliviens. Cryptogamie-Algologie, 9 (1): 13-26.
- CRANSTON (P.S.), OLIVER (D.R.), SEATHER (O.A.), 1983. - The larvae of orthocladiinae (Diptera Chironomidae) of the Holarctic region? Keys and diagnoses. Ent. scand., Suppl. 19 : 149-291.
- DEJOUX (C.), 1988. - Panorama de la fauna benthica del Altiplano Boliviano. A paraître dans les C.R. du congrés d'hydrobiologie et d'océanographie ibéroaméricain et des Caraïbes, ile de Margarita, Vénézuéla, mai 1988.
- DEJOUX (C.), 1990. - Les macroinvertébrés associés à la végétation aquatique dans la partie bolivienne du lac Titicaca. Sous presse, Rev. Hydrobiol. trop.
- FITTKAU (E.J.), ROBACK (C.C.), 1983. - The larvae of Tanypodinae (Diptera Chironomidae) of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Ent. scand., Suppl. 19 : 33-110.
- FOUCAULT (A.), 1987. - Mise en évidence d'une périodicité de 640 ans dans la variation de la température estimée dans la vallée d'Hichu Kkota ( Bolivie ). Géodynamique 2 (2) : 120.
- GILSON (H.C.), 1939. - The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. Trans. Linn. Soc. Lond. (3), I : 1-20.
- GOUZE (P.), 1987. - La Cordillère Orientale de Bolivie: glaciations plio-pleistocènes; essai de paléohydrologie ( 30 000 ans B.P. - actuel ) d'après les oscillations des glaciers et la composition isotopique des macrorestes végétaux. Thèse Université Paris Sud No 4103 : 177p.



- CHIFFRE (P.), GIBBON (J.), BALBECE (J.J.), SERVANT (M.), 1986. - Inter-  
crétation paléoclimatique des oscillation des glaciers au cours  
des 20 derniers millénaires: dans les régions tropicales; exemple  
des Andes boliviennes. C.R. Acad. Sci. Paris, 303, sér.2 (3) :  
219-224.
- HAAS (F.), 1955. - The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca  
in 1917. Ann. Mollusca: Gastropoda. Trans. Linn. Soc. Lond. (3),  
Vol. 1, Pt. 3 : 275-307.
- HULBERT (S.H.) ed., 1977. - Biota acuatica de Sudamerica austral. San  
Diego State University, San Diego, California. 342 p.
- HULBERT (S.H.), RODRIGUEZ (G.), DOS SANTOS (N.D.) eds., 1981. - Aqua-  
tic Biota of Tropical South America. 2 vol., part I : Arthropoda;  
part II : Anarthropoda. San Diego State University, San Diego Ca-  
lifornia : 323 p. et 298 p.
- ILLIES (J.), 1964 - The invertebrate fauna of the Huallaga, a tributary  
of the Amazon River, from the sources down to Tingo Maria. Vehr.  
Internat. Verein. Theor. Angew. Limnol., 15:1077-1080.
- ILTIS (A.), 1988 a. - Datos sobre las lagunas de altura de la region  
de La Paz (BOLIVIA). Convenio UMSA/ORSTOM, informe No 14,  
multig., 14p.
- ILTIS (A.), 1988 b. - Estudios efectuados o en curso sobre el fito-  
plancton de Bolivia. Sous presse in : CR du Congrès d'hydrobiolo-  
gie et d'océanographie hibernoaméricain et des Caraïbes, ile de  
Margarita, Vénézuéla, mai 1988.
- KAJAK (Z), DUSOBE SK.), PREJS (A.), 1968. - Application of the  
flotation technique to assesment of absolute numbers of benthos.  
Ekol. Polska, ser. A, 16 : 607-620.
- KUIPER (J.G.), HINZ (W.), 1983. - Zur Fauna der Kleinmuscheln in den  
Anden ( Bivalvia : Sphaeriidae ). Arch. Moll., 114 ( 4/6 ):137-  
156.
- LAUZANNE (L.), FRANC (J.), 1979. - Las truchas de las lagunas del  
valle de Hichu Kkota. Convenio UMSA/ORSTOM, multig., 21p.
- LAVENU (A.), FORNARI (M.), SEBRIER (M.), 1984. - Existence de deux  
nouveaux épisodes lacustres quaternaires dans l'Altiplano peruvo-  
bolivien. Cah. ORSTOM sér. Géol., 16 (1) : 103-114.
- MARTINEZ-ANSEMIL (E.), GIANI (N.), 1986. - Algunos oligoquetos  
acuaticos de Bolivia. Decologia acuatica, 8 : 107-115.
- MORTIMER (C.H.), 1981. - The oxygen content of air-saturated fresh  
waters over ranges of temperature and atmospheric pressure of  
limnological interest. Mitt. int. Ver. Limnol., 22 : 23 p.

- MOUCHELETT (P.), 1987. - Les ostracodes lacustres de l'Altiplano bolivien. Le polymorphisme, son intérêt dans les reconstitutions paléohydrologiques et paléoclimatiques de l'Holocène. Thèse Université de Bordeaux I, multig., 300p.
- OSTRIA (C.), 1987. - Phytoécologie et paléocécologie de la vallée alto-andine de Hichu Kkota ( Cordillère Orientale, Bolivie ). Thèse Université Marie Curie, Paris, multig., 180p.
- OSTRIA (C.), 1988. La végétation d'une vallée alto-andine ( Hichu Kkota, Cordillère Orientale, Bolivie). I Données générales. Bull. Soc. Bot. Fr., 4 (5): 17-26.
- PIERRE (J.F.), WIRRMANN (D.), 1986. - Diatomées et sédiments holocènes du lac Khara Kkota (Bolivie). Géodynamique, 1 (2) : 135-145.
- ROBACK (S.S.), BERNER (L.), FLINT (O.S.jr.), NIESER (N.), SPRANGLER (P.J.), 1980. - Results of the Catherwood Bolivian-Peruvian Altiplano expedition. Part I. Aquatic insects except Diptera. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 132: 176-217.
- ROBACK (S.S.), COFFMAN (W.P.), 1983; - Result of the Catherwood Bolivian-Peruvian Altiplano expedition. Part II. Aquatic Diptera including mountain Diamesinae and Orthoclaadiinae (Chironomidae) from Venezuela. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 135: 9-79.
- ROUX (M.), SERVANT-VILDARY (S.), MELLO DE SOUSA (M.), 1987. - Diatomées et milieux aquatiques de Bolivie. Application des méthodes statistiques à l'évaluation des paléotempératures et des paléosalinités. Géodynamique, 2 (2) : 116-119.
- SERVANT-VILDARY, 1986. - Les diatomées actuelles des Andes de Bolivie ( taxinomie, écologie). Cah. Micropaléol., 1 (3 et 4) : 99-124.
- VIETS (K.), 1955. - The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. XVI : Hydrachnellae. Trans. Linn. Soc. Lond., (3) Vol I, Pt.3 : 249- 274.
- WASSON (J.G.), GUYOT (J.L.), DEJOUX (C.), ROCHE (M.A.), 1989. - Regimen termico de los rios de Bolivia. Publ. ORSTOM/PHICAB, La Paz. Mult., 35 p.
- YBERT (J.P.), 1987. - Spectres palynologiques de tourbières et de sédiments lacustres de la fin du Pleistocène et de l'Holocène des Andes de Bolivie. Géodynamique, 2 (2) : 108-109.