

Une approche nouvelle du problème posé par les reconstructions des paléoniveaux lacustres : utilisation d'une fonction de transfert basée sur les faunes d'ostracodes

Philippe MOURGUIART⁽¹⁾ et Maurice ROUX⁽²⁾

Résumé : Sur l'Altiplano bolivien (16°-23° lat. S; 66°-70° long. W), de nombreux milieux aquatiques aux caractéristiques physico-chimiques très variées sont colonisés par des faunes d'ostracodes riches et diversifiées. Leur répartition spatiale a été attribuée soit à la hauteur d'eau soit à la qualité chimique des eaux. Cette constatation de terrain est à l'origine du recours à une analyse statistique. Les résultats de l'analyse factorielle des correspondances établie à partir des associations d'ostracodes susceptibles de se sédimenter montre clairement qu'il existe une forte corrélation entre les faunes et le paramètre « épaisseur de la tranche d'eau ». Il est également possible d'associer ces mêmes échantillons à d'autres composantes du milieu (salinité et rapport ionique Mg/Ca).

Une régression linéaire multiple est ensuite faite sur des échantillons fossiles de plusieurs carottes prélevées dans le lac Titicaca à différentes profondeurs. Les coefficients de corrélation pour la profondeur et la salinité sont respectivement égaux à 0,9772 et 0,855. Les résultats bruts de la carotte TD1 extraite du lac Huiñaimarca sont commentés.

Il ressort très nettement de cette étude que des microfaunes benthiques peuvent être utilisées pour quantifier l'évolution bathymétrique d'un système lacustre.

Mots-clés : Analyses statistiques - Ostracodes - Bathymétrie - Altiplano bolivien
- Lac Titicaca - Holocène.

Abstract : A new strategy for paleolake level reconstructions: transfer function use based on ostracods. Ostracod faunals are described in lake environments in the central part of Bolivian Altiplano. It involves a classification of lakes based on Ostracod assemblages: (1) Titicaca lake, (2) Poopó and others salt lakes where the associations are dominated by *Limnocythere bradburyi*, (3) salt lakes with numerous *Cyprideis hartmanni* and (4) ponds. Differences in ostracod assemblages are due to (a) depth water, (b) salt concentrations and (c) Mg/Ca ratio. In a second stage, factor analysis of correspondences is used to establish quantitative relationships between ostracods and ecological parameters (a and b) divided into 11 modalities. Ostracod assemblages are linked more to the water's depth (correlation coefficient: 0.9772) than to the salinity ($r = 0.855$). Finally, a transfer function was developed to reconstruct the evolution of holocene Titicaca environments based on 4 core analysis.

Key words : Transfer function - Ostracods - Lake level - Bolivian Altiplano - Lake Titicaca - Holocene.

(1) UR1C de l'ORSTOM, Laboratoire de géochimie isotopique, 72, route d'Aulnay, 93143 Bondy.

(2) Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, case 462, avenue Escadrille-Normandie-Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

Resumen : La problemática para reconstruir las paleoprofundidades de las aguas lacustres : utilización del análisis estadístico sobre la fauna de ostracodos. Dos factores mayores controlan la distribución de los ostracodos del Altiplano Boliviano : (a) la profundidad y (b) la salinidad de las aguas. Igualmente un tercer factor : (c) la relación Mg/Ca de las aguas, el cual permite explicar la repartición de una especie con relación a otra en los medios ambientes en los que la salinidad sobrepasa 1,5 g/l.

Desde entonces se utilizó el análisis factorial de correspondencias para establecer las relaciones entre la fauna y las características de las aguas (a y b). Los resultados obtenidos a partir de este método se comentan (los coeficientes de correlación para la profundidad y la salinidad son de 0,9772 y 0,855 respectivamente). La introducción de faunas fósiles en el análisis permite redefinir la evolución del lago Titicaca durante el holoceno.

Palabras claves : Análisis estadístico - Ostracodos - Profundidad de las aguas - Altiplano Boliviano - Lago Titicaca - Holoceno.

INTRODUCTION

L'Altiplano bolivien est un grand bassin endoréique (300000 km² environ) fragmenté en 4 systèmes lacustres aux caractéristiques physico-chimiques très différentes. Du nord au sud, nous trouvons : le lac Titicaca, le lac Poopó, les salars de Coipasa et d'Uyuni et enfin, les nombreux petits lacs et salars du Sud-Lipez (fig. 1). Un inventaire systématique des faunes d'ostracodes qui vivent dans ces hydrosystèmes a été entrepris. Leur répartition spatiale indique une forte dépendance vis-à-vis des conditions environnementales, en particulier de l'épaisseur de la tranche d'eau et de la qualité de l'eau.

Nous utilisons ici l'analyse statistique pour expliquer la répartition spatiale des organismes en relation avec leur milieu de vie. Les relations ainsi définies sont ensuite utilisées sur des faunes fossiles; les résultats obtenus sont présentés dans la dernière partie de l'exposé.

CARACTÉRISTIQUES HYDROLOGIQUES DES MILIEUX ÉTUDIÉS

Le lac Titicaca, avec une surface de plus de 8000 km², est le plus grand des bassins. Ses eaux sont de type oligohalin. Il se compose, dans sa partie bolivienne, de 3 zones qui sont schématiquement :

- le sud-est du lac Chucuito, profond aux pentes abruptes;
- la fosse de Chua au sud, caractérisée par une profondeur et des pentes moyennes;
- la partie occidentale du lac Huiñaimarca qui englobe la baie de Guaqui peu profonde (moins de 20 m d'eau) et aux pentes très faibles.

Cette distinction se marque très bien au niveau des peuplements phytiaux et animaux (ILTIS, comm. orale) et s'explique vraisemblablement par des histoires longtemps indépendantes (MOURGUIART *et al.*, 1986).

Le lac Poopó est un plan d'eau fluctuant aux berges en pente très faible. Sa caractérisation est rendue difficile par sa forte instabilité : quasiment asséché en 1983, il ennoie trois ans plus tard une surface d'environ 3500 km². Sa profondeur maximale a fluctué pendant ce laps de temps entre 0 m et 9 m. L'existence d'un gradient de salinité nord-sud est souvent citée (SERVANT-VILDARY, 1978; CARMOUZE *et al.*, 1978) mais la variabilité interannuelle est au moins aussi importante : en un même point du lac, des salinités de l'ordre de 80 g/l ont été mesurées en 1983 et de seulement 8 g/l en 1987.

Les petits lacs permanents sont des milieux très peu profonds (en général moins de 0,50 m d'eau au centre de la dépression) à pente presque nulle. Comme dans le cas du lac Poopó, le chimisme des eaux enregistre de fortes variations annuelles et interannuelles. Ils se classifient dans les lacs mésohalins à polyhalins.

Les mares temporaires ou permanentes sont caractérisées par une faible extension (en général moins de 1 hectare) et une salinité, faible en saison des pluies, souvent beaucoup plus élevée en fin de saison sèche (hiver austral).

CARACTÉRISTIQUES DES FAUNES D'OSTRACODES

L'analyse des ostracodes permet de classifier les différents milieux de prélèvement. On retrouve les grandes séparations déjà établies.

Tableau I

Abondance relative (en %) des espèces d'ostracodes récoltés dans le lac Huiñaimarca (code H);
les échantillons sont placés en lignes, les espèces en colonnes
Percentage of each species (in columns) in each sample (in lines) of the lake Huiñaimarca (code H)

	IG	LT	CN1	DI	OH	C1	BC	CV	B3	T2	A3	A4	ANN	B1	C2	S1	A1	PROFONDEUR (en m)	SALINITE (en g/l)
H1			80	20														0,2	1,4
H2	50	50																0,3	0,8
H3	30	70																0,4	0,9
H4		3,53	45,3	38,8			12,4											1	1,3
H5		26,3		63,2											10,5			1	1
H6	3,23	53,8	21,5	10,8		10,8												1,25	0,9
H7				90,9													9,09	1,5	1,1
H8		4,9		63,7	1,96	29,4												1,5	1,2
H9			33,3	55,6													11,1	1,6	0,9
H10	2,97	29,7	29,7	4,95	2,97	29,7												1,75	1,4
H11			31,6			52,6			15,8									2	0,9
H12		4		60		36												2	1
H13		57,9	5,26	21,1		15,8												2	0,9
H14		20		20		60												2,75	0,9
H15		9,9		9,9		29,7		2,97	39,6							7,92		3	0,9
H16		50				24	24	2										3,4	0,9
H17		17,8	14,9	4,95		19,8		4,95	17,8								19,8	3,5	0,9
H18		70				12	17	1										3,5	0,9
H19		50				34	15	1										3,75	0,9
H20		10,2	3,06	20,4		20,4			20,4								25,5	4	0,9
H21		40	5	1		25	25	3								1	4	4	0,9
H22		40				40	20											4,25	0,9
H23		39	5	1		20	20	5		1							9	4,5	0,9
H24		30				30	30	10										4,5	0,9
H25		45	1	2		30	20									2		4,5	0,9
H26		30				35	35											4,75	0,9
H27		34,7		2,97		34,7	24,8										2,97	5	0,9
H28		35	1	10		20	20	1		3							10	5	0,9
H29		25		10		35	20										10	5	0,9
H30		30				25	40	4									1	5,25	0,9
H31		20				35	40	5										5,5	0,9
H32		14				39	45	1		1								5,75	0,9
H33		23				24	50	2					1					6	0,9
H34		35	1			20	43	1										6	0,9
H35		20	3	3		20	2		30		10		1	1			10	6	0,9
H36		10				45	45											6,25	0,9
H37		25		9		15	40	2									9	7	0,9
H38		5		10		35	30	5									15	7,25	0,9
H39		10		2		25	5		25		2		10		1		20	7,5	0,9
H40		5		10		20	5		15		2	1	1	2	2	2	35	8	0,9
H41		5	1	5		25			15		1	1	5	10		2	30	8,25	0,9
H42		5		10		25	1		5		2	2	3	2	2	3	40	8,5	0,9
H43		2		3		45		2			2		1				45	9	0,9
H44		2		15		30	2				2		2			2	45	9	0,9
H45		6,41		1,28		30,8	12,8				1,28		1,28				46,2	9,5	0,9
H46		5		8		20	10		2		1	1		1		2	50	10	0,9
H47		5		2		30	15				2	1	2	1	2		40	10	0,9
H48				20		20											60	10	0,9
H49				10		30											60	10,5	0,9
H50				14,9		14,9	2,97						2,97				64,4	11	0,9
H51				10		20							5				65	11,5	0,9
H52				10		20											70	11,5	0,9
H53				12,9		12,9											74,3	11,5	0,9
H54				8		15							2				75	12	0,9
H55				5		15											80	12,5	0,9
H56				5		5											90	13,5	0,9
H57				2,97		2,97											94,1	14	0,9

Tableau II

Abondance relative (en %) des espèces d'ostracodes récoltés dans les milieux aquatiques de l'Altiplano autres que le lac Titicaca; les échantillons sont placés en lignes, les espèces en colonnes. Les codes des échantillons utilisés sont : RC pour rio Catari, RT pour rio Tiwanaku, LG pour laguna « Guaqui », P pour Poopó, KK pour Kollpa Kkota, LS pour laguna Soledad, VA pour Villa Alota, PG pour Pastos Grandes et CV pour Challviri

Percentage of each species (in columns) in each sample (in lines) of the aquatic environments, except the lake Titicaca. Codes used for samples are: RC for rio Catari, RT for rio Tiwanaku, LG for laguna « Guaqui », P for Poopó, KK for Kollpa Kkota, LS for laguna Soledad, VA for Villa Alota, PG for Pastos Grandes and CV for Challviri

	C3	CN2	CN3	CS	CH	DW2	DW3	EU1	IG	AB	LB	PROFONDEUR (en m)	SALINITE (en g/l)
RT1									95		4,8	0,1	0,5
RC1	8,3			50				8,3	33			0,100	0,600
LG1				24					24	14	9,5	0,100	2,5
P1				80							20	2,75	4
P2				85							15	2,5	5
P3				60							40	2,5	6
P4				35							65	1	9
P5				40							60	1	9,5
P6				30							70	0,800	10
P7				17							83	0,900	10,5
P8				9,1							91	1,1	12
P9				2							98	1	12
P10				10							90	0,500	17
KK1											100	0,150	18
P11											100	0,500	19
P12											100	0,150	19
P13											100	0,450	20
P14											100	0,150	20
P15											100	0,150	20
P16											100	0,150	20
P17											100	0,150	20
P18											100	0,500	22
P19											100	0,150	22
P20											100	1,5	24
P21											100	1,5	25
P22											100	0,350	30
LS1											100	0,150	30
LS2											100	0,150	30
LS3											100	0,150	30
P23											100	0,400	34
P24											100	1,6	35
P25											100	0,450	36
P26											100	0,400	40
P27											100	1,25	40
P28											100	1	45
P29											100	1,3	50
P30											100	1,2	57
P31											100	1,2	60
CV1		10				90						0,100	0,300
VA1		45						30	15	5		0,100	0,400
CV2		100										0,100	0,600
PG1		20	20			60						0,100	1
PG2		39	1		1	57	2					0,100	1
VA2		40			55				5			0,100	1
CV3		5	1		80	2				5	5	0,100	1,2
PG3		25	30		40	5						0,100	1,3
PG4		19	19		60	2						0,100	1,5
PG5		5			95							0,100	2,5
PG6					100							0,100	3
CV4					100							0,100	3
CV5					100							0,100	3,5
VA3					100							0,100	3,5
PG7					100							0,100	4
PG8					100							0,100	5
PG9					100							0,100	6
PG10					100							0,100	7
CV6					100							0,100	11
PG11					100							0,100	30

Le lac Titicaca : la faune y est divisée en 2 ensembles (tabl. I) occupant des niches écologiques distinctes. Le premier inclut les espèces benthiques, le second les espèces nageuses ou épiphytes. Les benthiques sont représentés par plusieurs genres : le genre *Limnocythere* comprenant les espèces notées A1, A2, A3, A4, B1, B3, BC, LT, T2, S1 et SL, le genre *Candonopsis* avec 2 espèces C1 et C2, le genre *Darwinula* avec l'espèce DI. Le genre *Ilyocypris* (sp. IG et IGN) n'est qu'épisodiquement récolté dans les eaux du lac alors qu'il est très abondant dans les micromilieus avoisinants. Les épiphytes et nageurs incluent les genres : *Cypridopsis* (sp. CV), *Herpetocypris* (sp. HR), *Cyprinotus* (sp. CN1), *Amphicypris* (sp. ANN) et *Chlamydotheca* (sp. CI).

La plupart des espèces sus-nommées n'ont jamais été décrites dans la littérature. Nous les avons volontairement laissées en nomenclature ouverte, leur attribuant seulement un nom de code. Par exemple, l'espèce est simplement cataloguée en tant que A1. Les rares espèces déjà décrites sont : *Limnocythere titicaca*, *Cypridopsis vidua*, *Herpetocypris reptans*, *Amphicypris nobilis*, *Chlamydotheca incisa*, *Ilyocypris gibba* et *Darwinula inca* (MOURGUIART, 1987).

Il ressort de l'analyse de la répartition des différentes communautés que celle-ci est fonction de la composition des herbiers, de la quantité de nourriture présente et à un degré moindre de la qualité du substrat, termes étroitement corrélés à la profondeur d'eau (BOULANGÉ *et al.*, 1981; COLLOT *et al.*, 1983). Les peuplements appartenant aux 3 bassins morphologiques présentent des singularités dans la composition relative des espèces due aux particularités physico-chimiques de chaque entité (MOURGUIART, 1987 et 1991). La zone de bordure (moins de 2,50 m d'eau) est un cas particulier : on y observe des mélanges de faunes lacustres et fluviales.

Le lac Poopó : la faune y est très pauvre en espèces (tabl. II). Selon les années, il a été possible de récolter aucune, une (*Limnocythere bradburyi* noté LB) ou deux espèces (*L. bradburyi* et *Cypridopsis* sp. CS). Lorsque les deux espèces cohabitent (de 1986 à 1989), elles occupent des niches écologiques précises : l'espèce CS est une épiphyte cantonnée dans les herbiers à Characées alors que *L. bradburyi* est une espèce benthique très abondante sur substrat nu. Elles ont également des seuils léthaux de salinité distincts : aux alentours de 15 g/l pour l'espèce CS et 60 g/l pour l'espèce *L. bradburyi*.

Les petits lacs permanents : en se basant sur la composition faunistique (tabl. II), il est possible d'individualiser 3 groupes :

— les lacs à *Limnocythere bradburyi* (LB);

— les lacs à *Limnocythere* sp. S3;
— les lacs à *Cyprideis hartmanni* (CH).

Les populations sont toujours monospécifiques. La salinité n'est pas un critère qui puisse expliquer la présence d'une espèce plutôt qu'une autre. Sur la base des analyses des ions majeurs des eaux de ces lacs, la seule donnée explicative pourrait être le rapport Mg/Ca.

Les mares : en dehors des milieux associés à une résurgence d'eaux oligohalines, l'ostracofaune est composée en saison des pluies d'*Ilyocypris* (IG et IGN), de *Limnocythere* (AB et T3), de *Chlamydotheca* (CI) et d'*Amphicypris* (ANG) puis en saison sèche de *Potamocypris* (P1), d'*Eucypris* (EU1), de *Limnocythere* (LB) et de *Cypridopsis* (CS). A l'exception d'*Amphicypris nobilis*, prédateur géant (> 4 mm), les premières espèces ne semblent pas tolérer des salinités supérieures à environ 1,5 g/l; les autres sont des formes euryhalines typiques.

Les environnements associés à des sources ou des arrivées d'eaux douces contiennent des faunes extrêmement variées difficilement comparables d'un site à un autre (écophénotypisme ou spéciation ?) On trouve, par exemple, chez les *Darwinulidae* des formes qui ne diffèrent que par des variations minimales de taille, par une inversion du sens du chevauchement des valves ou encore par un nombre variable des impressions musculaires.

En conclusion, l'approche écologique des peuplements d'ostracodes de l'Altiplano bolivien nous a permis d'établir dans ses grandes lignes un schéma de répartition prenant en compte la profondeur et le chimisme des eaux. Par cette méthode, l'importance relative des différents paramètres qui interviennent ne peut être dégagée. Seul le traitement statistique nous permet d'appréhender ce genre de problème. La fonction de transfert associée permet, quant à elle, de quantifier les paramètres en question.

LA FONCTION DE TRANSFERT

Son principe formulé par IMBRIE et KIPP (1971) est clair et comporte 2 étapes : la première établit les relations observées entre la photocomposition en micro-organismes de milieux actuels et certains paramètres environnementaux, relations qui seront utilisées dans la seconde étape pour estimer les paléoparamètres à partir de la seule composition en micro-organismes fossiles des sédiments.

Dans cette étude nous avons eu recours à une analyse factorielle des correspondances (AFC) puis à une régression linéaire multiple faisant intervenir

les associations d'ostracodes et deux paramètres (hauteur et salinité des eaux) qui permettent d'expliquer, en partie, leur répartition spatiale. La méthode mathématique a déjà été largement commentée (ROUX et SERVANT-VILDARY, 1984; SERVANT-VILDARY et ROUX, 1990; ROUX *et al.*, 1991).

Si la démarche statistique pour aboutir à la réestimation d'une des composantes d'un environnement passé est simple, son application pratique l'est beaucoup moins. Le problème qui se pose d'emblée concerne l'introduction des données faunistiques actuelles. Ce ne sont pas les compositions en micro-organismes vivants sur un site donné qu'il faut introduire dans l'AFC mais seulement la fraction susceptible de se fossiliser. Dans le cas du lac Titicaca et dans la plupart des milieux à forte productivité, l'interface eau-sédiment est caractérisée par un pH bas ($< 7,5$) qui entraîne une attaque acide *post-mortem* des organismes à structure calcaire (tiges des Characées, carapaces des mollusques et ostracodes) parfaitement repérable au microscope électronique à balayage (MOURGUIART, 1987). Pour les associations d'ostracodes, cela se traduit par l'évolution suivante :

- dans un premier temps, les épiphytes dont la carapace est très fine disparaissent;
- les benthiques à tests minces comme les *Candonopsis* sont ensuite attaqués;
- le cas ultime est la dissolution de toutes les valves, cas fréquent dans des milieux comme les herbiers à totoras ou le domaine profond (MOURGUIART, 1987).

Le bilan de ces attaques acides sélectives fait que l'association retrouvée sédimentée est bien souvent différente de celle vivant quelques centimètres au-dessus. Par conséquent sur la cinquantaine d'espèces répertoriées dans les hydrosystèmes boliviens, seulement 29 sont retrouvées fréquemment dans le sédiment.

Les espèces (ou morphes?) nommées *Limnocythere sp. A1* et *L. sp. A2* sont difficilement discernables dans de nombreux cas; elles ont été regroupées sous une seule appellation (*sp. A1*). Seulement 28 espèces seront donc prises en compte dans l'AFC. Les 115 échantillons de subsurface retenus couvrent une large gamme de milieux sur l'Altiplano : 57 pour le lac Titicaca (tabl. I), 38 pour le lac Poopó, 13 pour les petits lacs salés et 7 pour les mares (tabl. II). Le prélèvement de ces échantillons s'est accompagné d'une mesure de la profondeur d'eau et de celle de la salinité faite au salinomètre optique *in situ*, vérifiée dans certains cas au laboratoire et alors associée à celle des ions majeurs. D'autres données mesurées sur le terrain n'ont pas été utilisées : température de l'eau, pH et conductivité.

Les résultats de l'AFC L'introduction des échantillons actuels

Les données brutes échantillons/espèces introduites dans l'AFC sont présentées dans les tableaux I et II. Les données ont été regroupées en classes dont les bornes sont fixées en prenant en compte l'écologie des espèces. Au total, 5 classes de profondeurs et 5 classes de salinités sont imposées soit 11 classes après combinaison des 2 variables (tabl. III). Nous ne présentons que les résultats de l'AFC classes/échantillons/espèces où seules les classes de l'environnement sont introduites en éléments actifs, les échantillons et les espèces étant placées en éléments supplémentaires (*cf.* ROUX *et al.*, 1991). Les résultats de l'AFC sur les échantillons actuels et portant sur les six premiers axes factoriels représentent 91,96 % de l'information globale. Une représentation n'incluant que les deux premiers axes a été choisie (fig. 2, 3 et 4). Trois pôles principaux sont nettement individualisés. Ils correspondent à des regroupements d'échantillons caractérisés par des espèces distinctes :

- le pôle 1 comprend la plupart des prélèvements du lac Titicaca, côté Axe 1 négatif;
- le pôle 2 renferme ceux dominés par l'espèce notée LB, côté Axe 1 > 0 et Axe 2 > 0 ;
- le pôle 3 contient ceux où les *Cyprideis* sont majoritaires, côté Axe 1 > 0 et Axe 2 < 0 .

Les points épars correspondent à des cas intermédiaires, comme par exemple les prélèvements effectués en bordure du lac Titicaca (H1 et H2).

Tableau III

Classification des paramètres environnementaux adoptée dans l'AFC
Ecological class combinations of the AFC

PARAMETRES COMBINES (nb=11)	CLASSES DE HAUTEUR D'EAU (m)	CLASSES DE SALINITE (g/l)
PS13	0-0,14	0-0,95
PS12	0-0,14	0,96-1,4
PS11	0-0,14	1,5-3,5
PS23	0,15-1,25	0-0,95
PS24	0,15-1,25	3,6-17,5
PS25	0,15-1,25	17,6-60
PS33	1,26-2,75	0-0,95
PS34	1,26-2,75	3,6-17,5
PS35	1,26-2,75	17,6-60
PS43	2,76-7,55	0-0,95
PS53	7,56-14,05	0-0,95

Si l'on met en parallèle ces résultats avec les paramètres que l'on s'est proposé de réestimer, il apparaît nettement une relation entre les échantillons en provenance du lac Titicaca et la hauteur d'eau (fig. 5). Cette relation se marque également, à un degré moindre, dans le lac Poopó entre 1987 et

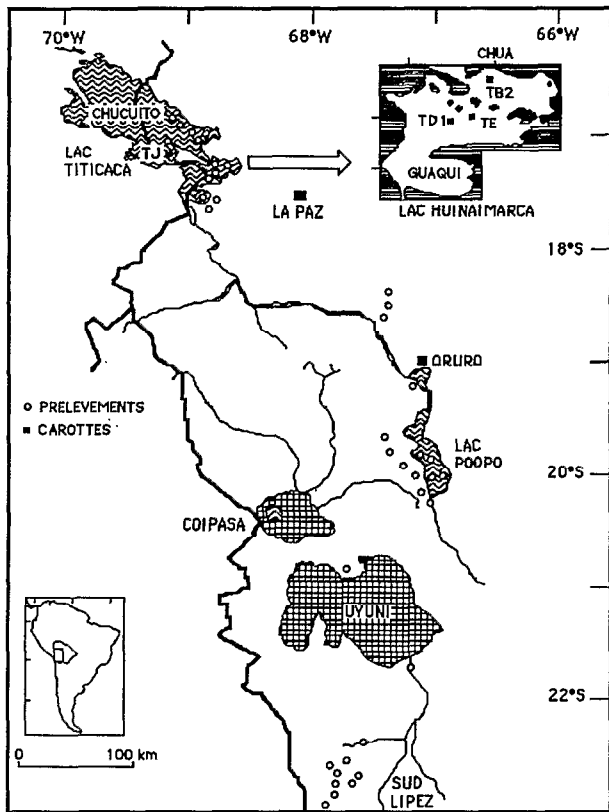


Fig. 1. — Situation géographique des sites actuels et des sondages étudiés.

Position of modern samples and cores.

1989 (fig. 6). Tous les autres échantillons ont pour caractéristique une faible épaisseur de la tranche d'eau. La comparaison de certains éléments (excepté ceux prélevés dans les milieux dont la salinité est supérieure à 17 g/l) avec la salinité de l'eau dans laquelle ils vivaient marque une bonne corrélation (fig. 7) mais il convient de faire intervenir une autre composante du milieu pour expliquer la dispersion des points sur le plan des axes factoriels. Cette composante supplémentaire pourrait être le rapport des ions magnésium/calcium de l'eau (MOURGUIART, en prép.). Ce facteur environnemental pourrait alors expliquer : (a) les valeurs, opposées pour une même salinité, observées sur l'axe 2 (valeurs positives pour les faunes à LB et négatives pour celles à CH; cf. fig. 7) et (b) l'antagonisme observé entre certaines espèces de *Limnocythere* entre elles et avec les *Cyprideis*. Ce point particulier ne peut, en la demeure, être plus étayé, le nombre d'échantillons concernés étant insuffisant. Mais l'on peut présumer qu'après obtention sur le terrain d'un complément d'informations, il sera possible d'expliquer la variabilité naturelle des ostracofaunes à l'intérieur de gammes de salinités comprises entre 0 g/l et 15 g/l par certains aspects de la chimie des eaux. Au-delà de 15-17 g/l, les faunes sont des monospécifismes. Dans un tel cas, le résultat d'une AFC est toujours le même : des coordonnées identiques pour les facteurs, que l'espèce ait été prélevée dans des eaux à 20 g/l ou à 60 g/l.

Les résultats de l'AFC

L'introduction des échantillons fossiles

Les échantillons fossiles (ici ceux de la carotte TD1) sont introduits ensuite dans l'analyse en éléments

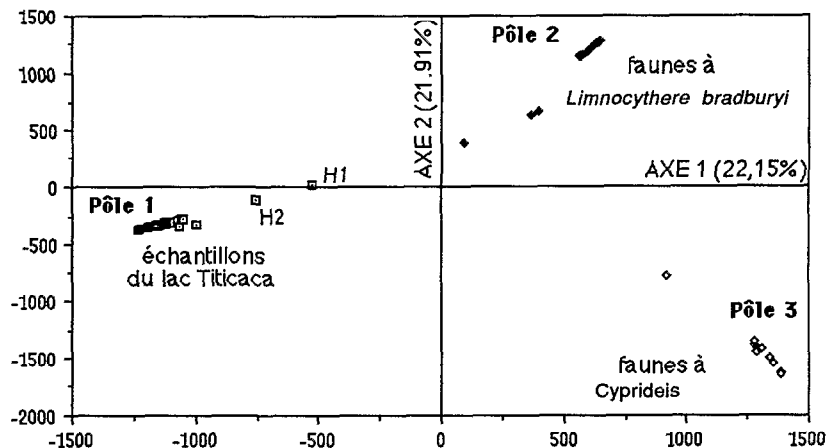


Fig. 2. — Projection des échantillons actuels sur le plan des 2 premiers facteurs de l'analyse.

Factor 2 versus Factor 1 diagram for modern samples.

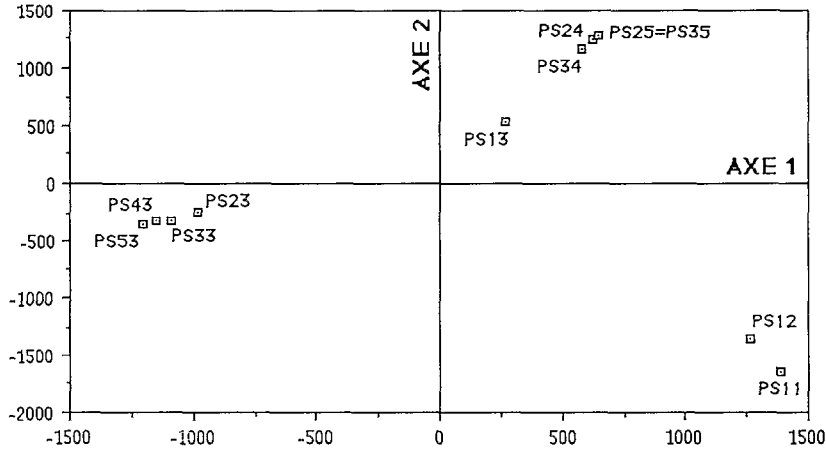


Fig. 3. — Projection des classes paramétriques placées en éléments actifs sur le plan des 2 premiers facteurs de l'analyse.
Factor 2 versus Factor 1 diagram for ecological classes.

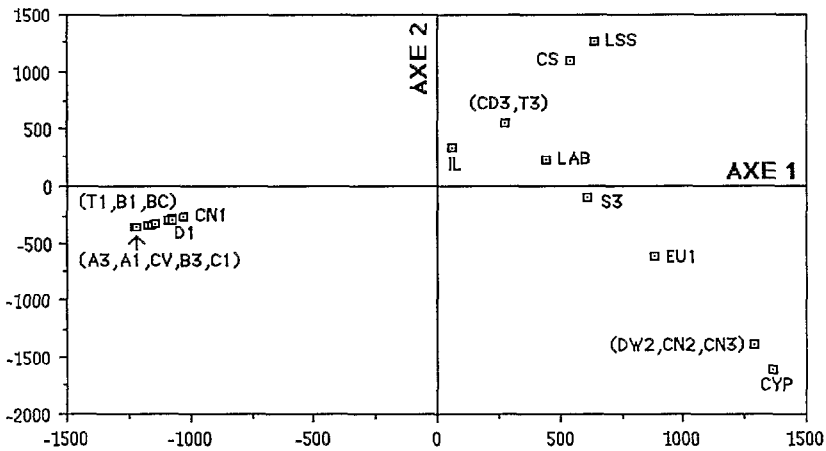


Fig. 4. — Projection des espèces d'ostracodes sur le plan des 2 premiers facteurs de l'analyse.
Factor 2 versus Factor 1 diagram for ostracod species.

supplémentaires aux côtés des classes en actifs. Sur le plan des deux premiers facteurs (fig. 8) expliquant 44,06 % de l'information, les prélèvements fossiles se répartissent selon un axe séparant les faunes types lacs Titicaca et Poopó et 3 points décalés vers le pôle des associations comportant des *Cyprideis*.

Le stock des échantillons (23 au total) situés entre les trois pôles définis sur l'actuel n'ont pas d'équivalents. Ils correspondent aux échantillons fossiles situés entre 81 cm et 125 cm sur le profil du sondage. Ils sont constitués d'un mélange de faunes ayant vécu dans des environnements distincts. Considérons, par exemple, le niveau D84. Sa composition est la suivante : 41,7 % de *Candonopsis* sp. C1, 25 % de *Limnocythere* sp. A1, 25 % de *Darwinula* sp. D1 et 8,3 % de *Limnocythere* sp. LB. Les trois premières espèces sont caractéristiques d'un biotope proche d'un de ceux du lac

Titicaca actuel alors que la dernière espèce colonise de nos jours le lac Poopó et d'autres milieux à salinité élevée. Leur cohabitation n'a jamais été notée dans aucun des quelque 1500 prélèvements actuels réalisés sur l'Altiplano entre 1977 et 1989. Ces deux types de faunes n'ont donc pu vivre dans des conditions écologiques analogues. Leur mélange a été réalisé lors du prélèvement de l'échantillon dans la carotte, un niveau fossile correspondant en effet à plusieurs années de sédimentation (taux de sédimentation moyen estimé à 0,225 mm/an). Ces 2 stocks fossiles étant très dissimilaires, il est parfaitement envisageable de les dissocier pour ensuite les introduire dans l'AFC. Ce qui, pour un unique relevé fossile (D84), donne naissance à 2 relevés (D84a et D84b). La composition faunique des relevés devient la suivante : 45,4 % de *Candonopsis* sp. C1, 27,3 % de *Limnocythere* sp. A1 et 27,3 % de *Darwinula* sp. D1 pour

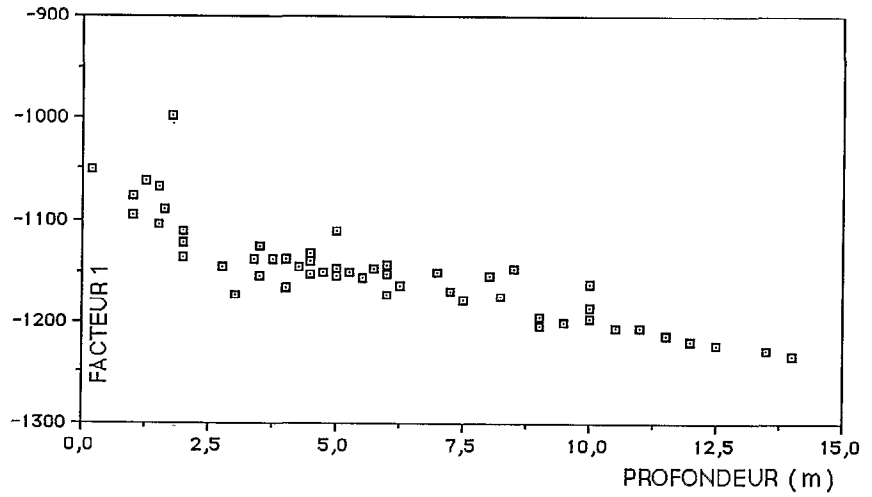


Fig. 5. — Relation profondeur/facteur 1 de l'analyse pour les échantillons du lac Titicaca.

Abundance of Factor 1 versus measured water depth diagram for lake Titicaca samples.

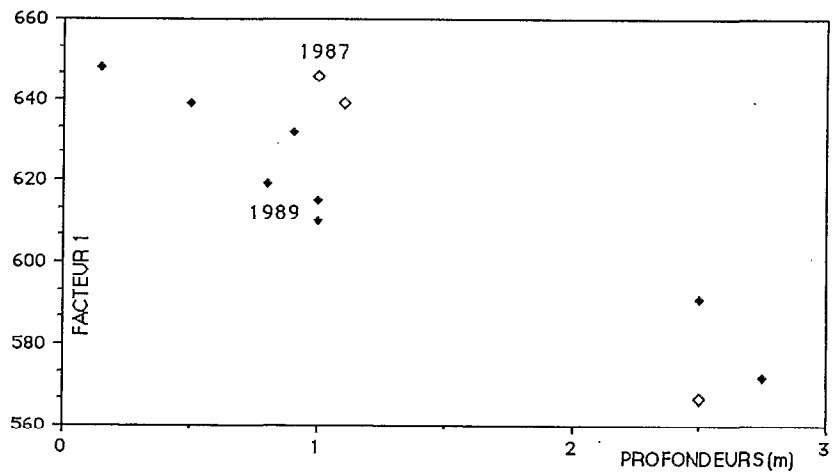


Fig. 6. — Relation profondeur/facteur 1 de l'analyse pour les échantillons du lac Poopó (1986-1989).

Abundance of Factor 1 versus measured water depth diagram for lake Poopó between 1986 and 1989.

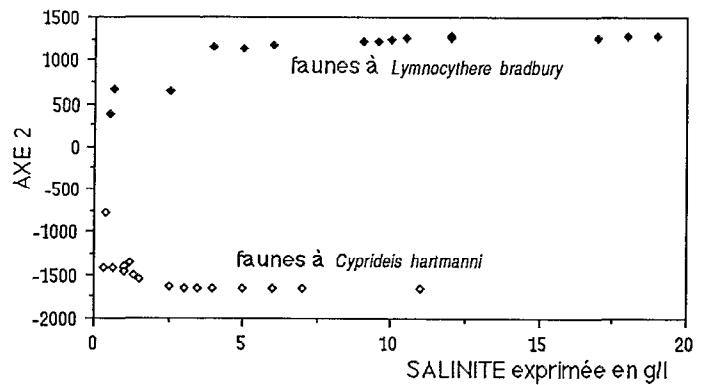


Fig. 7. — Relation salinité/facteur 2 de l'analyse (STD < 20 g/l; voir tabl. II).

Abundance of Factor 2 versus salinity diagram (TDS < 20 g/l; see table II).

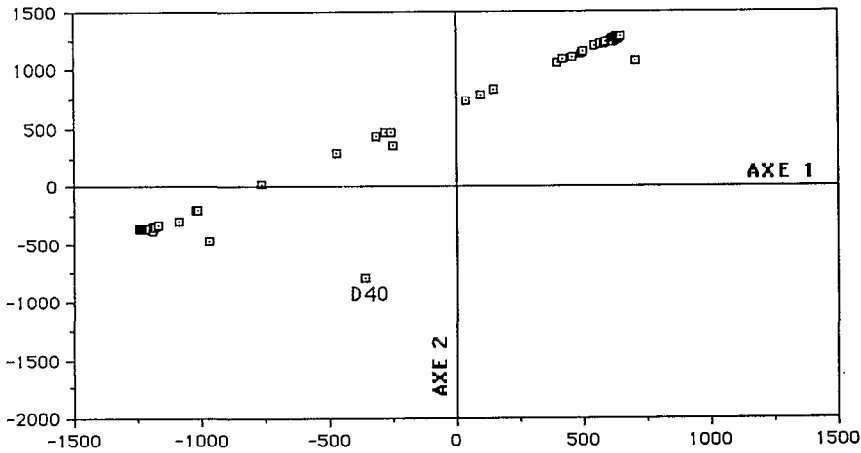


Fig. 8. — Projection des échantillons fossiles (carotte TD1) sur le plan des 2 premiers facteurs de l'analyse.

Factor 2 versus Factor 1 diagram for core TD1 samples.

l'échantillon D84a; 100 % de *Limnocythere bradburyi* pour l'échantillon D84b. Les résultats sur les deux premiers axes factoriels sont illustrés par la figure 9. On remarque que les points ainsi obtenus sont, à trois exceptions près, centrés sur les trois pôles définis sur l'actuel (cf. fig. 2). L'estimation du paléoparamètre que l'on se propose de quantifier sera, par conséquent, plus précise.

Le cas de l'échantillon D40, qui lui aussi n'a pas d'analogue actuel au sens propre du terme, est particulier car les espèces *Limnocythere* A1 (par exemple) et *Cyprideis aff. hartmanni* peuvent cohabiter (échantillons actuels du lac Huifaimarca H8 et H10; tabl. I). On ne peut, dans un tel cas, scinder arbitrairement l'association fossile en deux stocks distincts comme dans l'exemple précédent (échantillon D84).

La régression linéaire multiple

La fonction de transfert est établie par la régression linéaire multiple mais dans laquelle les variables indépendantes sont les coordonnées factorielles des échantillons tels qu'elles sont fournies par l'AFC précédente (cf. ROUX *et al.*, 1991). Toutes ces opérations ont été faites avec le logiciel Biomeco (ROUX et SERVANT-VILDARY, 1984; SERVANT-VILDARY et ROUX, 1990). La régression établit la formule liant la variable environnementale étudiée aux abondances relatives des espèces. Elle fournit en outre les réestimations de la variable en question sur les échantillons actuels. Une comparaison entre ces réestimations calculées et les valeurs observées est nécessaire pour apprécier la qualité de la fonction de transfert (fig. 10). Pour la variable profondeur d'eau, le coefficient de corrélation R est égal à 0,9771 et l'erreur

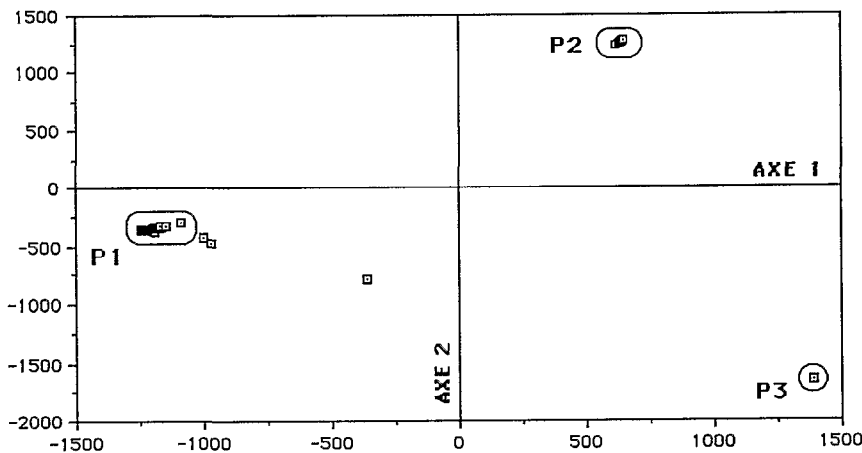


Fig. 9. — Projection des échantillons fossiles après séparation des faunes de la carotte TD1 sur le plan des 2 premiers facteurs de l'analyse.

Factor 2 versus Factor 1 diagram for core TD1 samples after ostracod association separation.

standard E.s. sur l'estimation à 0,81 m (fig. 11). Il apparaît clairement que la réestimation est bien meilleure dans la gamme de profondeurs 7,55 m - 14 m (E.s. = 0,42 m). En ne prenant en compte que les seuls échantillons du lac Titicaca (57 en tout), les résultats sont encore optimisés ($R = 0,99$; E.s. = 0,40 m) (MOURGUIART, en prép.). Les résultats sur le calcul des paléop profondeurs de la carotte TD1 (lac Huiñaimarca, $16^{\circ} 20'$ de latitude sud et $68^{\circ} 57' 45''$ de longitude ouest, 19 m de hauteur d'eau lors du prélèvement en 1983) ont été obtenus en utilisant les deux méthodes décrites précédemment (fig. 12 et 13). Une estimation des paléosalinités est également donnée à titre indicatif. Pour

le niveau D84, l'introduction de l'association totale donne une paléop profondeur estimée à 6,59 m alors que la séparation des deux stocks fossilisés aboutit à deux estimations : 7,14 m et 0,59 m. Ces deux derniers nombres donnent une idée de l'amplitude des variations interannuelles (sur une période de 20 à 25 ans) de cette partie du lac Huiñaimarca au moment du dépôt, de l'ordre de 6,50 m. Elle est comparable à celles enregistrées aujourd'hui sur le lac Poopó (cf. *supra*). Cette méthode originale de dissociation des paléofaunes revêt une importance toute particulière dans la compréhension des écosystèmes passés et de leur interaction avec les paléoclimats (MARTIN et al., 1991).

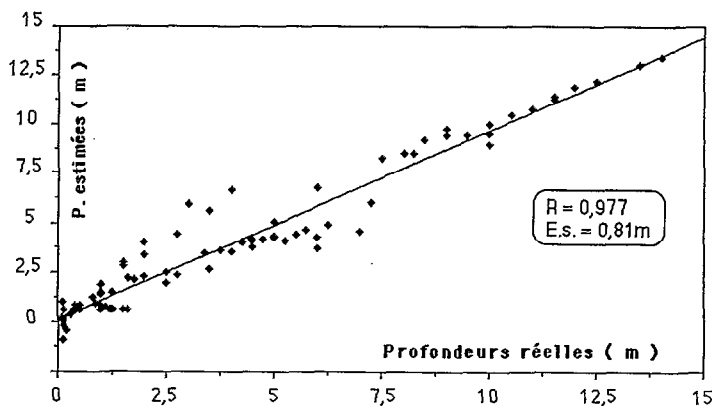


Fig. 10. — Représentation des profondeurs de chaque site actuel en fonction de leurs valeurs estimées par l'analyse.
Estimated versus measured water depth diagram.

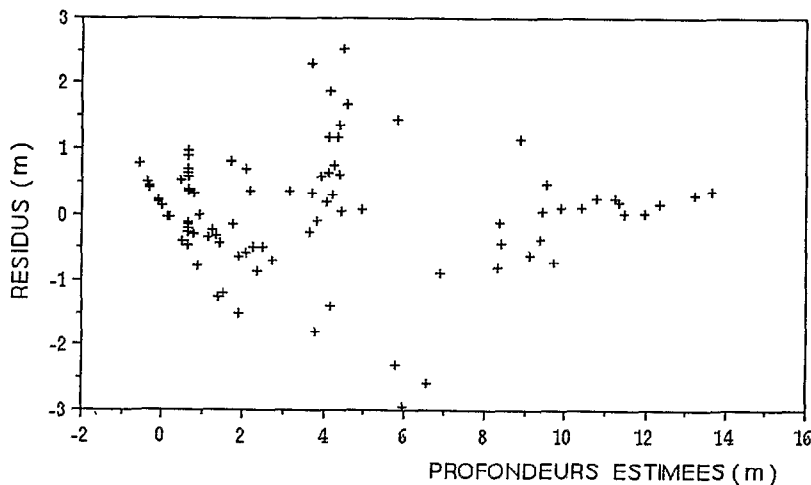


Fig. 11. — Représentation des profondeurs estimées par l'analyse en fonction des erreurs sur les mesures.
Residual versus estimated water depth diagram.

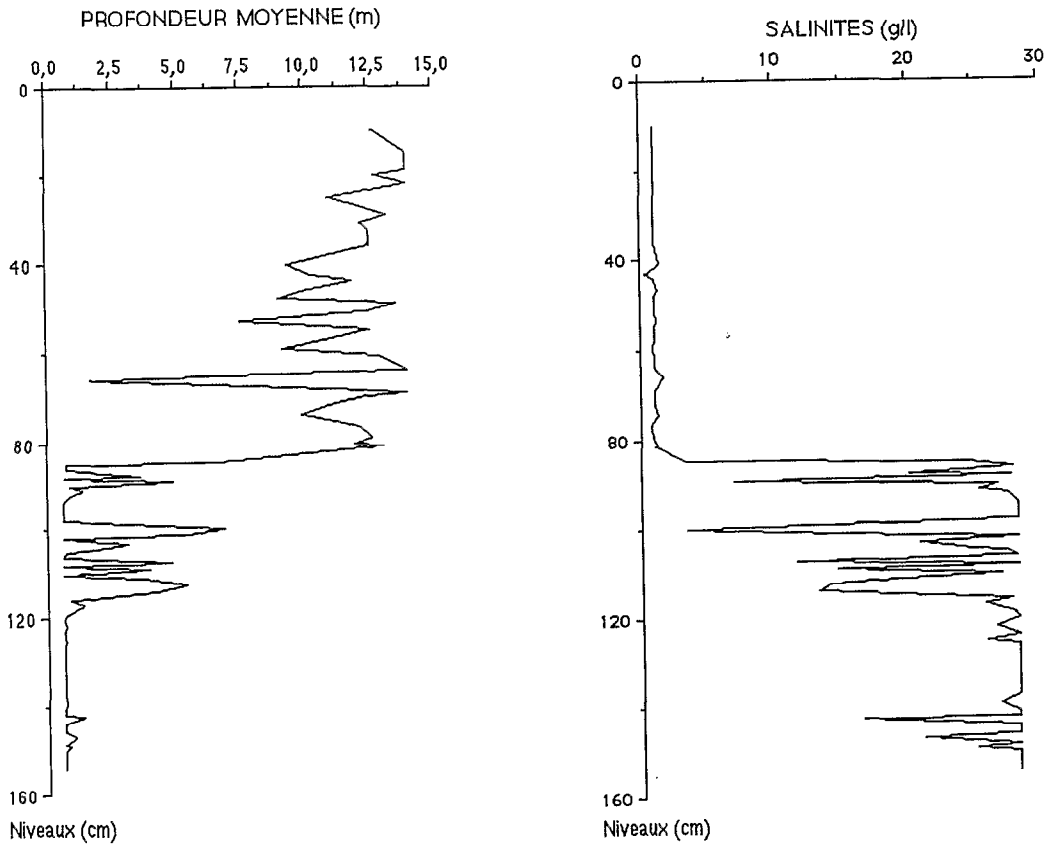


Fig. 12. — Paléoprotondeurs et paléosalinités (carotte TD1).
Paleobathymetry and paleosalinity of core TD1 samples.

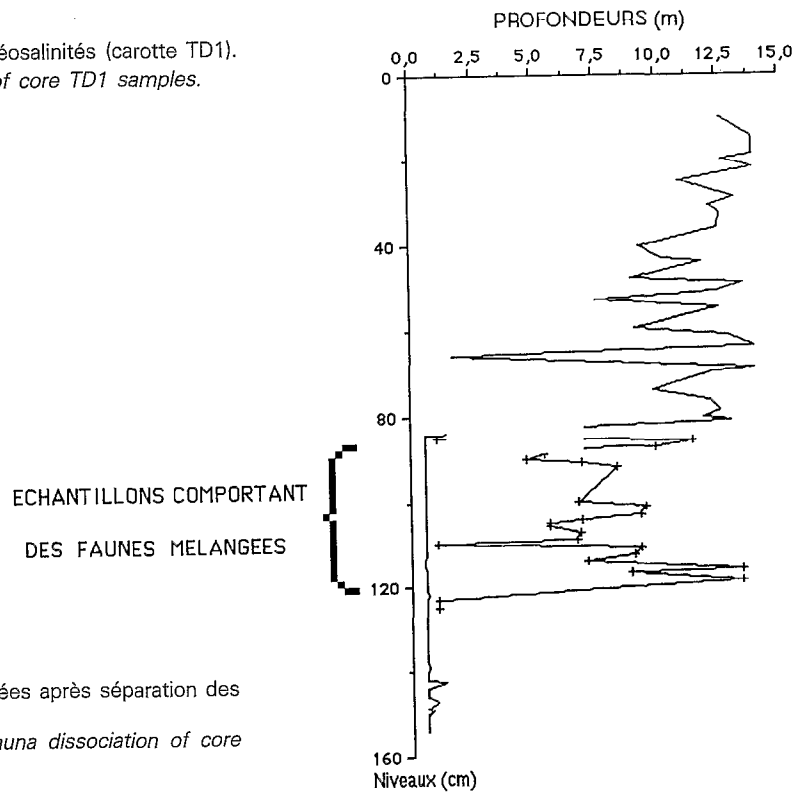


Fig. 13. — Paléoprotondeurs estimées après séparation des faunes mélangées (carotte TD1).
Paleobathymetry based on paleofauna dissociation of core TD1 samples.

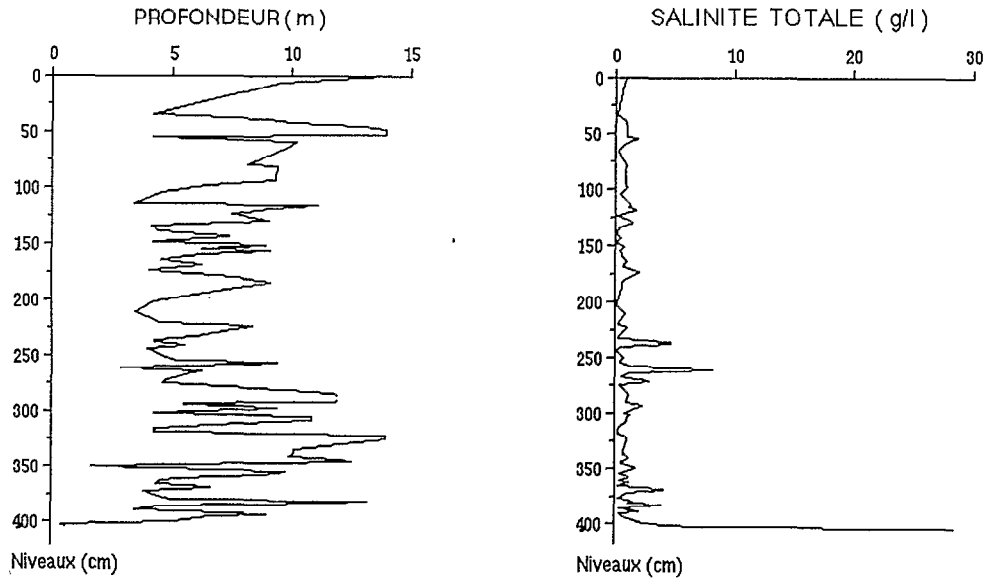


Fig. 14. — Paléoprofondeurs et paléosalinités (carotte TE).
Paleobathymetry and paleosalinity of core TE samples.

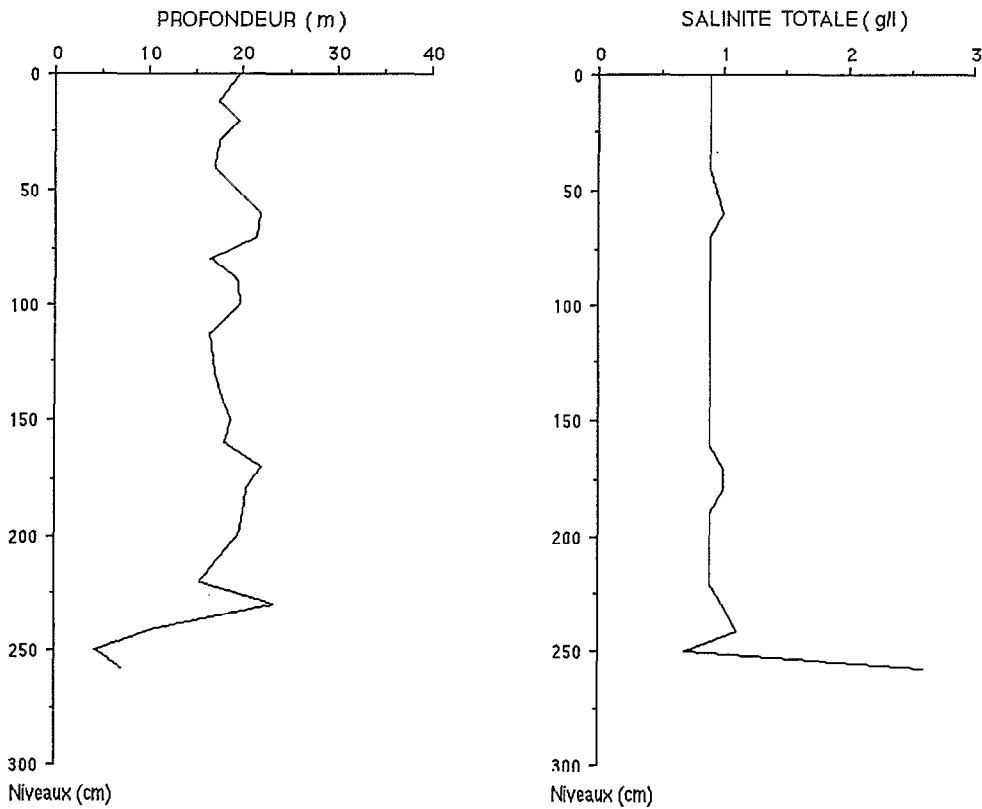


Fig. 15. — Paléoprofondeurs et paléosalinités (carotte TB2).
Paleobathymetry and paleosalinity of core TB2 samples.

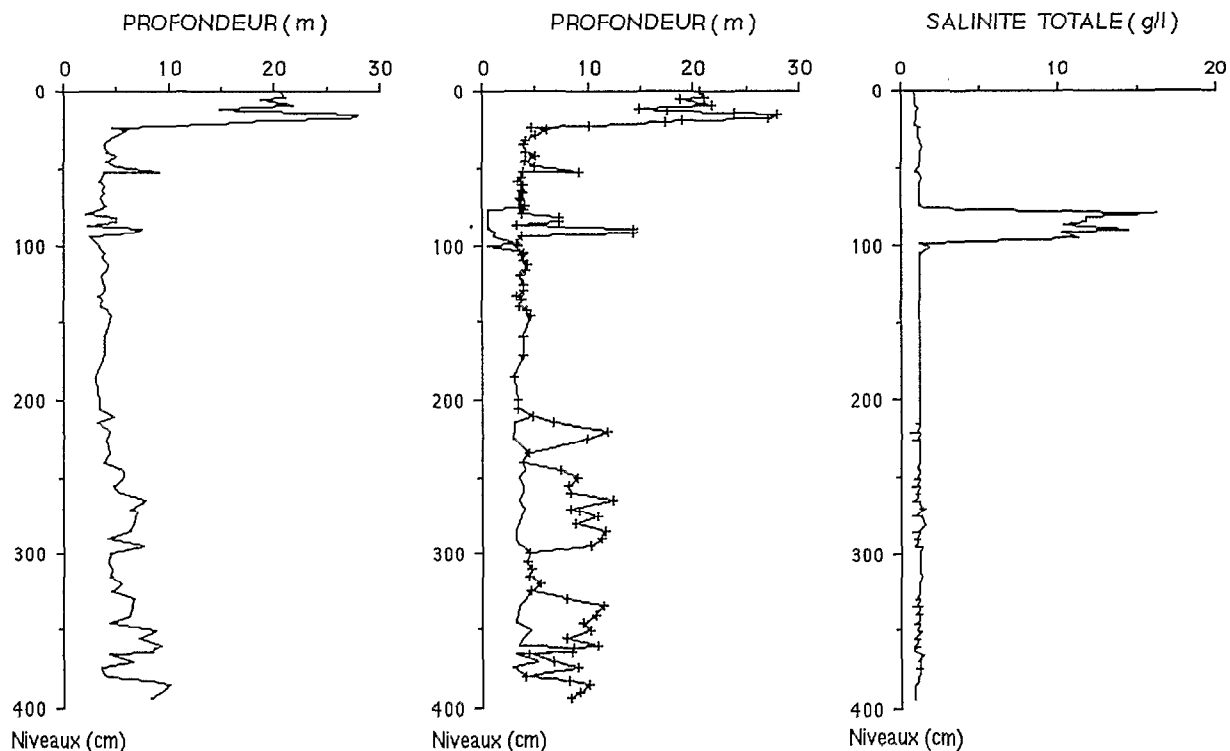


Fig. 16. — Paléop profondeurs calculées à partir des 2 méthodes exposées dans le texte et paléosalinités (carotte TJ).
Paleobathymetry (the 2 methods) and paleosalinity of core TJ samples.

Exemples d'applications de la méthode à d'autres séries fossiles

La démarche adoptée pour la carotte TD1 a été utilisée pour le traitement des données d'autres sondages en introduisant dans l'AFC les échantillons actuels les plus proches, méthode préconisée entre autres par ROUX (1985). Elle concerne les carottes suivantes :

- carotte TE (lac Huiñaimarca, 16° 21' de latitude sud et 68° 51' 55" de longitude ouest, 8 m d'eau lors du prélèvement) (fig. 14);
- carotte TB2 (fosse de Chua, 16° 12' 18" de latitude sud et 68° 46' 36" de longitude ouest, 39 m d'eau) (fig.15);
- carotte TJ (lac Chucuito, 16° 12' 30" de latitude sud et 69° 07' de longitude ouest, 50 m d'eau) (fig. 16).

Les données lithologiques et sédimentologiques concernant ces sondages ont été publiées (WIRRMANN et DE OLIVEIRA ALMEIDA, 1987; WIRRMANN et al., 1988).

A titre indicatif, nous donnons un bref commentaire des résultats. La comparaison des données des quatre carottes souligne la complexité de leurs évolutions respectives. Les carottes TD1 et TJ, prélevées dans des domaines et à des profondeurs différents, ont enregistré des tranches de temps voisines, de l'ordre de 7500 ans BP. Les sondages TB2 et TE couvrent une tranche de temps comprise entre 3 et 4 millénaires. L'isolement des trois bassins géomorphologiques à partir de 8000 ans BP (non daté avec précision) et jusqu'à 3900-3600 ans BP se manifeste notamment par de grandes différences dans la composition chimique des eaux :

- dominance d'eaux mésohalines à polyhalines dans la cuvette ouest (carotte TD1), milieu proche, dans sa structure, du lac Poopó actuel;
- des eaux toujours oligohalines dans la fosse de Chua (carotte TB2), conséquence directe d'une alimentation exclusive par les rivières descendant de la Cordillère orientale aux eaux très peu minéralisées (BOULANGÉ et AQUIZE JAEN, 1981; CARMOUZE et al., 1981);

— des eaux à dominante oligohaline dans le lac Chucuito (carotte TJ) avec épisodiquement et certainement localement des augmentations de la teneur en sels dissous.

La comparaison fine de ces résultats (implications paléohydrologiques et paléoclimatiques; chronologie des événements) fera l'objet d'une discussion dans un article à venir.

CONCLUSIONS

Les méthodes classiques d'analyse des associations d'ostracodes avaient abouti dans un premier temps

à un modèle de répartition actuel de ces organismes dans l'espace puis dans un second temps à un schéma évolutif semi quantitatif des variations du niveau du lac Titicaca durant l'Holocène (MOURGUIART, 1987). La méthode quantitative préconisée dans cet article a permis de vérifier le bien-fondé de l'hypothèse de travail précédemment émise, à savoir: le facteur « hauteur d'eau » permet de comprendre en grande partie la répartition spatiale des faunes. Ce point acquis, la fonction de transfert actuels-fossiles permet de quantifier les fluctuations d'un plan d'eau avec une précision jusqu'alors jamais atteinte.

BIBLIOGRAPHIE

- BOULANGE (B.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. — Morphologie, hydrographie et climatologie du lac Titicaca et de son bassin versant. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14 (4) : 269-287.
- BOULANGE (B.), VARGAS (C.), RODRIGO (L.A.), 1981. — La sédimentation actuelle dans le lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14 (4) : 299-309.
- CARMOUZE (J.P.), ARCE (C.), QUINTANILLA (J.), 1978. — Circulación de materia (agua-sales disueltas) através del sistema fluvio-lacustre del Altiplano: la regulación hídrica e hidroquímica de los lagos Titicaca y Poopó. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, vol. X, n° 1 : 49-68.
- CARMOUZE (J.P.), ARCE (C.), QUINTANILLA (J.), 1981. — Régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14 (4) : 329-348.
- COLLOT (D.), KORIYAMA (F.), GARCIA (E.), 1983. — Répartition, biomasse et production des macrophytes du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 16 (3) : 241-262.
- IMBRIE (J.), KIPP (N.G.), 1971. — A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology: application to a late Pleistocene Caribbean core. *In*: K. Turekian (Ed.), Late Caenozoic Glacial Ages. Yale Univ. Press, New Haven, Conn: 71-181.
- MARTIN (L.), TURCO (B.), ABSY (M.L.), LEDRU (M.P.), MOURGUIART (Ph.), SIFEDDINE (A.), 1991. — Some different records of El Niño-like conditions in different south american regions during the last 6500 years. *INQUA*, Beijing, 2-9 August 1991.
- MOURGUIART (Ph.), 1987. — Les Ostracodes lacustres de l'Altiplano bolivien. Le polymorphisme, son intérêt dans les reconstitutions paléohydrologiques et paléoclimatiques de l'Holocène. Thèse 3^e cycle, Bordeaux, 2191, 300 p.
- MOURGUIART (Ph.), 1991. — Une solution aux problèmes des reconstitutions paléohydrologiques: les fonctions de transfert intégrant les faunes d'ostracodes. Application aux environnements holocènes du lac Titicaca. Thèse, Bordeaux (en prép.).
- MOURGUIART (Ph.), CARBONEL (P.), PEYPOUQUET (J.-P.), WIRRMANN (D.), VARGAS (C.), 1986. — Late quaternary paleohydrology of Lake Huiñaymarca (Bolivia): scenarios based on ostracods fauna. *Hydrobiologia*, 143: 191-197.
- ROUX (M.), 1985. — Algorithmes de classification. Méthodes + Programmes. Masson, Paris : 151.
- ROUX (M.), SERVANT-VILDARY (S.), 1984. — Comparaisons statistiques de peuplement de diatomées fossiles et actuelles provenant des montagnes de Bolivie. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, vol. XIV, n° 1 : 3-13.
- ROUX (M.), SERVANT-VILDARY (S.), SERVANT (M.), 1991. — Inferred ionic composition and salinity of a Bolivian Quaternary lake, as estimated from fossil diatoms in the sediments. *Hydrobiologia*, 210: 3-18.
- SERVANT-VILDARY (S.), 1978. — Les diatomées des sédiments superficiels d'un lac salé, chloruré, sulfaté, sodique de l'Altiplano bolivien, le lac Poopó. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, vol. X, n° 1 : 79-90.
- SERVANT-VILDARY (S.), ROUX (M.), 1990. — Multivariate analysis of diatoms and water chemistry in Bolivian saline lakes. *Hydrobiologia*, 197: 267-290.
- WIRRMANN (D.), DE OLIVEIRA (L.), 1987. — Low holocene level (7700 to 3650 years ago) of lake Titicaca (Bolivia). *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 59: 315-323.
- WIRRMANN (D.), MOURGUIART (Ph.), DE OLIVEIRA (L.), 1988. — Holocene sedimentology and ostracod repartition in lake Titicaca. Paleohydrological interpretation. *In*: Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, J. Rabassa (ed.), vol. 6: 89-127.