

Répartitions, biomasses et productions des macrophytes du Lac Titicaca⁽¹⁾

Daniel COLLOT (2), Fany KORIYAMA et
Emilia GARCIA (3)

RÉSUMÉ

L'étude des macrophytes peuplant les zones peu profondes du Lac Titicaca (Petit Lac et baie de Puno) révèle une succession nette, de la côte vers le large. Elle est fonction de la pente du rivage et de la nature du fond et concerne les groupements: *Lilaeopsis* et *Hydrocotyle* (0-0,2 m), *Myriophyllum* et *Elodea* (0,2-2,5 m), *Schoenoplectus tatora* (2,5-4,5 m), *Characées* (4,5-7,5 m) et *Potamogeton* (7,5-9,5 m).

Pour l'ensemble de la baie de Puno et du Petit Lac réunis, la biomasse de *Chara* spp. (près de 650 000 tonnes de poids sec) et de *Schoenoplectus tatora* (près de 400 000 tonnes de poids sec) représente environ 80 % de la biomasse totale des macrophytes.

Les mesures de productions nettes, estimées à partir de différentes méthodes (oxygène, coupe et *Valiela*), sont supérieures ou égales à celles obtenues pour des milieux aquatiques similaires. Les characées représentent 50 à 60 % de la production totale des macrophytes (estimée à 13 000 tonnes de poids sec par jour, pour l'ensemble de la baie de Puno et du Petit Lac), alors que le groupement *Myriophyllum-Elodea* n'atteint que 30 à 40 %.

MOTS-CLÉS : Amérique du Sud — Lac Titicaca — Macrophytes — Écologie — Biomasses — Production primaire.

SUMMARY

DISTRIBUTIONS, BIOMASSES AND PRODUCTIONS OF MACROPHYTES IN LAKE TITICACA

The study of macrophytes covering the shallow areas of Lake Titicaca (Lesser Lake and Puno bay) reveals a fairly clear sequence from the shore towards the open waters. It is defined according to depth and bottom sediment, and includes different species groupings: *Lilaeopsis* and *Hydrocotyle* (0-0.2 m), *Myriophyllum* and *Elodea* (0.2-2.5 m), *Schoenoplectus tatora* (2.5-5.5 m), *Characeae* (4.5-7.5 m), and *Potamogeton* (7.5-9.5 m).

For both Puno bay and lesser Lake, *Chara* spp. biomass (around 650,000 tonnes of dry wet) and *Schoenoplectus tatora* (around 400,000 tonnes of dry wet) represent roughly 80 % of the total biomass of macrophytes.

Net productions measurement obtained from different methods (oxygen, cutting and *Valiela*), are equivalent or higher than those of similar aquatic environments. *Characeae* contribute for 50 to 60 % to the total macrophyte production (estimated to 13,000 tonnes of dry wet per day for both Puno bay and Small Lake) while the *Myriophyllum-Elodea* grouping represents 30 to 40 %.

KEY WORDS : South America — Lac Titicaca — Macrophytes — Ecology — Biomass — Primary production.

RESUMEN

DISTRIBUCIONES, BIOMASAS Y PRODUCCIONES DE MACROFITAS EN EL LAGO TITICACA

El estudio de la macrofitas que poblan las zonas poco profundas del Lago Titicaca (Lago Menor y bahia de Puno) revela una succion evidente desde la orilla hasta las aguas libres. Ella depende del declive de la orilla y de

(1) Étude réalisée dans le cadre d'une Convention signée entre l'Universidad Mayor de San Andres (Bolivie) et l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer.

(2) 19, Lotissement "Le Perrey", 33740, Ares, France.

(3) Universidad Mayor de San Andres, UMSA, La Paz, Bolivie.

la naturaleza del fondo e interesa los agrupamientos: *Lilaeopsis* e *Hydrocotyle* (0-0,2 m), *Myriophyllum* y *Elodea* (0,2-2,5 m), *Schoenoplectus tatora* (2,5-4,5 m), *Characea* (4,5-7,5 m) y *Potamogeton* (7,5-9,5 m).

Para la bahía de Puno y el Lago Menor, en conjunto, la biomasa de *Chara* spp. (cerca de 650 000 toneladas de peso seco) y de *Schoenoplectus tatora* (cerca de 400 000 toneladas de peso seco) representa, mas o menos, el 80 % de la biomasa total de las macrofitas.

Las medidas de producciones netas, estimadas a partir de diferentes métodos (oxígeno, cortes y Valiela), son superiores o iguales a las obtenidas en otros medios acuáticos similares. Las characeas representan el 50 a 60 % de la producción total de las macrofitas (estimadas a 13 000 toneladas de peso seco por día, para la bahía de Puno y el Lago Menor, en conjunto), cuando el agrupamiento *Myriophyllum-Elodea* no llega al 30 o 40 %.

PALABRAS CLAVES : América del Sur — Lago Titicaca — Macrofitas — Ecología — Biomásas — Producción primaria.

Le rôle de la zone littorale des lacs est souvent négligé dans les études de production primaire. Toutefois, les étangs, marais et lacs peu profonds ont souvent des communautés de macrophytes plus productives par unité de surface que les communautés phytoplanctoniques (WETZEL, 1964; WESTLAKE, 1965). C'est la raison pour laquelle nous avons

abordé l'étude des plantes aquatiques dans les zones peu profondes du lac Titicaca où elles sont abondantes.

Un premier inventaire de la végétation aquatique du lac a été fait par la Percy Sladen Trust Expedition en 1937 (GILSON, 1964). A cette époque, six phanérogames, une mousse et deux charophytes furent

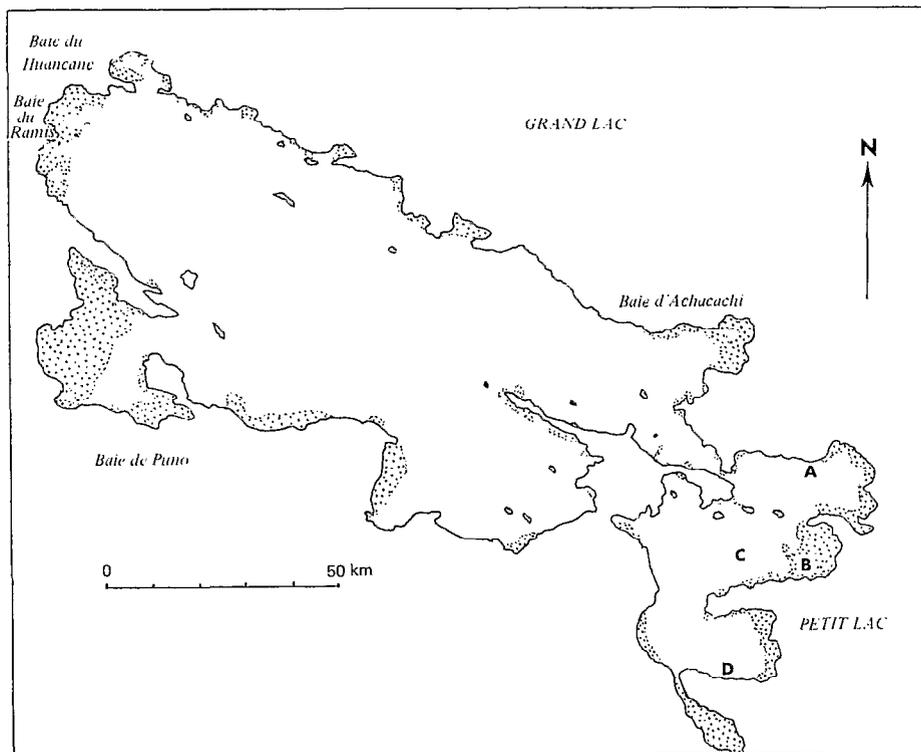


FIG. 1. — Végétation émergée du lac Titicaca (d'après une photographie Landsat) et stations étudiées :

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

reconnus et regroupés en quatre associations. Des espèces nouvelles ont été trouvées et des associations sensiblement différentes ont été observées au cours de l'étude que nous avons menée de 1978 à 1980 sur la répartition, la biomasse et la production des principales espèces dans le Petit Lac et la Baie de Puno dans le Grand Lac.

Les régions riches en végétation émergée sont (fig. 1) :

— dans le Grand Lac, la baie de Puno à l'ouest, la baie d'Achacachi à l'est, la baie du Ramis et du Huancané au nord-ouest et seulement une partie des rives sud (des profondeurs supérieures à 10 à 20 mètres étant en certains endroits rapidement atteintes à partir de la rive, on peut considérer que la limite des plantes émergées marque sensiblement la limite de la végétation) ;

— dans le Petit Lac, le pourtour méridional.

La distribution de la flore est liée à la morphologie de la cuvette lacustre, à la nature des côtes et des fonds et aussi à l'amplitude des variations du niveau d'eau.

La bathymétrie du Petit Lac (BOULANGÉ et AQUIZE, 1982) fait apparaître deux fosses de surface importante : celle de Chua au nord (42 m) et une centrale (20 m). Par ailleurs, une fosse (19 m) de surface très limitée existe au sud de Huatajata. Le reste se caractérise par des fonds plats peu inclinés : les zones de 0 à 10 mètres de profondeur, favorables à la colonisation par les macrophytes occupent 60 % de la surface du Petit Lac (tabl. I).

Dans le Grand Lac, la baie de Puno qui s'étend sur plus de 600 km² (dont 2 km² d'îles), présente deux zones dont les fonds sont inférieurs à 5 m,

TABLEAU I

Surfaces comprises entre différentes courbes isobathes pour le Petit Lac et la baie de Puno

PROFONDEURS (m)	SURFACE (Km ²)		% DE LA SURFACE TOTALE	
	Petit Lac	Baie de Puno	Petit Lac	Baie de Puno
5	461	417	33	69
5-10	336	33	27	6
10-20	380	45	28	7
20-30	110	64	9	11
30-40	38	38	3	6
40	2	5	0,1	1
Total	1.335	602	100	100

l'une au nord-ouest, l'autre au sud-est (BOULANGÉ et AQUIZE, 1982) (tabl. I).

Des côtes rocheuses, abruptes, dont les sédiments constitués de blocs et de cailloux s'opposent à la colonisation végétale, se rencontrent dans la région de Tiquina, dans la partie péruvienne du Petit Lac (partie nord) et à l'entrée de la baie de Puno. Les rives à pentes douces avec des plages sablonneuses ou de galets suivies de sols à sédiments fins, où se rencontrent des conditions plus propices au développement des macrophytes, se trouvent plus particulièrement sur le côté ouest du Petit Lac et dans les fonds des baies, régions où il est alors parfois difficile de distinguer les zones inondées du lac proprement dit.

Les variations interannuelles de la cote du plan d'eau jouent également un rôle important sur l'implantation des macrophytes. En effet, au cours de ce dernier siècle, une amplitude maximale de

5,5 m a été enregistrée. A l'époque de bas niveau, 75 % de la végétation actuelle aurait été exondée.

1. RÉPARTITION DES ESPÈCES

Les cartes de la flore du Petit Lac et de la baie de Puno ont été établies à partir d'observations effectuées sur 50 transversales à peu près uniformément réparties sur l'ensemble des deux milieux. A chaque point d'observation, l'abondance de la végétation et sa composition spécifique ont été estimées dans la mesure du possible *de visu* à l'aide d'un seau à fond transparent, sinon indirectement après prélèvement d'un (ou plusieurs) échantillons à l'aide d'un grappin. En outre, des photos prises par satellite et avion ont permis de préciser les limites de la végétation émergée.

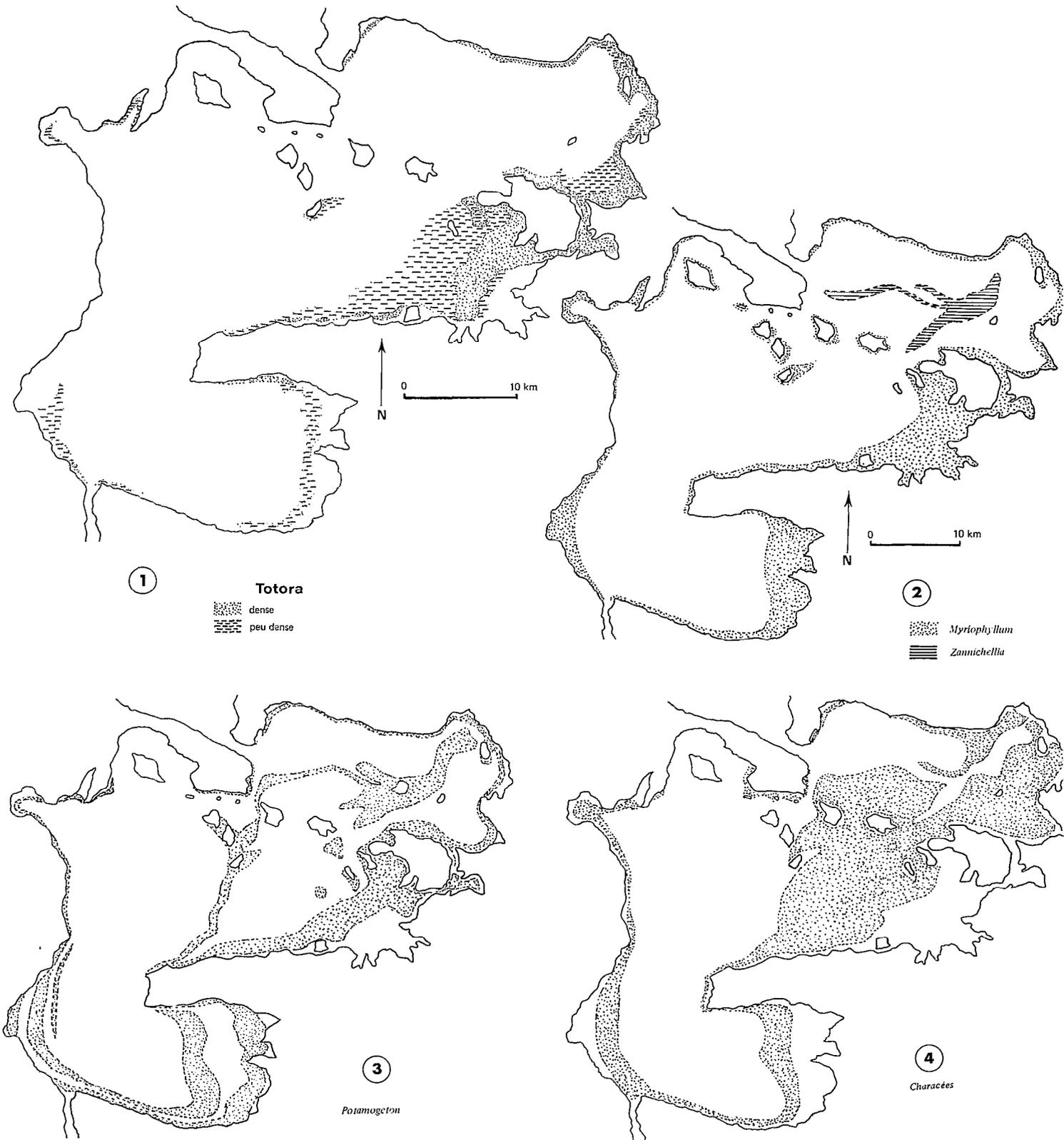


FIG. 2. — Répartition de la végétation dans le Petit Lac : 1. *Schoenoplectus tatora*. 2. *Myriophyllum*, *Zannichellia*. 3. *Potamogeton*. 4. *Characées*

Les principales plantes (1) rencontrées sont les suivantes :

Plantes flottantes.....	<i>Lemma cf gibba</i> <i>Lemma</i> sp. <i>Azolla filiculoides</i> Lam.
Plantes émergées.....	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L.f. <i>Lilaeopsis cf. andina</i> . <i>Schoenoplectus tatora</i> Kunth (Palla). <i>Ranunculus trichophyllum</i> Chaix.
Plantes submergées :	
Boyophytes.....	<i>Sciaromium</i> sp.
Angiospermes.....	<i>Myriophyllum elatinodes</i> Gaudich. <i>Elodea potamogeton</i> (Bert.) Espin. <i>Potamogeton striotus</i> Ruiz et Pavon <i>Ruppia maritima</i> L. <i>Zannichellia palustris</i> L.
Charophytes.....	<i>Nitella clavata</i> Kütz. <i>Chara</i> spp (actuellement étudiés par Guerlesquin 1981).

Les déterminations des Angiospermes ont été confirmées par M^{me} RAYNAL, du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

Les surfaces occupées par les principales espèces sont indiquées dans le tableau II. Dans le Petit Lac, près d'un tiers des fonds est colonisé par les *Chara*. Le genre *Potamogeton*, bien représenté, occupe 23 % des fonds. Dans la baie de Puno, *Potamogeton* couvre près de 50 % des fonds, *Myriophyllum* et *Schoenoplectus*, 38 à 39 %.

Les résultats sont présentés sous forme synthétique par les cartes des figures 2 et 3. Il est possible de distinguer six associations dont l'importance est liée à la bathymétrie et à l'éloignement par rapport à la côte.

Groupement de bordure *Lilaeopsis*+*Hydrocotyle* (0-0,2 mètres)

En zone abritée, à pente faible, sur des sédiments de type sableux ou argileux, se rencontre une petite ombellifère : *Lilaeopsis*. En bordure des zones inondées et à la limite de la prairie, elle ne se distingue des herbes de la pelouse environnante que par les fines cloisons de sa tige car elle ne se rencontre que rarement en fleurs. Nous n'avons d'ailleurs recueilli des échantillons fleuris que dans certaines îles flottantes du Petit Lac. Groupée avec *Lilaeopsis* ou occupant seule de grandes surfaces, une autre ombellifère, *Hydrocotyle* peut coloniser les bordures

TABLEAU II

Surfaces occupées par les principales espèces

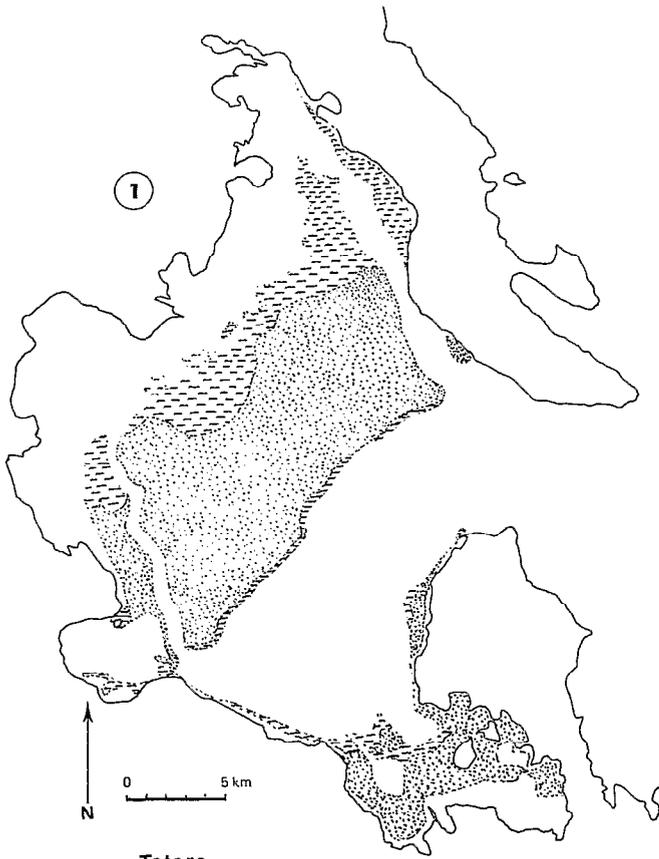
A. Petit Lac			
Espèces	Surfaces (Km ²)	% de la surface en végétation	% de la surface en eau
<i>Elodea</i>	222	29	16
<i>Myriophyllum</i>	222	29	16
<i>Potamogeton</i>	308	41	23
près des côtes	172	23	13
en profondeur	136	18	10
<i>Schoenoplectus</i>	185	24	13
peu abondant	116	15	8
très abondant	69	9	5
<i>Chara</i>	436	58	32
Surface avec végétation	758	-	56
Surface sans végétation	607	-	44
B. Baie de Puno			
Espèces	Surfaces (Km ²)	% de la surface en végétation	% de la surface en eau
<i>Elodea</i>	185	29	31
<i>Myriophyllum</i>	227	48	38
<i>Potamogeton</i>	261	59	47
près des côtes	269	57	46
en profondeur	12	2	1
<i>Schoenoplectus</i>	238	50	39
peu abondant	69	14	11
très abondant	169	38	26
<i>Chara</i>	196	41	33
<i>Nitella</i>	2	0,5	0,3
Surface avec végétation	476	-	79
Surface sans végétation	126	-	21

du lac. Elle est elle-même rarement en fleurs. Elle se rencontre également à l'aplomb de zones plus profondes, ses stolons étant alors accrochés aux algues flottantes en paquet. On peut alors la considérer comme une plante semi-flottante. Cette espèce n'était pas signalée par GILSON (1939). Si la rive devient caillouteuse ou rocheuse, ce groupement disparaît. *Ranunculus* peut être rencontré dans les mêmes zones, mais rarement.

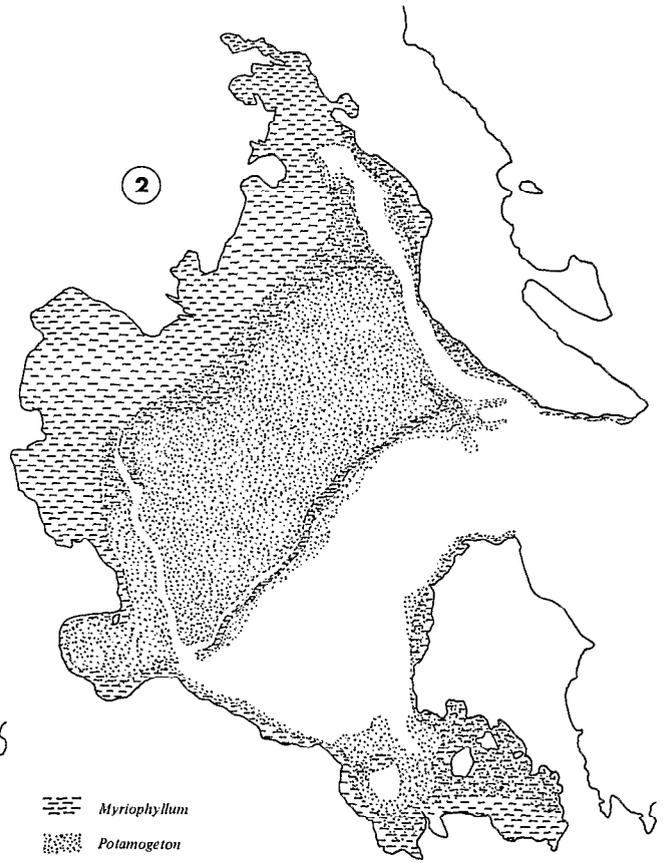
Groupement *Myriophyllum-Elodea* (0,2-2,5 mètres)

Ce groupement se développe particulièrement bien dans les zones abritées par les *Schoenoplectus*. Dans la baie de Puno, *Myriophyllum* (Haloragaceae) occupe des surfaces importantes, des rives jusqu'à la limite des totoras (très abondantes dans la zone nord-ouest),

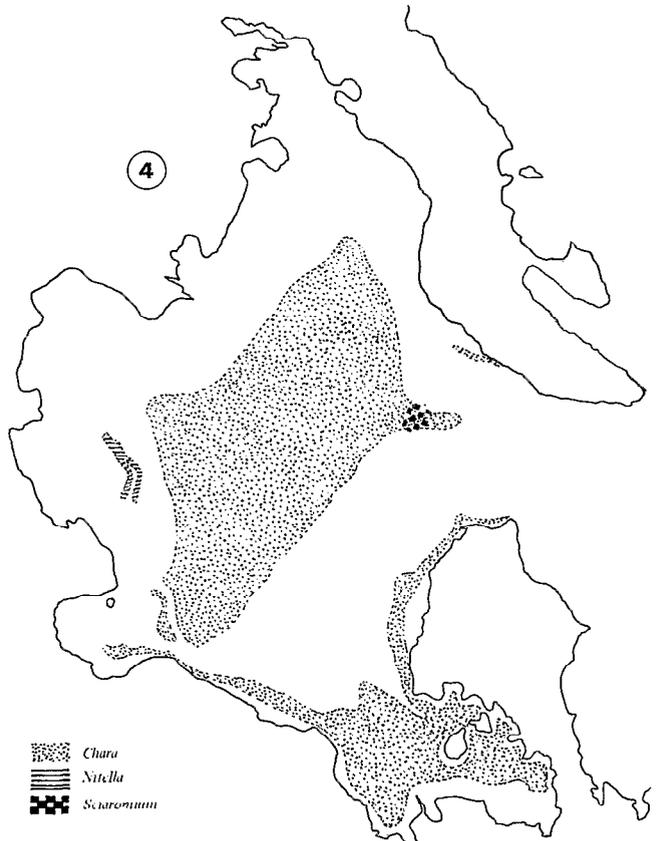
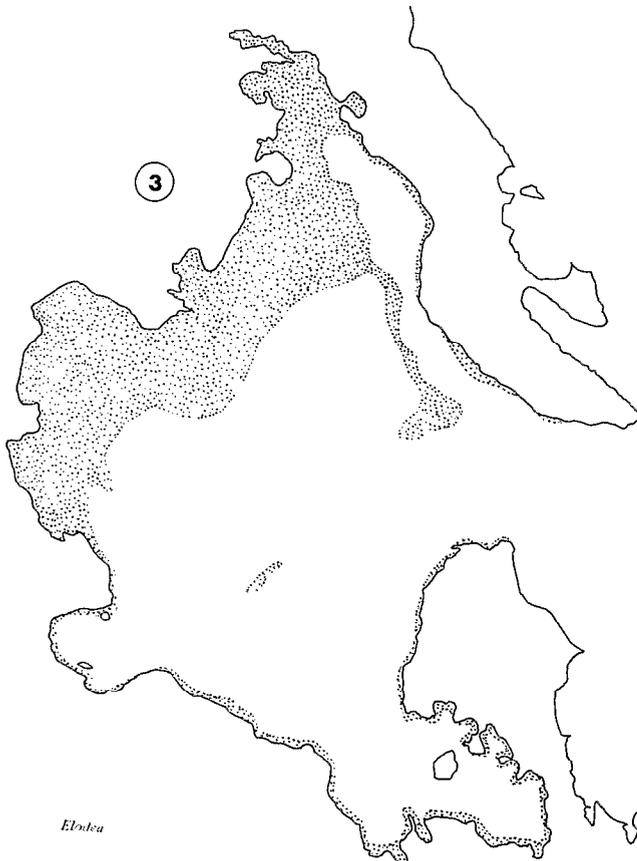
(1) Ce travail n'ayant pas de prétentions botaniques, les plantes ne sont citées que dans la mesure où elles participent aux mesures de biomasses et de productions. La liste présentée n'est pas exhaustive et ne concerne que les espèces quantitativement importantes.



Tatora
 dense
 peu dense



Myriophyllum
 Potamogeton



Chara
 Nitella
 Sciracommum

ainsi qu'à la limite sud de cette zone (mais son développement est beaucoup moins important) et dans la baie de Chucuito. Dans le Petit Lac, c'est également entre les totoras et les rives que se développe *Myriophyllum* et quelquefois entre les totoras (par exemple, dans la baie de Huarina). Dans ce dernier cas, la plante est plus petite, peu vigoureuse et non fleurie ; la profondeur idéale pour une croissance maximum semble se situer entre 1 et 2 mètres. Dans ces conditions, les plantes étalent feuilles et fleurs en surface rendant la navigation pratiquement impossible. Les zones à myriophylles prennent un aspect de prairie qui s'étend jusqu'aux rives et dans les zones inondées. Dans ces lieux peu profonds, fraîchement colonisés, la plante est alors plus petite et n'a pas de fleurs. Le myriophylle occupe toutes les profondeurs entre 0,05 et 2,50 mètres, fleurissant en surface.

Sous *Myriophyllum* on trouve *Elodea*. Seul représentant bolivien de la famille des Hydrocharitaceae, elle occupe sensiblement les mêmes zones que *Myriophyllum* dans le Petit Lac et la baie de Puno bien que sa répartition soit plus restreinte dans la baie de Chucuito. Alors que *Myriophyllum* occupe la partie superficielle, *Elodea* colonise le fond et seules les fleurs atteignent la surface au bout d'un long filament très fragile. Ce mode de floraison en surface explique la répartition de cette plante qui est limitée aux profondeurs inférieures à 2,5 mètres.

En plus de ces deux espèces, il est fréquent de rencontrer quatre autres plantes : *Potamogeton*, *Zanichellia*, *Ruppia* et *Sciaromium*. *Potamogeton* existe en abondance dans le groupement *Myriophyllum-Elodea*. Plutôt en touffes dispersées, il présente des fleurs lorsque la profondeur n'excède pas 1,5 mètre. Sous ce niveau, la reproduction est uniquement végétative. *Zanichellia* et *Ruppia* peuvent se rencontrer également, mêlés à *Potamogeton* ou en touffes isolées. Il faut signaler qu'à l'état jeune ces trois plantes sont très semblables et leur détermination sur le terrain est quasi impossible. Aussi est-il probable que sur les cartes de répartition de *Potamogeton*, l'aire hachurée proche des côtes indique également la répartition de *Ruppia* et de *Zanichellia* en bordure. Enfin, mélangée en faible quantité à toutes ces espèces, une mousse du genre *Sciaromium* apparaît parfois. La station la plus

abondante de *Sciaromium* figure sur la carte de répartition des Characeae de la baie de Puno (fig. 34).

Groupement à *Schoenoplectus tatora* (1) (2,5-4,5 mètres)

Schoenoplectus tatora (anciennement *Scirpus tatora*) communément appelé « totora », tient une place importante dans l'économie de la région. Exploitée par les riverains qui l'utilisent pour construire des bateaux, des nattes et même des maisons (comme les Urus dans la baie de Puno), cette Cyperacée occupe la moitié de la surface couverte par les macrophytes dans la baie de Puno et près de 30 % de celle du Petit Lac. La limite extrême de profondeur pour la totora est de 5,5 mètres mais, elle n'est très abondante qu'en deçà de 3 mètres. La plante atteint couramment 4 mètres de hauteur ; des exemplaires de 6 mètres et plus ont été découverts. Elle est particulièrement abondante dans la partie nord-est de la baie de Puno et la limite SO-NE est quasiment infranchissable. En fait, la zone à forte abondance ne couvre pas la totalité de la surface. Une fois franchie la barrière par de petits canaux, on débouche dans de grandes zones libres. Ce labyrinthe de canaux et de petits lacs internes pourrait être le résultat d'une exploitation intensive de cette plante. Dans le Petit Lac, les totoraies sont particulièrement bien développées dans la partie est où elles sont d'autant plus denses que l'on s'éloigne des côtes. Il faut en outre remarquer que dans la mesure où elles constituent une ressource pour les pêcheurs et agriculteurs locaux, elles sont entretenues, exploitées et plantées.

Suivant la densité des totoras, deux types de groupement ont été mis en évidence. Si elles sont denses (plus de 50 tiges par mètre carré), la plante accompagnatrice est généralement *Potamogeton*. Le port allongé à feuilles filiformes de cette plante permet son développement même si les tiges de totoras sont relativement serrées. Ce n'est pas le cas de *Myriophyllum*, qui occupe par pied un volume beaucoup plus important. Quelques pieds d'*Elodea* et quelques touffes de *Sciaromium* peuvent également se développer, mais de manière réduite. Si elles sont moins abondantes, les Characeae poussent alors à leurs pieds. Il arrive que lorsque la totora est intensivement coupée, les Chara s'implantent et sa repousse devient très faible, voire nulle. Ainsi, dans la baie de

(1) Il est important de mentionner que *Schoenoplectus tatora* développe des organes assimilateurs à la fois dans l'eau (utilisation des sels nutritifs dissous) et dans l'air (utilisation du CO₂ atmosphérique). Par ailleurs, la plante pompe activement Si O₂, et peut faire chuter légèrement le pH à son voisinage.

FIG. 3. — Répartition de la végétation dans la baie de Puno : 1. *Schoenoplectus tatora*. 2. *Potamogeton*, *Myriophyllum*. 3. *Elodea*. 4. *Chara*, *Sciaromium*, *Nitella*

Puno, les zones ayant été très exploitées sont maintenant colonisées par des *Chara*. Comme nous le verrons plus loin, les *Chara* sont presque toujours seuls à occuper une surface, même si la profondeur est propice au développement d'autres espèces. Il semble donc que le développement massif de *Chara* supprime toute possibilité d'implantation pour une autre espèce.

Groupement de plantes flottantes communes aux trois groupements précédents

Deux genres de plantes flottantes sont représentées dans le lac Titicaca : *Lemna* et *Azolla*. Elles se rencontrent en bordure des rives, dans les zones bien abritées et tout particulièrement dans le port de Puno. On les rencontre également dans les totoraies très denses. Dans les conditions idéales de protection, elles peuvent constituer une couche stratifiée de 0,5 à 1 centimètre d'épaisseur. Plus généralement, les espèces se disposent en une seule épaisseur et sont parfois mélangées, parfois séparées. GILSON (1939) signale que le Titicaca et les lacs andins en général sont caractérisés par l'absence de plantes flottantes. Il semble donc que ces deux genres soient nouveaux pour la région, tout comme *Hydrocotyle*.

Groupement à Characeae (4,50-7,50 mètres)

A partir de la limite interne des totoras, voire de la côte même lorsque les totoras sont peu denses ou absentes, ou de la limite externe des totoras, les *Chara* peuvent être observés jusqu'à plus de 15 mètres de profondeur. Cependant, c'est plus généralement par 4,5 à 7,5 mètres qu'ils se rencontrent et occupent seuls d'immenses surfaces. Dans la baie de Puno, ils occupent les vides laissés par la totora. En dehors des zones à Cyperaceae, leur extension est réduite car la bathymétrie est peu favorable à leur implantation ; mais dans le Petit Lac, ils couvrent 436 kilomètres carrés, soit plus de 60 % de la surface occupée par la végétation. Une transversale choisie entre l'île de Cojata et la pointe de Taraco permet de parcourir plus de 40 kilomètres sur un fond de *Chara*. Les trois *Chara* sont soit en mélange, soit isolés. De plus, les fluctuations des critères de détermination des Characeae rend toute reconnaissance hasardeuse sur le terrain. Un autre Characeae du genre *Nitella* n'a été trouvé que dans la baie de Puno, dans la partie la moins profonde du second canal. Les Characeae constituent donc le groupement le plus abondant du Titicaca.

Groupement à Potamogeton profond (7,5-9,5 mètres)

Que ce soit dans la baie de Puno ou dans le Petit Lac, nous avons rencontré, en moyenne entre 7,5 et 9,5 mètres, la même espèce de *Potamogeton* qu'auprès des rives. Cette espèce est parfois associée à *Zannichellia* comme dans la partie nord du Petit Lac.

Potamogeton n'est jamais fleuri et se reproduit végétativement à cette profondeur ; les échantillons sont vigoureux. *Zannichellia*, également en parfait état se rencontre fleuri et fructifié, la pollinisation se produisant dans l'eau.

La présence de *Potamogeton* à une telle profondeur peut s'expliquer de deux manières. Tout d'abord, l'étude des variations du niveau du lac montre que, de 1942 à 1946, le niveau des eaux était en moyenne 5 mètres plus bas qu'actuellement. Donc, à cette époque, la bande actuelle entre 7,5 et 9,5 mètres se situait alors entre 2,5 et 4,0 mètres, profondeurs auxquelles se rencontrent actuellement le potamot dans les totoraies. Nous savons, par les travaux du botaniste de l'expédition GILSON, qu'en 1937 le potamot se trouvait à cette profondeur. La bande de 7,5 à 9,0 mètres que nous trouvons à l'heure actuelle pourrait donc être la trace du niveau supérieur de cette époque.

La seconde hypothèse est apparue à la suite de mesures de lumière incidente à diverses profondeurs : on constate qu'à 2,5 mètres, dans les *Potamogeton* au milieu des totoras, la lumière incidente représente 3,3 % de l'irradiance. Cette faible valeur résulte de l'abondance des sédiments remis en suspension par l'action des vagues. A 7 mètres, dans les potamots en profondeur, la valeur est de 3 % car, bien que la profondeur ait augmenté, le sédiment est stabilisé et la lumière reçue par la plante est à peu près la même. Dans ce cas, il est donc possible que les graines ou les fragments de potamot qui viennent des côtes par flottation trouvent, lorsqu'ils tombent, des conditions lumineuses propices à leur développement. Les graines qui tombent avant sont étouffées par les *Chara*, celles qui tombent après ne trouvent plus les conditions minimales nécessaires à la germination ou à l'enracinement. Comme nous le verrons plus loin, les productions nettes des plantes à 2,5 et 7 mètres sont identiques, ce qui confirme bien que, pour les plantes, les conditions sont les mêmes (notamment les teneurs en CO₂ égales aux deux niveaux, en raison du brassage permanent des eaux du Petit Lac).

Synthèse de la répartition observée (fig. 4)

En résumé, et d'un point de vue synthétique, une transversale de la côte vers le large permet d'observer les successions suivantes : si les rives sont en pente douce (type « fin de prairie »), elles sont colonisées par *Lilaeopsis* ou *Hydrocotyle*. Si la zone est particulièrement bien abritée, on rencontrera également *Lemna* et *Azolla*. Si les rives sont rocheuses et plus abruptes, on rencontrera directement le groupement *Myriophyllum-Elodea*. D'une manière générale, ce groupement est caractéristique des rives jusqu'à la limite de *Schoenoplectus* qui se situe vers 2,5 mètres de profondeur, avec *Potamogeton*, *Ruppia*, *Zannichellia*, *Sciaromium* comme plantes accompagnatrices.

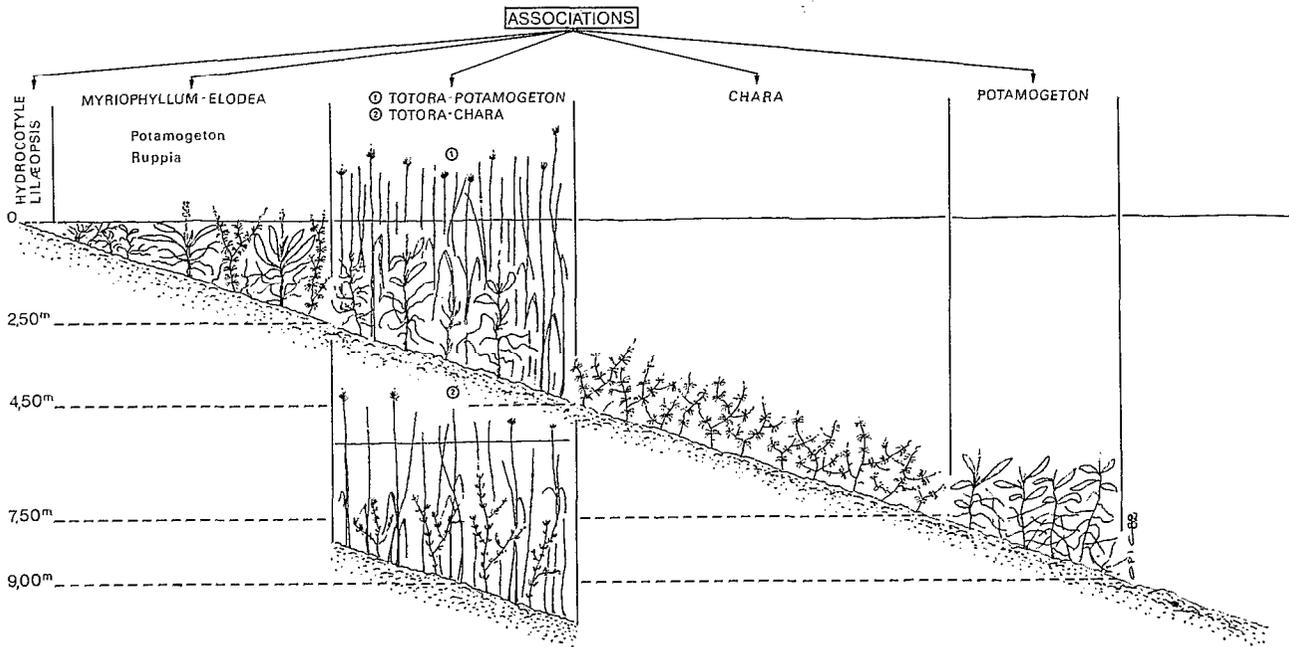


FIG. 4. — Schéma des différentes associations de végétation supérieure du lac Titicaca

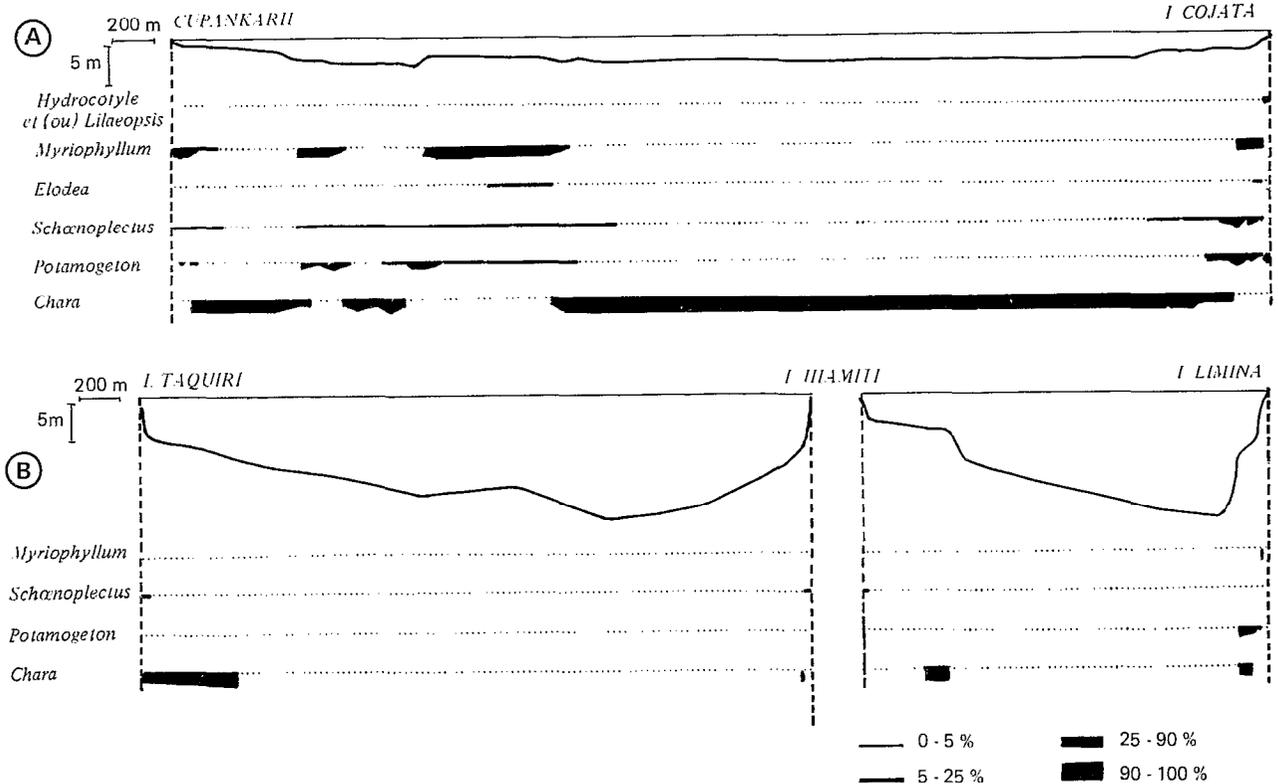


FIG. 5. — Profils obtenus à partir de 2 transects effectués sur le Petit Lac : A. Schéma général. B. Cas de côtes abruptes

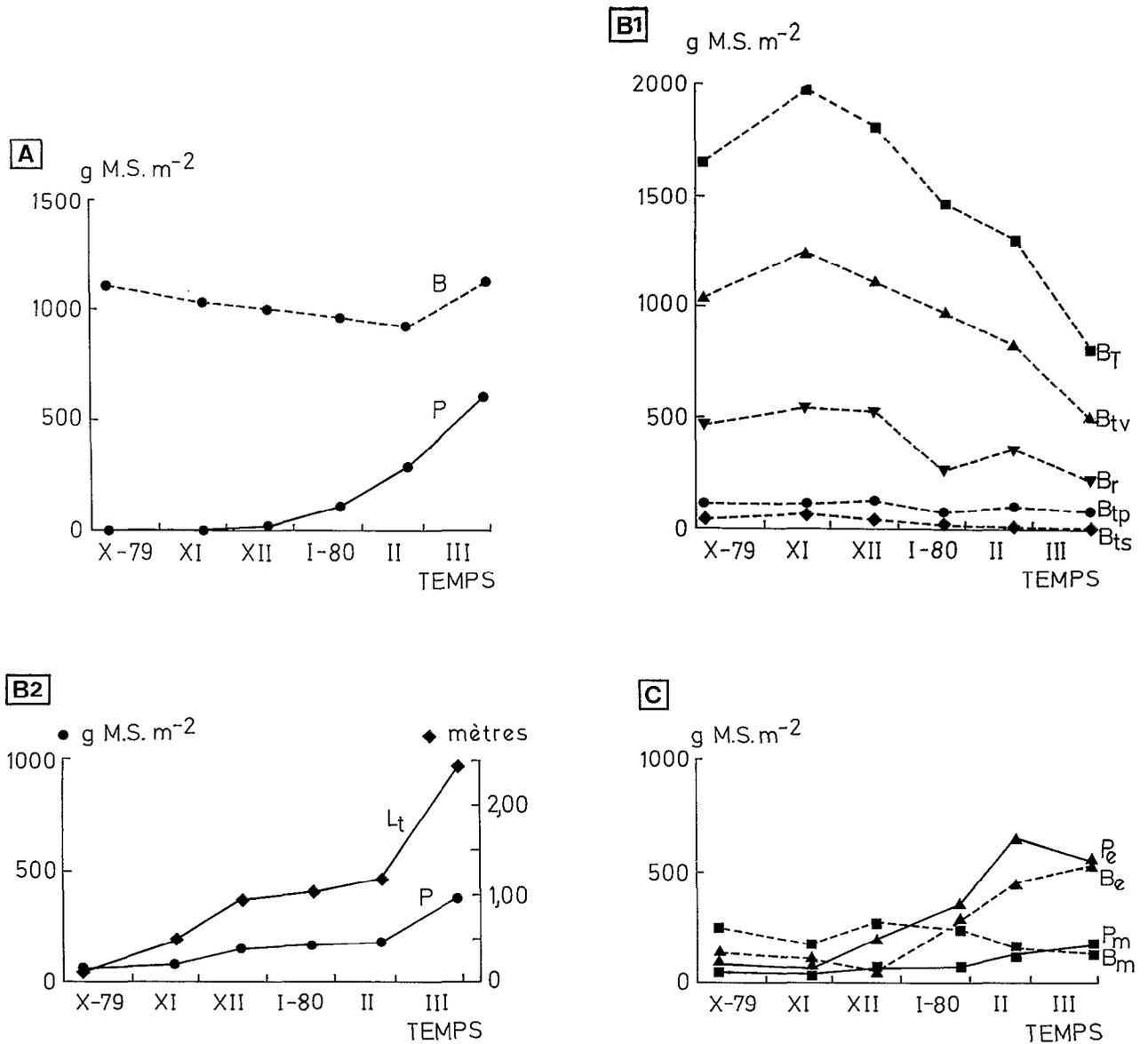


FIG. 6. — Variations de la biomasse et production des trois principales associations, d'octobre 1979 à mars 1980

- A) *Chara* : en pointillé, biomasse (B), en trait plein, production de repousse (P) en grammes de matières sèches par mètre carré.
- B1) Variation de la biomasse de *Schoenoplectus* en grammes de matières sèches par mètre carré (ramenée à 165 tiges par mètre carré), avec B_T : biomasse totale, B_{tV} : biomasse des tiges vertes, B_r : biomasse des racines, B_{tp} : biomasse des tiges pourries, B_{ts} : biomasse des tiges sèches.
- B2) Production (P), de repousse de *Schoenoplectus* en grammes de matières sèches par mètre carré (points noirs) ramenée à 165 tiges par mètre carré. Les losanges noirs indiquent l'augmentation moyenne de la longueur des tiges (L_t).
- C) Biomasse (en trait pointillé) et production de repousse (en trait plein) de *Myriophyllum* (carrés noirs, respectivement B_m et P_m) et d'*Elodea* (triangles noirs, respectivement B_e et P_e), en grammes de matières sèches par mètre carré. Les valeurs pour *Myriophyllum* sont ramenées à 50 tiges feuillées par mètre carré

TABLEAU III

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

A. *Chara*

Date	08.10.79	20.11.79	18.12.79	21.01.80	21.02.80	28.03.80	$\bar{x} \pm Is (0,05)$
g M.F. m ⁻²	6 034	7 756	7 204	7 236	6 905	6 658	7 090 \pm 410
g M.S. m ⁻²	1 112	1 034	1 011	956	931	1 132	1 031 \pm 63
% d'eau	64	87	86	87	87	83	86 \pm 2

B. *Schoenoplectus*

Date	03.10.79	18.11.79	20.12.79	21.01.80	21.03.80	28.03.80	$\bar{x} \pm Is (0,05)$	
g M.F. m ⁻²	12 878	20 667	18 306	12 822	10 152	11 546	14 395 \pm 4343	
g M.S. m ⁻²	1 258	2 369	2 091	1 564	1 076	791	1 522 \pm 636	
% d'eau	90	89	88	88	90	93	90 \pm 2	
nombre de tiges	124	194	196	170	142	164	165 \pm 23	
Tiges vertes	% M.F.	60,1	60,4	59,4	66,4	63,0	60,5	61,6 \pm 2,7
	% M.S.	62,8	63,2	61,5	66,6	63,4	61,8	63,2 \pm 1,9
	% d'eau	90	88	88	86	89	89	89 \pm 2
Tiges sèches	% M.F.	0,4	1,1	0,7	0,3	0,1	0,1	0,5 \pm 0,4
	% M.S.	2,2	3,3	2,2	1,5	0,7	0,4	1,7 \pm 1,2
	% d'eau	42	66	64	35	36	68	52 \pm 17
Tiges et feuilles pourries	% M.F.	17,0	13,6	15,3	13,3	14,1	16,0	15,0 \pm 1,6
	% M.S.	6,8	9,8	7,2	5,2	8,3	10,5	7,3 \pm 2,0
	% d'eau	96	95	95	95	94	96	95 \pm 1
Basines et rhizomes	% M.F.	22,5	24,9	24,0	20,0	22,8	23,4	22,9 \pm 1,8
	% M.S.	26	27,7	29,1	26,7	27,3	27,3	27,3 \pm 0,8
	% d'eau	88	87	86	84	87	92	87 \pm 3

C. Groupement *Elodea-Myriophyllum*

Date	10.10.79	21.11.79	20.12.79	23.01.80	21.02.80	28.03.80	$\bar{x} \pm Is (0,05)$
g M.F. m ⁻²	3122	2 744	3 123	6 915	7 574	8 602	5363 \pm 2783
g M.S. m ⁻²	360	329	368	415	606	622	470 \pm 134
% d'eau	88	86	88	93	92	93	90 \pm 3
<i>Elodea</i>	% M.F.	47,0	39,9	23,3	63,7	76,8	86,6
	% M.S.	36,3	33,0	17,0	55,6	73,5	85,8
	% d'eau	91	90	91	94	92	93
<i>Myriophyllum</i>	Nombre de tiges	46	62	64	46	52	32
	% M.F.	50,6	59,3	75,8	34,9	22,9	11,3
	% M.S.	63,7	66,3	82,2	42,6	26,1	14,1
	% d'eau	85	87	87	91	91	91
Fleurs de <i>Myriophyllum</i>	% M.F.	0,0	0,8	0,9	1,4	0,3	0,1
	% M.S.	0,0	0,7	0,8	1,8	0,4	0,1
	% d'eau	-	90	89	91	93	92

D. *Azolla*, *Ruppia*, *Potamogeton*

Espèce	<i>Azolla</i>	<i>Ruppia</i>	<i>Potamogeton</i>
Date	17.10.79	21.11.79	28.03.80
g M.F. m ⁻²	1140	9733	3340
g M.S. m ⁻²	56	1072	267
% d'eau	95	89	92

A la limite interne de *Schoenoplectus* et suivant son abondance, se développe *Potamogeton* (*Schoenoplectus* très abondant) ou *Chara* (*Schoenoplectus* peu abondant). A la limite externe de *Schoenoplectus*, *Chara* colonise les fonds jusqu'à environ 7,5 mètres, puis, si la pente est douce, on rencontre à nouveau *Potamogeton* parfois groupé avec *Zannichellia* jusqu'à 9 mètres. On ne trouve ensuite plus de végétation au-delà de cette profondeur.

Cette zonation schématique est illustrée par deux transversales représentatives du Petit Lac (fig. 5). Deux cas sont envisagés : celui d'une zone peu profonde où la végétation occupe entièrement les fonds selon une succession qui correspond assez bien au schéma général (fig. 5 a) et celui d'une côte abrupte (fig. 5 b) où l'importance de chaque groupement est modifiée, les successions de la végétation conservant sensiblement le même schéma.

2. BIOMASSES

Pour évaluer la biomasse, nous avons procédé à des récoltes en scaphandre autonome sur une surface connue (0,5 m²) à proximité de Huatajata (fig. 1), une fois par mois d'octobre 1979 à mars 1980 dans chacune des trois zones représentatives du Lac Titicaca : groupement à *Myriophyllum-Elodea*, à *Schoenoplectus* et à *Chara*. L'usage du scaphandre autonome permet d'adapter les méthodes d'écologie terrestre au milieu aquatique, les méthodes d'estimation à partir d'un bateau étant très limitées (WOOD, 1963 ; FAGER *et al.*, 1966 ; WOOD et HARGRAVES, 1969 ; SHELDON et BOYLEN, 1978).

Le ramassage consiste à prendre toutes les plantes dont les racines sont à l'intérieur d'un quadrat et non toutes les plantes dans la projection verticale d'un quadrat. Pour les totoras, il est particulièrement important de prélever le système racinaire qui peut représenter le quart de la biomasse totale. Les plantes prélevées sont lavées et égouttées sur un séchoir. Le poids de matières fraîches (M.F.) est déterminé. Des sous-échantillons placés à l'étuve (105 °C) jusqu'à poids constant (au moins 24 heures), puis 3 heures au four (550 °C), permettent de connaître respectivement le poids de matières sèches (M.S.) et le poids de cendres (C.). De ces deux dernières valeurs se déduit le poids de matières organiques (M.O.) :

$$\begin{aligned} \text{M.F.} &= \text{M.S.} + \text{Eau} \\ \text{M.O.} &= \text{M.S.} - \text{C} \end{aligned}$$

Les résultats sont consignés dans le tableau III et illustrés par la figure 6.

Chara

Les *Chara* ont fait l'objet de mesures globales, sans distinction d'espèces. Au cours de la période d'étude, le poids de matières sèches (M.S.) de *Chara* par unité de surface (fig. 6 A) peut être considéré relativement constant et les variations observées plutôt dues aux aléas de l'échantillonnage. Aussi la valeur moyenne de 1031 ± 83 grammes M.S. par mètre carré doit être retenue. Avec 36,36 % de M.O. (tabl. IV), les *Chara* présentent une forte proportion de cendres due à l'abondance des composés calciques. Étant donné que la surface occupée par les Characées est de l'ordre de 436 km² dans le Petit Lac et de 196 km² dans la baie de Puno, on peut déduire de

TABLEAU IV

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

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

façon approximative que les biomasses dans chacun de ces deux milieux sont respectivement de 450 000 et 202 000 tonnes M.S. (tabl. V).

Schoenoplectus

La biomasse de totoras (fig. 6 B1) semble accuser une baisse au cours de la période étudiée. En fait, ce sont principalement les variations de la biomasse de tiges vertes qui sont responsables de cette diminution. Il faut tenir compte des coupes effectuées par les paysans principalement durant les trois premiers mois de l'année. A cet égard, la zone étudiée n'a pas été épargnée. Bien qu'une diminution estivale ne soit pas à exclure, elle est peu probable, car, l'observation au cours de deux années montre qu'en permanence les totorales sont fleuries, signe d'une stabilité physiologique des communautés.

A la station étudiée, nous obtenons une valeur moyenne de 1 522 ± 636 grammes M.S. par mètre carré avec 165 ± 29 tiges, valeurs représentatives des zones à totoras denses. Pour les zones à totoras peu denses, un nombre de tiges de 25 ± 20 tiges par

mètre carré permet d'arriver à une biomasse moyenne de 230 ± 96 grammes M.S. par mètre carré.

Les biomasses calculées de la même façon que pour les Characées sont environ de 131 700 tonnes dans le Petit Lac et de 275 900 tonnes M.S. dans la baie de Puno (tabl. V).

TABLEAU V

Évaluation en tonnes de matières sèches des biomasses de plantes dans le Petit Lac et la baie de Puno

Plantes	Petit Lac	Baie de Puno
<i>Chara</i>	450 000	202 000
<i>Schoenoplectus</i>		
zone très dense	105 000	260 000
zone peu dense	26 700	15 900
Total	131 700	275 900
<i>Myriophyllum</i>	52 200	53 300
<i>Elodea</i>	52 200	43 300
Association	104 400	96 800
<i>Potamogeton</i>		
0,00 - 2,50	4 600	7 300
7,50 - 9,00 m	36 300	3 200
Total	40 900	10 500
Total	727 000	585 200

Groupement *Myriophyllum-Elodea*

Comme dans le cas des *Chara*, les variations de la biomasse observées (fig. 6 C) sont dues aux fluctuations de l'échantillonnage. D'un bout de l'année à l'autre, ces plantes peuvent être trouvées en fleurs et il est fort probable que la biomasse reste inchangée. Une biomasse moyenne de l'association peut être retenue : 470 ± 134 grammes M.S. par mètre carré, également répartie entre *Elodea* et *Myriophyllum*. La biomasse totale de *Myriophyllum* est de 52 200 tonnes M.S. dans le Petit Lac et 53 300 tonnes M.S. dans la baie de Puno ; celle d'*Elodea* est de 52 200 tonnes M.S. dans le Petit Lac et 43 300 tonnes M.S. dans la baie de Puno (tabl. V).

Potamogeton, *Azolla* et *Ruppia*

Ces plantes étant généralement dispersées dans différents types de groupements, les biomasses au mètre carré sont très variables.

La biomasse de *Potamogeton* lorsque ceux-ci sont en association, a une valeur qui varie autour de 27 grammes M.S. par mètre carré. En dehors de toute association, dans certaines zones plus profondes

du Petit Lac, la densité observée est au moins dix fois plus forte, soit en moyenne 267 grammes M.S. par mètre carré. La biomasse totale, compte tenu de ces différences de densité et de surface colonisée est de 40 900 tonnes M.S. dans le Petit Lac et de 10 500 tonnes M.S. dans la baie de Puno (tabl. V).

A titre indicatif sont fournies les biomasses d'*Azolla* — 56 grammes M.S. par mètre carré — et de *Ruppia* — 267 grammes M.S. par mètre carré — lorsqu'ils colonisent seuls une surface ; ce sont donc pour ces espèces les valeurs maximales de biomasse.

Bilan

La comparaison des biomasses globales dans le Petit Lac et la baie de Puno montre que les *Chara* constituent une part importante de la biomasse totale : 62 % dans le Petit Lac, 35 % dans la baie de Puno. La biomasse de *Schoenoplectus* est plus importante dans la baie de Puno : 47 % contre 18 % dans le Petit Lac. Ces deux groupements représentent dans les deux cas plus de 80 % de la biomasse totale. La morphologie du fond est responsable des différences observées, les fonds propices à l'implantation des *Chara* (entre 4,5 et 7,5 mètres) occupant une surface plus réduite dans la baie de Puno. Le groupement *Myriophyllum-Elodea* se place dans ces deux milieux en troisième position avec des biomasses individuelles sensiblement égales.

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

3. PRODUCTION

Les estimations de production ont été faites à partir de :

— la méthode classique à l'oxygène en chambre claire et obscure adaptée au milieu d'étude (COLLOT, 1980) ;

— la méthode des coupes qui consiste à peser à intervalles de temps connus la végétation prélevée sur une surface déterminée.

3.1. Résultats à partir de la méthode à l'oxygène.

Des incubations de plantes les plus caractéristiques ont été effectuées *in situ* dans les trois principales régions du Petit Lac. Elles ne concernent que les parties apicales de ces plantes, ce qui entraîne, comme nous allons le voir, une surestimation des résultats.

Les productions nettes, par espèce, exprimées en milligrammes d'oxygène par gramme de matières

TABLEAU VI

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

Plantes	Lieu	Prof. (m)	L.I. cal cm ⁻² h ⁻¹	Prod. brute mg ⁰² gM.S. ⁻¹ h ⁻¹	Prod. nette mg ⁰² g M.S. ⁻¹ h ⁻¹	Respiration mg O gM.S. ⁻¹ h ⁻¹
<i>Elodea</i>	Huatajata	0,3	4,10	8,54 ± 1,24	7,67 ± 0,93	0,87 ± 0,31
	Huacullani	0,3	1,31	8,44 ± 0,97	6,93 ± 0,59	1,51 ± 0,38
	Guaqui	0,3	4,08	10,40 ± 3,45	8,30 ± 2,96	2,10 ± 0,49
<i>Ruppia</i>	Huatajata	0,3	4,92	3,75 ± 1,52	2,37 ± 0,73	1,38 ± 0,79
<i>Myriophyllum</i>	Huatajata	0,4	3,14	4,33 ± 1,94	3,46 ± 1,11	0,87 ± 0,83
	Huacullani	0,4	1,32	3,73 ± 1,19	3,38 ± 1,11	0,35 ± 0,08
<i>Potamogeton</i>	Huatajata	2,5	0,54	3,10 ± 0,48	2,76 ± 0,34	0,34 ± 0,14
	Huacullani	2,5	0,52	2,57 ± 0,58	2,21 ± 0,54	0,36 ± 0,04
	Huacullu	7,0	0,35	2,81 ± 0,60	2,28 ± 0,51	0,53 ± 0,09
<i>Chara</i>	Huatajata	3,0	1,76	2,48 ± 0,46	1,85 ± 0,29	0,63 ± 0,17
	Huacullu	3,0	2,40	2,32 ± 0,19	1,96 ± 0,17	0,36 ± 0,02
	Guaqui	3,0	3,30	2,37 ± 0,55	2,08 ± 0,48	0,29 ± 0,07
	Huatajata	9,5	0,23	3,95 ± 0,72	3,12 ± 0,36	0,83 ± 0,36

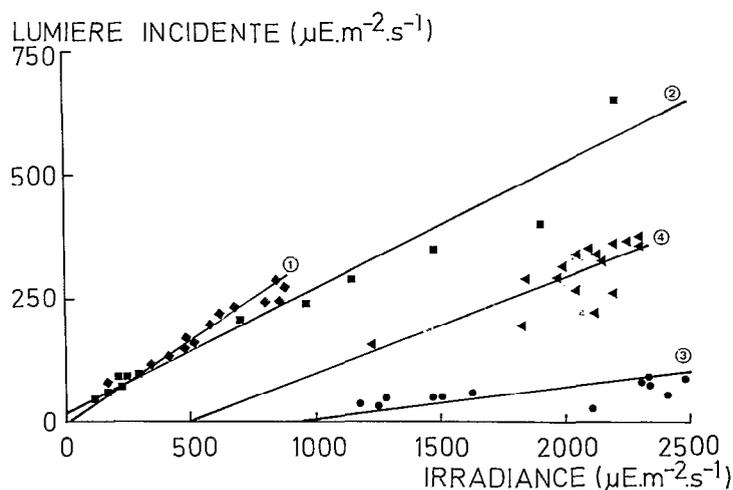


Fig. 7. — Corrélations entre l'irradiance et la lumière incidente (en microeinsteins par mètre carré et par seconde) à Huacullani et Huacullu (points b et c de la figure 1) pour diverses profondeurs :

- 0,30 m, Huacullani (incubation *Elodea*)
 $Y = 0,330 X - 0,836$ $R = 0,985$ significatif à 0,001
- 0,40 m, Huacullani (incubation *Myriophyllum*)
 $Y = 0,243 X + 22,843$ $R = 0,979$ significatif à 0,001
- 2,50 m, Huacullani (incubation *Potamogeton* peu profond)
 $Y = 0,039 X - 8,711$ $R = 8,781$ significatif à 0,001
- 3,00 m Huacullu (incubation *Chara*)
 $Y = 0,202 X - 109,946$ $R = 0,783$ significatif à 0,001

sèches et par heure ($\text{mgO}_2 \text{ g M.S.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) sont les suivantes (tabl. VI) :

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

Les variations de la production sont principalement fonction du lieu de récolte et de l'énergie reçue (1). Ces résultats, traités par le test statistique de BRENNEMAN (tabl. VII) indiquent que :

— les trois points de mesure pour *Elodea* sont également productifs quelle que soit l'énergie incidente reçue qui représente 27 à 33 % de l'irradiance (profondeur d'incubation : 0,3 m) (fig. 7 et 8). Les respirations sont différentes. Ces plantes sont plus productives que les autres ;

— les deux points de mesure pour *Myriophyllum* ont des productions identiques malgré les énergies reçues très différentes (24 à 27 % de l'irradiance à

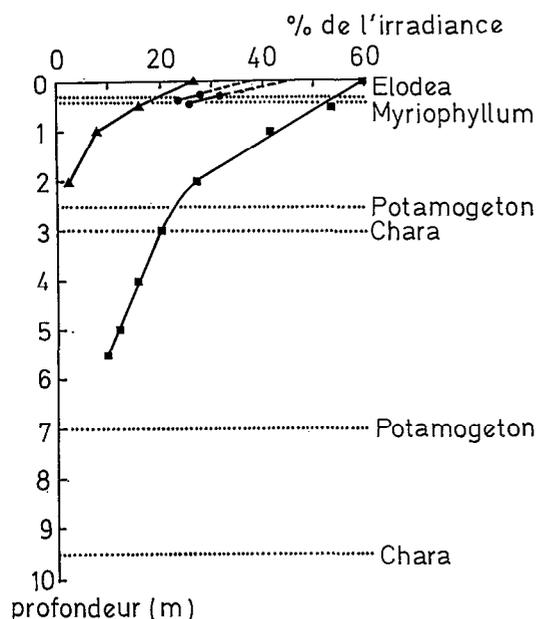


FIG. 8. — Lumière incidente exprimée en pourcentage de l'irradiance dans les trois principaux groupements : triangles, zone à *Schoenoplectus* ; points, zone à *Myriophyllum-Elodea* ; carrés, zone à *Chara*. Les pointillés indiquent les profondeurs d'incubation des plantes en vue d'évaluer leur production par la méthode à l'oxygène

0,4 m). Leurs productions sont comparables à celles de *Potamogeton* (en partie), de *Chara* incubé à 9,5 mètres et de *Ruppia* ;

— les *Potamogeton* ont des productions semblables à toutes les profondeurs d'incubation. Seul *Potamogeton* incubé à Huatajata semble produire plus que *Chara* à 3 mètres et autant que *Chara* à 9,50 mètres. Ils ont tous la même production que *Ruppia*. La lumière incidente représente 3 % de l'irradiance que ce soit à 2,50 mètres ou à 7,00 mètres (fig. 7 et 8) ;

— les *Chara* à 3 mètres, qui, au cours des observations, ont reçu entre 15 et 21 % de l'irradiance, ont présenté des taux de production voisins. Les *Chara* à 9,5 mètres qui reçoivent seulement 1 % de l'irradiance produisent plus que ceux situés à 3 mètres ;

— les *Ruppia* produisent autant que les autres espèces sauf *Elodea*.

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

à 0,3 mètre : <i>Elodea</i>	$7,63 \pm 0,85 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g M.S.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}(2)$
à 0,3 mètre : <i>Ruppia</i>	$2,37 \pm 0,73 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g M.S.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$
à 0,4 mètre : <i>Myriophyllum</i> ...	$3,42 \pm 0,62 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g M.S.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$
à 2,5 mètres : <i>Potamogeton</i> ...	$2,42 \pm 0,22 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g M.S.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$
à 7,0 mètres : <i>Potamogeton</i> ...	$2,42 \pm 0,22 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g M.S.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$
à 3,0 mètres : <i>Chara</i>	$1,97 \pm 0,13 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g M.S.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$
à 9,5 mètres : <i>Chara</i>	$3,12 \pm 0,36 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g M.S.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$

Le fait que les productions soient les mêmes pour des intensités lumineuses différentes semble confirmer que la lumière n'est pas limitante pour la photosynthèse. Il est possible également qu'un niveau de sursaturation lumineuse soit atteint très rapidement.

3.2. Résultats à partir de la méthode des coupes

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

(1) Les mesures de l'irradiance et de la lumière incidente ont été faites toutes les 10 mn en période d'incubation à l'aide d'une cellule Licor (quantummètre fonctionnant dans la bande 400-700 nm).

(2) Dans la mesure où la libération de 1 mg O_2 équivaut approximativement à la synthèse de 0,375 mg de C, ces résultats peuvent être transformés en mg C g M.S.⁻¹ h⁻¹.

TABLEAU VII

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

	Elodea ; 0,3 m Huatajata	Elodea ; 0,3 m Huacullani	Elodea ; 0,3 m Guaqui	Myriophyllum ; 0,4 m Huatajata	Myriophyllum ; 0,4 m Huacullani	Potamogeton ; 2,5 m Huatajata	Potamogeton ; 2,5 m Huacullani	Potamogeton ; 7,0 m Huacullu	Chara ; 3,0 m Huatajata	Chara ; 3,0 m Huacullu	Chara ; 3,0 m Guaqui	Chara ; 9,5 m Huatajata	Ruppia ; 0,3 m Huatajata
Elodea ; 0,3 m Huatajata	X	+	+	X	+	+	+	+	-	+	+	-	-
Elodea ; 0,3 m Huacullani	-	X	+	X	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Elodea ; 0,3 m Guaqui	-	-	X	X	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Myriophyllum ; 0,4 m Huatajata	+	+	+	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Myriophyllum ; 0,4 m Huacullani	+	+	+	-	X	-	-	+	+	-	-	+	+
Potamogeton ; 2,5 m Huatajata	+	+	+	-	-	X	-	+	+	-	-	+	+
Potamogeton ; 2,5 m Huacullani	+	+	+	+	-	-	X	+	+	-	-	+	+
Potamogeton ; 7,0 m Huacullu	+	+	+	+	-	-	-	X	-	+	+	-	+
Chara ; 3,0 m Huatajata	+	+	+	+	+	+	-	-	X	+	+	-	-
Chara ; 3,0 m Huacullu	+	+	+	+	+	+	-	-	-	X	-	+	+
Chara ; 3,0 m Guaqui	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	X	+	+
Chara ; 9,5 m Huatajata	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	X	-
Ruppia ; 0,3 m Huatajata	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X

PRODUCTION NETTE

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

Il est certain que cette méthode est sujette à des erreurs, principalement sur deux points : d'une part le bouleversement écologique est très important et nous éloigne des conditions naturelles ; d'autre part, la coupe stimule la croissance et les valeurs de production sont certainement surestimées. Cependant cette méthode présente deux avantages : elle est relativement simple à mettre en œuvre, surtout si l'on dispose d'un équipement de plongée, et fournit directement un poids de matières produites.

D'après les résultats reportés dans le tableau VIII, il ressort que :

— pour *Chara* (fig. 6 A), la recolonisation démarre environ un mois après la première coupe et la moitié de la biomasse d'origine est atteinte au bout de 160 jours. Il semble que 200 jours sont nécessaires pour la recolonisation totale de la zone coupée. Ce résultat nous fournit une estimation de la « production » de $5 \text{ g M.S.} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. Cette valeur est déterminée d'après la courbe d'évolution de la production en fonction du temps ; elle correspond à la valeur de la phase la plus représentative de la repousse ;
— pour *Schoenoplectus* (fig. 6 B2), la valeur moyenne de production nette est de $1,75 \pm 0,71 \text{ g M.S. m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, sur une base de 165 tiges par mètre carré (zone très abondante) et $0,27 \pm 0,11 \text{ g M.S. m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, sur une base de 25 tiges par mètre carré (zone

TABLEAU VIII

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

A. *Chara*

Date	20.11.79	19.12.79	21.01.80	21.02.80	28.03.80
Temps	43 j.	72 j.	105 j.	136 j.	171 j.
g M.F. m ⁻²	19	118	874	2 262	4 053
g M.S. m ⁻²	1,4	13	107	290	608
g M.S. m ⁻² j ⁻¹ à partir de t = 0	0,03	0,18	1,02	2,13	3,56
g M.S. m ⁻² j ⁻¹ à partir du t précédent	0,03	0,40	2,85	5,90	9,09

B. *Schoenoplectus*

Date	19.11.79	20.12.79	21.01.80	21.02.80	28.03.80	$\bar{x} = 1s(0,05)$
Temps	49 j.	80 j.	111 j.	142 j.	177 j.	
g M.S. m ⁻²	1,79	26,22	18,33	47,08	110,41	
Longueur (m)	4,60	33,06	24,78	56,64	90,20	
nbre pousses	14	28	18	38	32	
mg M.S. p ⁻¹ j ⁻¹	2,65	11,75	9,19	8,73	19,49	10,36± 5,81
cm p ⁻¹ j ⁻¹	0,67	1,48	1,24	1,05	1,59	1,21± 0,35
g M.S. m ⁻²	41,65	54,58	45,67	83,93	160,59	
Longueur (m)	37,70	49,76	45,52	80,80	129,76	
nbre tiges	74	58	44	74	80	
mg M.S. t j ⁻¹	11,43	11,75	9,37	7,96	11,36	10,37± 1,57
co t ⁻¹ j ⁻¹	1,04	1,08	0,93	0,77	0,92	0,95± 0,12

C. Groupement *Elodea-Myriophyllum*

Date	10.10.79	21.11.79	20.12.79	23.01.80	21.02.80	28.03.80
Temps	0 j.	42 j.	71 j.	105 j.	134 j.	169 j.
g M.F. m ⁻²	1 588	1 629	2 999	5 875	9 864	8 478
g M.S. m ⁻²	98	116	242	401	714	575
<i>Elodea</i> % P.M.S.	89,8	59,2	87,7	89,1	90,8	95,1
g M.S. m ⁻² j ⁻¹ à partir du t précédent	-	-	4,9	4,3	10,0	-
<i>Myrio</i> % P.M.S.	10,2	40,8	12,3	10,9	9,2	4,9
nbre de souches	10	52	24	28	24	8
g M.S. s. j ⁻¹ à partir du t pré- cédent (par sou- ches)	-	-	0,014	0,009	0,041	0,020

peu abondante). La longueur de pousse est de $1,0 \pm 0,1$ centimètre par tige et par jour, soit un accroissement de $10,6 \pm 2,1$ milligrammes M.S. par tige et par jour. Le turnover calculé à partir de la biomasse de matières vivantes est de $0,7 \pm 0,4$. Il faut un peu plus d'un an pour qu'une tige de totora atteigne sa taille moyenne (dans les zones où elles abondent), soit 3,80 mètres ;

— pour le groupement *Myriophyllum-Elodea* (fig. 6 C), la production de repousse d'*Elodea* atteint

10 g M.S. m⁻² j⁻¹. La production de *Myriophyllum* est beaucoup plus faible et atteint au maximum 2 grammes M.S. par mètre carré et par jour, sur une base de 50 tiges feuillées par mètre carré. On notera que la biomasse moyenne de cette zone est atteinte au bout de seulement 100 jours et le maximum en 130 jours. Cette dernière valeur est de 65 % supérieure à la biomasse moyenne, ce qui indique que la coupe stimule la production.

TABLEAU IX

Méthode de Valiela. Les biomasses sont en poids de matières sèches de tiges de *Totora* ramené à cent tiges (pour calcul voir texte)

Date	03.10.79	19.11.79	20.12.79	21.01.80	21.02.80	28.03.80
Biomasse vivante	637	768	656	613	478	298
Biomasse morte	91	111	100	62	68	53
Δb	-	131	112	43	135	180
Δa	-	20	11	38	- 6	15
E		151	0	0	6	0
$\Sigma E = 157 \text{ g M.S. pour } 100 \text{ tiges en } 177 \text{ j.}$						
Production nette pour 165 tiges $\pm 29 \text{ m}^{-2}$ = $1,47 \pm 0,26 \text{ g M.S. m}^{-2} \text{ j}^{-1}$						

TABLEAU X

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

Plante	Oxygène	Coupe	Valiela
<i>Chara</i> 9,5 m	$64,72 \pm 7,47$	-	-
<i>Chara</i> 3,0 m	$40,78 \pm 6,12$	9,09	-
<i>Schoenoplectus</i>	-	$1,75 \pm 0,71$	$1,47 \pm 0,26$
<i>Eloeda</i>	$26,06 \pm 2,91$	10,00	-
<i>Myriophyllum</i>	$11,01 \pm 1,99$	0,76	-
<i>Potamogeton</i>	$6,84 \pm 0,62$	-	-

TABLEAU XI

Production nette de macrophytes groupés par espèce en différents milieux et selon différentes méthodes

Plante	Production nette	Méthode	Références
Macrophytes submergés	$500 - 2700 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$		Westlake, 1965
<i>Eloeda canadensis</i>	$1,16 \pm 0,13 \text{ mgC g M.S.}^{-1} \text{ h}^{-1}$	14_C	Wetzel, 1964
" "	$2,60 \pm 0,37$	O_2	"
" "	$2,63 \pm 0,34$	"	"
" "	3,20	14_C	Wetzel, 1965
" "	1,26	"	"
<i>Myriophyllum spicatum</i>	6,64	"	Lechowicz, Adams, 1975
" "	14,55	pH	Beeton, Sikes, 1978
<i>Potamogeton crispus</i>	$3,32 \pm 0,04$	"	Lechowicz, Adams, 1975
" "	0,09	pH	Beeton, Sikes, 1978
" <i>lucens</i>	$4,42 \pm 0,14$	"	Lechowicz, Adams, 1975
<i>Ruppia maritima</i>	$0,98 \text{ g M.S. m}^{-2} \text{ j}^{-1}$	14_C	Wetzel, 1964
<i>Zanichellia palustris</i>	$2,24 \pm 0,11 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$	14_C	"
<i>Chara globularis</i>	$263 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$	14_C	SandJensen, Sondergaard, 1978
" sp	$155 \text{ g M.S. m}^{-2} \text{ an}^{-1}$		Rich <i>et al.</i> , 1971
" "	$6,77 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$	14_C	Wetzel, 1964
" "	15,85	"	"
<i>Nitella</i>	$7,5 \text{ mgC gM.S.}^{-1}$	O_2	Nygaard, 1958
Macrophytes émergés	$4100 - 12000 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$		Westlake, 1965
<i>Scirpus subterminalis</i>	$565 \text{ gM.S. m}^{-2} \text{ an}^{-1}$		Rich <i>et al.</i> , 1971

3.3. Résultats de la méthode de Valiela appliquée aux totoras (tabl. IX)

La méthode de Valiela (VALIELA *et al.*, 1975 ; LINTHURST et REIMOLD, 1978) permet une estimation de la production à partir des variations des biomasses de matières vivantes et de matières mortes (elle ne peut s'expliquer que dans le cas des végétaux ayant des parties mortes bien visibles). Le principe de cette méthode repose sur l'hypothèse suivante : la somme des pertes de matériel mort pendant la saison de croissance est égale à la production nette aérienne ; si Δa est le changement de biomasse morte entre deux échantillonnages et Δb le changement de biomasse vivante, la quantité de biomasse vivante E qui meurt mais n'est pas incluse dans la biomasse morte est :

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

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

La production nette aérienne est égale à ΣE . Les valeurs de E ne peuvent être négatives car on suppose que seule la biomasse vivante dans les quadrats contribue à la composition de la biomasse de matériel mort. Si E est négatif, on doit prendre $E = 0$. Cette méthode sous-estime la production.

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

3.4. Comparaison des différentes méthodes

L'unité de comparaison choisie est la production nette en grammes de matières sèches par mètre carré et par jour ($\text{g M.S. m}^{-2} \text{ j}^{-1}$). Les résultats de la méthode à l'oxygène qui sont exprimés en milligrammes d'oxygène par gramme M.S. et par heure ($\text{mg O}_2 \text{ g M.S.}^{-1} \text{ h}^{-1}$) sont traduits en milligrammes de carbone puis en grammes M.S. par grammes M.S. et par heure ($\text{g M.S. g M.S.}^{-1} \text{ h}^{-1}$). La biomasse moyenne exprimée en grammes M.S. par mètre carré permet de transformer le résultat de production dans l'unité choisie. On admet ensuite que la production du tiers médian de la journée solaire (4 heures de 10 heures à 14 heures) représente 35 % de la production de la journée. Les résultats obtenus par la méthode à l'oxygène (tabl. X) sont deux à quinze fois plus forts que ceux obtenus par la méthode des coupes dans les conditions de production maximum. La surestimation est, comme nous l'avons vu, due à l'utilisation de la partie apicale de la plante au lieu de la plante entière, ce qui n'était guère possible avec les macrophytes étudiés.

La méthode des coupes qui doit surestimer également la production donne des résultats sans doute beaucoup plus proches de la réalité et utilisables

dans le cas d'une gestion de cette ressource naturelle. La méthode des coupes et celle de VALIELA appliquées aux totoras donnent les mêmes résultats compte tenu des intervalles de sécurité.

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

Nous pouvons maintenant comparer nos résultats à ceux de divers auteurs pour les plantes proches de celles que nous avons étudiées : Malgré les différentes unités employées, il apparaît que les valeurs de production trouvées au Titicaca par la méthode à l'oxygène sont supérieures ou égales aux valeurs de production d'espèces voisines dans d'autres milieux (tabl. XI). Cela permet de conclure que les conditions écologiques du Lac Titicaca ne sont pas particulièrement défavorables malgré l'altitude élevée.

3.5. Évaluation de la production nette dans le Petit Lac et la baie de Puno

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

TABLEAU XII

Évaluation en tonnes de matières sèches des productions nettes des plantes dans le Petit Lac et la baie de Puno

Plantes	Petit Lac	Baie de Puno
<i>Chara</i>	5 000	2 200
<i>Schoenoplectus</i>		
très abondant	100	250
peu abondant	20	15
Total	120	265
<i>Myriophyllum</i>	175	180
<i>Elodea</i>	2 200	1 850
Association	2 375	2 030
<i>Potamogeton</i>	770	200
Total	8 265	4 695

Chara

La méthode des coupes est plus sûre que la méthode à l'oxygène, mais nous ne disposons des

valeurs de production qu'à 3 mètres. Or, les *Chara* se rencontrent généralement entre 4,5 et 7,5 mètres. Donc, il s'agit de connaître la production moyenne à la profondeur moyenne de 6 mètres. Connaissant les valeurs de production par la méthode à l'oxygène à 3,00 mètres et à 9,5 mètres, il est facile de calculer que la production à 6 mètres est de 27 % supérieure à celle de 3 mètres (en adoptant l'hypothèse que la production est une fonction linéaire de la profondeur).

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

Schoenoplectus

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

Groupement *Myriophyllum-Elodea*

Avec une production de 0,8 gramme de M.S. par mètre carré et par jour pour *Myriophyllum* et de 10 grammes M.S. par mètre carré et par jour pour *Elodea*, on obtient les estimations suivantes : respectivement 175 et 2 200 tonnes dans le Petit Lac, 180 et 1 850 tonnes dans la baie de Puno.

Potamogeton

Quelle que soit la profondeur, la production est la même et le résultat obtenu est de 6,8 grammes M.S. par mètre carré et par jour. Toutefois, cette valeur est un peu forte car l'efficacité photosynthétique serait alors de 0,7 % (rappelons que les valeurs habituelles sont comprises entre 0,1 et 0,5 %). Aussi 5 grammes de matières sèches par mètre carré et par jour pour les zones proches des côtes semblent être des estimations plus correctes. Il en résulte une production de 770 tonnes de matières sèches par jour dans le Petit Lac et de 200 tonnes dans la baie de Puno.

Bilan

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

Avec plus de 8 000 tonnes de matières sèches produites par jour, la production du Petit Lac est de plus de 3 500 tonnes supérieure à celle de la baie de Puno pour une surface occupée par la végétation 1,6 fois plus grande.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 15 juin 1983

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOULANGÉ (B.), AQUIZE J. (E.), 1982. — Morphologie, hydrographie et climatologie du lac Titicaca et de son bassin versant. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14 (4) : 269-287.
- COLLOT (D.), 1980. — Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopo, lacs des vallées d'Hichu Khota et d'Ovejhujo). O.R.S.T.O.M., Paris, 115 p. *multigr.*
- FAGER (E. W.), FLECHSIG (A. O.), FORD (R. F.), CLUTTER (R. I.), and GHELARDI (R. J.), 1966. — Equipment for use in ecological studies using SCUBA. — *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 503-509.
- GAARDNER (J.), GRAN (H. H.), 1927. — Investigation of the production of plankton in the Oslo Fjord. — *Rapp. Proc. Verh. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 42 : 1-48.
- GILSON (H. C.), 1939. — Reports of the Percy Sladen Trust Expedition. — *Trans. Linn. Soc. Lond.*, 1 (Ser. 3) : 1-357.
- GILSON (H. C.), 1964. — Lake Titicaca. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 15 : 112-127.
- GUERLESQUIN (M.), 1981. — Contribution à la connaissance des Characées d'Amérique du Sud (Bolivie-Équateur-Guyane française). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14 (4) : 381-404.
- LINTHURST (R. A.), REIMOLD (R. J.), 1978. — An evaluation of methods for estimating the net aerial primary productivity of estuarine angiosperms. *J. appl. Ecol.*, 15 (3) : 919-931.

- SHELDON (R. B.), BOYLEN (C. W.), 1978. -- An underwater survey for estimating submerged macrophyte population density and biomass. — *Aquatic Botany*, 4 : 65-72.
- VALIELA (J.), TEAL (J. M.), SASS (W. J.), 1975. -- Production and dynamics of salt marsh vegetation and the effect of experimental treatments with sewage sludge. — *J. appl. Ecology*, 12 : 973-981.
- WESTLAKE (D. F.), 1965. — Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. — *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 18 (suppl.) : 229-248.
- WETZEL (R. G.), 1964. — Primary productivity of aquatic macrophytes. *Verh. int. Verein. Limnol.*, 15 : 426-436.
- WETZEL (R. G.), 1964. — A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton and phytoplankton in a large shallow lake. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 49 : 1-49.
- WOOD (R. D.), 1963. — Adapting SCUBA to aquatic plant ecology. — *Ecology*, 44 : 416-419.
- WOOD (R. D.), HARGRAVES (P. E.), 1969. — Comparative benthic plant ecology by SCUBA-monitored quadrats. — *Hydrobiologia*, 33 : 561-586.