

**Observations sur les poissons  
de la partie bolivienne du lac Titicaca.  
IV. *Orestias* spp., *Salmo gairdneri*  
et problèmes d'aménagement**

Gérard LOUBENS (1)

RÉSUMÉ

Les résultats obtenus sur la biologie de 6 espèces d'*Orestias* et de *Salmo gairdneri* dans le lac Titicaca sont présentés, et quelques problèmes d'aménagement discutés.

Les *Orestias* étudiés comprennent 3 espèces périmacrophytiques, *O. albus*, *O. luteus*, *O. olivaceus*, et 3 espèces pélagiques, *O. forgeti*, *O. ispi* et *O. pentlandii*. L'augmentation avec la longueur du pourcentage de femelles peut s'expliquer par des différences de vitesse de croissance liées au sexe, sauf pour *O. ispi* chez qui un changement de sexe dans le sens mâle femelle est probable. La reproduction se poursuit toute l'année sans variation importante d'intensité. Les *Orestias* produisent des œufs démersaux adhésifs en petites quantités, collés sur la végétation aquatique dans au moins 2 cas sur 6. La condition ne varie pas avec les saisons, mais avec les régions. A l'état adulte, *O. forgeti*, *O. ispi* et *O. pentlandii* sont zooplantophages; *O. luteus* et *O. olivaceus* bentophages à tendance malacophage; *O. albus*, ichthyophage. *O. forgeti* est fortement parasité par une ligule dont la présence entraîne souvent une castration parasitaire.

La montaison des adultes de *S. gairdneri* se produit pendant la saison des pluies. La reproduction a lieu dans les cours moyens et supérieurs des cours d'eau durant la saison sèche, surtout en juin et juillet. Les jeunes restent dans le système fluvial jusqu'à une taille de 15 à 20 cm. *S. gairdneri* se nourrit essentiellement d'*O. ispi*. Les frayères et nourriceries des milieux lotiques, de faible étendue et fragiles, doivent être intégralement protégées.

Il est impossible de savoir si l'introduction de *S. gairdneri* est la cause de la disparition d'*O. cuvieri*. Le problème actuel est celui de l'impact de la truite arc-en-ciel sur *O. ispi*. Les *Orestias*, sauf peut-être *O. pentlandii*, ne semblent pas menacés par la prédation qu'exerce sur eux *Basilichthys bonariensis*. *S. gairdneri* et *B. bonariensis* ne paraissent pas réagir gravement l'un sur l'autre et sont complémentaires dans l'exploitation des ressources vivantes du bassin du Titicaca. Une partie de ces ressources cependant, celle qui provient de la zone pélagique profonde, est actuellement inexploitée.

MOTS-CLÉS : *Orestias* — *Cyprinodontidae* — *Salmo gairdneri* — Lac Titicaca — Bolivie — Pérou — Biologie — Domaine vital — Reproduction — Alimentation — Condition — Aménagement.

ABSTRACT

OBSERVATIONS ON THE FISHES OF THE LAKE TITICACA BOLIVIAN PART.  
IV. *Orestias* spp., *Salmo gairdneri* AND MANAGEMENT PROBLEMS

This work presents results on the biology of six *Orestias* species and *Salmo gairdneri* in lake Titicaca, and discusses some management problems.

(1) ORSTOM, 213 rue Lafayette, 75480 Paris Cedex 10 et CEMAGREF, Groupement de Bordeaux, BP 3, Gazinet, 33610 Cestas.

The investigated *Orestias* include 3 perimacrophytic species, *O. albus*, *O. luteus*, *O. olivaceus* and 3 pelagic species, *O. forgeti*, *O. ispi* and *O. pentlandii*. Female percentage increasing with length can be explained by difference in sex-linked growth speeds, except for *O. ispi* in which a male to female sex reversal is probable. Reproduction goes on all the year round without noticeable intensity variation.

*Orestias* produce little batches of adhesive demersal eggs, sticked to aquatic vegetation for at least 2 of the 6 species. Condition does not vary with seasons but with regions. When adult, *O. forgeti*, *O. ispi* and *O. pentlandii* are zooplankton feeders; *O. luteus* and *O. olivaceus* are benthos feeders with a tendency to malacophagy; *O. albus* is piscivorous. *O. forgeti* is strongly parasited by a tape worm (*Ligula* sp.) whose presence results in parasitic castration.

The ascent of adult *S. gairdneri* occurs during the rainy season. Reproduction takes place into the median and superior reaches of the rivers during the dry season, mostly in June and July.

The young stay in the river system until a size of 15 to 20 cm. *S. gairdneri* feeds essentially on *O. ispi*. Spawning grounds and nurseries in the lotic biotops are short-spread and fragile, and must be fully protected.

It is not possible to know if *S. gairdneri* introduction is the reason for the *O. cuvieri* extinction. The present problem is the rainbow trout impact on *O. ispi*. *Orestias* species, excepted perhaps *O. pentlandii*, don't seem threatened by *Basilichthys bonariensis* predation. There is no important reaction between *S. gairdneri* and *B. bonariensis*. Both species are complementary with regard to the exploitation of Titicaca basin live resources. Nevertheless a part of these resources, the one that comes from the bathypelagic zone, is unexploited.

KEY WORDS : *Orestias* — *Cyprinodontidae* — *Salmo gairdneri* — Lake Titicaca — Bolivia — Peru — Biology — Live field — Reproduction — Feeding — Condition — Management.

#### RESUMEN

##### OBSERVACIONES SOBRE LOS PECES DE LA PARTE BOLIVIANA DEL LAGO TITICACA.

##### IV. *ORESTIAS* SPP., *SALMO GAIRDNERI* Y PROBLEMAS DE FOMENTO

Los resultados obtenidos acerca de la biología de seis especies de *Orestias* y de *Salmo gairdneri* del lago Titicaca son indicados, y unos problemas de fomento discutidos.

Los *Orestias* estudiados incluyen tres especies perimacrófitas, *O. albus*, *O. luteus*, *O. olivaceus*, y tres especies pelágicas, *O. forgeti*, *O. ispi* y *O. pentlandii*. El aumento con la longitud del porcentaje de las hembras puede explicarse por una diferencia entre las velocidades de crecimiento ligadas al sexo, excepto en *O. ispi* en el cual un cambio de sexo en el sentido macho-hembra parece probable. La reproducción prosigue todo el año sin variación importante de intensidad. Los *Orestias* producen huevos demersales adhesivos en pequeños números, pegados sobre la vegetación acuática para 2 especies de las 6 por lo menos. La condición no varía con las estaciones pero si con las regiones. Cuando adultos, *O. forgeti*, *O. ispi* y *O. pentlandii* son zooplanctófagos; *O. luteus* y *O. olivaceus* bentófagos con tendencia malacófaga; *O. albus*, ictiófago. *O. forgeti* se encuentra fuertemente parasitado por una ligula cuya presencia genera a menudo una castración parasítica.

El viaje río arriba de los *S. gairdneri* adultos ocurre durante la estación de lluvias. La reproducción tiene lugar en los tramos medianos y superiores de los ríos durante la estación seca, sobretudo en junio y julio. Los juveniles se quedan en el sistema fluvial hasta un tamaño de 15 a 20 centímetros. *S. gairdneri* se alimenta principalmente con *O. ispi*. Los lugares de desove y de crecimiento de los juveniles en los medios lóticos, de escasa extensión y fragiles, deben ser protegidos integralmente.

Es imposible saber si la introducción de *S. gairdneri* fué la causa de la desaparición de *O. cuvieri*. El problema actual es el del impacto de la trucha arco iris sobre *O. ispi*. Los *Orestias*, excepto quizás *O. pentlandii*, no parecen ser puestos en peligro por la predación de *Basilichthys bonariensis*. *S. gairdneri* y *B. bonariensis* no parecen reaccionar gravemente uno sobre el otro y resultan complementarios en la explotación de los recursos vivientes de la cuenca del Titicaca. Sin embargo una parte de estos recursos, la que proviene de la zona batipelágica, se encuentra actualmente inexplorada.

PALABRAS CLAVES : *Orestias* — *Cyprinodontidae* — *Salmo gairdneri* — Lago Titicaca — Bolivia — Perú — Biología — Ambiente vital — Reproducción — Alimentación — Condición — Fomento.

## INTRODUCTION

Les résultats obtenus sur les peuplements ichthyologiques du lac Titicaca et sur la biologie des deux espèces principales, *Orestias agassii* et *Basilichthys bonariensis*, ont été présentés dans trois articles précédents (LOUBENS *et al.*, 1984; LOUBENS et SARMIENTO, 1985; LOUBENS et OSORIO, 1988). Cette série se termine par l'étude de 6 autres espèces d'*Orestias*, par un rappel synthétique des connaissances acquises sur la biologie de *Salmo gairdneri*, et par quelques réflexions sur les problèmes d'aménagement des ressources ichthyologiques de ce grand lac d'altitude aux caractéristiques si particulières.

Les méthodes de pêche et d'étude ont déjà été décrites. Rappelons simplement que l'échantillonnage a duré 2 ans (octobre 1979 à novembre 1981) pendant lesquels il y a eu 36 sorties représentant 143 jours de pêche. Les échantillons ont été obtenus principalement grâce à une série de filets maillants de mailles très variées, placés sur le fond ou en surface dans les principaux milieux. Ces pêches expérimentales ont été complétées par l'observation de la pêche locale. La composition par espèce et par classe de longueur standard de l'ensemble des échantillons obtenus figure dans le tableau IV.

1. Les *Orestias*

## 1.1. REMARQUES DE SYSTÉMATIQUE

La reconnaissance des espèces d'*Orestias* du lac Titicaca est souvent difficile. Il s'agit de poissons de petite taille, peu colorés, sans caractères distinctifs très nets. La variabilité des caractères est importante et l'hybridation de certaines espèces probable.

D'autre part ce groupe était fort peu connu jusqu'à une date récente. Les travaux de LAUZANNE (1981, 1982) et de PARENTI (1984) ont constitué un important progrès, mais tous les problèmes ne sont pas résolus. Nous ne ferons ici que quelques remarques concernant les 6 espèces étudiées qui sont, après *O. agassii*, *Basilichthys bonariensis* et *Salmo gairdneri*, les espèces les plus importantes dans les captures de la pêche locale. Les données générales usuelles relatives à la taille et au poids sont fournies dans les tableaux I à III. La longueur de référence choisie est la longueur standard en millimètres. La longueur totale est obtenue en plaçant les plus longs rayons de la caudale parallèlement à l'axe du corps.

*O. albus* est une espèce assez rare qui ne pose pas de problème particulier en ce qui concerne les adultes. Les jeunes n'ont pas été rencontrés.

*O. forgeti*, *O. ispi* et *O. pentlandii* forment un groupe de 3 espèces de forme allongée dont la distinction rapide nécessite beaucoup d'attention sur le terrain. Les plus élancés sont les *O. ispi*, puis viennent les jeunes *O. pentlandii* (les adultes ne posent pas de problème grâce à leur taille) et enfin les *O. forgeti*. Notons en outre que *O. pentlandii* est la seule espèce à avoir une caudale notablement échancrée.

*O. luteus* est facile à reconnaître et ne présente pas plusieurs formes comme *O. agassii*. Récemment PARENTI (1984) a créé 2 espèces voisines d'*O. luteus* : *O. rotundipinnis* et *O. farfani*. La description d'*O. rotundipinnis* est faite d'après l'observation d'un très petit nombre d'individus. L'unique caractère net de discrimination consiste dans la forme des pectorales qui seraient arrondies chez *O. rotundipinnis* et présenteraient des rayons médians allongés formant une sorte de lobe chez

TABLEAU I

Tailles et poids maximaux observés pour les 6 espèces d'*Orestias* étudiées, et valeurs usuelles du coefficient de condition K incluant environ 95 % des observations. TMO, taille maximale observée (longueur standard en mm); PMO, poids maximum observé en gramme

Maximum standard length (TMO) and weight (PMO) for the six *Orestias* species studied, and common values of condition factor K including about 95 % of the observations

Espèce	TMO	PMO	K
<i>O. albus</i>	142	89,0	2,9 - 4,2
<i>O. forgeti</i>	117	35,4	1,7 - 2,8
<i>O. ispi</i>	88	9,4	1,0 - 1,8
<i>O. luteus</i>	127	70,7	3,4 - 5,0
<i>O. olivaceus</i>	85	24,5	2,6 - 4,2
<i>O. pentlandii</i>	172	106,5	1,4 - 2,1

*O. luteus*. Après avoir vu environ un millier d'exemplaires d'*O. luteus-rotundipinnis* il nous paraît impossible d'établir une coupure dans cet ensemble. La forme des pectorales est toujours plus ou moins arrondie, et le fait que certains individus présentent effectivement une courbure plus régulière que d'autres paraît insuffisant pour permettre à lui seul de créer une nouvelle espèce, d'autant plus que la perfection de cet arrondi est fonction de l'étalement plus ou moins accentué que l'on donne à la nageoire.

PARENTI indique en outre que *O. luteus* tend à avoir une tête relativement plus longue et plus large que *O. rotundipinnis*, mais les données qui figurent dans les tableaux 8 et 9 de son travail, reproduites

ci-dessous, infirment cette opinion. Les moyennes des caractères ne sont pas significativement différentes et même, pour la largeur de la tête, caractère utilisé dans la clef, elles sont égales.

	Longueur de la tête en % de la longueur standard				
	275-299	300-324	325-349	350-374	375-399
<i>O. luteus</i> .....	1	2	3	2	2
<i>O. rotundipinnis</i> ..		3	2		

	Largeur de la tête en % de la longueur standard				
	260-289	290-319	320-349	350-379	380-409
<i>O. luteus</i> .....	2	1	4	4	1
<i>O. rotundipinnis</i> ..		1	3	1	

TABLEAU II

Relations  $P = aL^b$  entre le poids en gramme et la longueur standard en mm. DDR, droite de régression de P en L; AMR, axe majeur réduit; r, coefficient de corrélation

*Length-weight relationships*  $P = aL^b$ . DDR, regression line; AMR, principal axis; r, correlation coefficient

Espèce	Droite	$a \times 10^{-5}$	b	r	Echantillon
<i>O. albus</i>	DDR	27,34	2,561	0,93	66 individus de 98 à 142 mm
	AMR	10,56	2,761		
<i>O. forgeti</i>	DDR	0,1528	3,609	0,96	110 individus de 53 à 117 mm
	AMR	0,0766	3,769		
<i>O. ispi</i>	DDR	0,6934	3,158	0,97	191 individus de 43 à 88 mm
	AMR	0,4792	3,247		
<i>O. luteus</i>	DDR	3,460	3,040	0,97	187 individus de 60 à 125 mm
	AMR	2,185	3,143		
<i>O. olivaceus</i>	DDR	2,661	3,052	0,97	189 individus de 41 à 83 mm
	AMR	1,897	3,135		
<i>O. pentlandii</i>	DDR	2,240	2,951	0,95	136 individus de 90 à 170 mm
	AMR	0,967	3,121		

*O. farfani* est décrit d'après deux individus seulement. Le principal caractère distinctif est le profil ventral, plus rectiligne chez ces deux spécimens que chez *O. luteus*. Là encore il s'agit d'un caractère qualitatif difficile à apprécier avec précision. Les *O. luteus* vivants ont un ventre mou, plus ou moins rempli de nourriture. Une fois morts, fixés et conservés dans des conditions forcément hétérogènes, on obtient des profils ventraux assez variés. Ce profil ventral plus rectiligne se traduisait selon PARENTI par une hauteur du corps (mesurée au niveau de l'extrémité postérieure de la tête) plus faible. Cependant les deux mesures concernant *O. farfani* sont incluses dans l'intervalle de variation d'*O. luteus* (tabl. 10 de PARENTI, 1984).

Dans la clef des espèces, PARENTI utilise un second caractère, la forme des dents, qui chez *O. farfani*, ne

seraient pas molariformes. Cependant dans le texte, cet auteur indique que ce caractère est encore douteux chez cette espèce. Il faudrait de toutes façons une description plus fouillée, les photos faites par LAUZANNE (1982) montrant la présence des dents de formes variées (molariforme, arrondie et pointue) chez un exemplaire d'*Orestias luteus*. Enfin les pharyngiens inférieurs ne seraient pas aussi rapprochés l'un de l'autre que chez *O. luteus*, mais il n'y a ni photo, ni dessin, et les variations observées ainsi que le nombre d'observations ne sont pas indiqués. La création d'*O. farfani* paraît donc également injustifiée dans l'état actuel des connaissances.

Il est intéressant de remarquer que simultanément à la création de *rotundipinnis* et *farfani*, PARENTI ne reconnaît pas — et cette fois on ne peut que l'approuver — *O. cypho* (Fowler, 1916), voisin lui

aussi d'*O. luteus*, créé d'après l'observation d'un seul spécimen dont le profil dorsal était plus arqué que celui d'*O. luteus*. Dès que les observations sont nombreuses, on finit tôt ou tard par rencontrer quelques individus anormaux par l'un ou l'autre des caractères étudiés, surtout lorsqu'il s'agit de caractères qualitatifs difficiles à observer avec rigueur et d'un groupe systématique relativement peu évolué à expression phénotypique encore hésitante. On ne peut pas toutefois considérer qu'il s'agit de représentants d'une nouvelle espèce tant que l'on ignore s'ils font partie d'un petit groupe autoproducteur et homogène. L'existence d'un tel groupe ne peut être raisonnablement supposé que pour des observations plus fréquentes portant sur des caractères particuliers incontestables.

TABLEAU III

Droites de régression de LT (longueur totale) en L (longueur standard),  $LT = aL + b$ , r, coefficient de corrélation  
La deuxième relation donnée pour *O. pentlandii* concerne la longueur à la fourche et la longueur standard  
*Regression lines between LT (total length) and L (standard length)*

Espèce	b	a	r
<i>O. albus</i>	7,67	1,125	0,99
<i>O. forgeti</i>	3,31	1,165	0,99
<i>O. ispi</i>	4,20	1,142	1,00
<i>O. luteus</i>	6,09	1,148	0,99
<i>O. olivaceus</i>	2,66	1,171	0,99
<i>O. pentlandii</i>	5,18	1,156	0,99
" "	7,63	1,105	0,99

*O. olivaceus* Garman 1895 pose deux sortes de problèmes. Alors que les individus récoltés dans le Petit Lac sont homogènes, ceux obtenus dans le Grand Lac sont difficiles à distinguer — du moins lors d'un examen rapide préliminaire aux observations biologiques — d'une autre espèce de forme générale voisine qui est peut-être *O. crawfordi*. C'est pourquoi seuls les échantillons du Petit Lac sont utilisés dans le présent travail.

L'autre problème vient de la divergence des descriptions complémentaires données par LAUZANNE (1982) et PARENTI (1984). Plusieurs caractères métriques et méristiques (nombre de rayons à la dorsale, nombre d'écaillés en série latérale, longueur et largeur de la tête, hauteur du pédicule caudal) ont des valeurs très différentes. Les écaillés de la partie antérieure du corps sont épaisses et granuleuses pour

PARENTI, présentent des stries concentriques et de très fines granulations pour LAUZANNE. Les figures (n° 22 chez LAUZANNE, 44 chez PARENTI) montrent des poissons d'aspect dissemblable. Enfin le principal caractère signalé par PARENTI comme permettant de distinguer *O. olivaceus* de toutes les autres espèces d'*Orestias* n'existe pas chez *O. olivaceus sensu* LAUZANNE. Il s'agit des orbites qui sont orientées dorsolatéralement de telle sorte que, en vue de dessus, ces deux orbites sont presque entièrement visibles. Il n'est donc pas possible qu'il s'agisse de la même espèce. Celle qui sera étudiée ici est *O. olivaceus sensu* LAUZANNE, 1982.

## 1.2. PÊCHE ET DOMAINE VITAL

Le groupe des 6 espèces d'*Orestias* étudiées comprend 3 espèces périmacrophytiques, *O. albus*, *O. luteus* et *O. olivaceus* et 3 espèces pélagiques, *O. forgeti*, *O. ispi* et *O. pentlandii*.

### 1.2.1. Les espèces périmacrophytiques

Cette expression a été introduite dans un article précédent (Loubens *et al.*, 1984). Elle paraît préférable à espèce benthique, car elle montre bien la liaison étroite qu'il y a entre ces *Orestias* et la végétation aquatique. *O. luteus* et *O. olivaceus* disparaissent en effet lorsque la végétation aquatique disparaît elle aussi vers 10 m de profondeur. D'une façon plus précise on a pu constater que, même à une profondeur inférieure à 10 m, lorsque les filets de fond sont posés dans des zones dénudées, ces deux espèces sont absentes dans les captures (*op. cit.*, p. 160). De même on ne les trouve pas dans les captures des filets de surface lorsque la base des filets se trouve nettement au-dessus de la végétation immergée. Enfin les chaluts-bœufs opérant dans la zone pélagique n'en ramènent que quelques spécimens capturés probablement en fin de trait lorsque la base des filets passe à proximité ou dans les touffes supérieures de la végétation aquatique. Le terme benthique doit par contre être conservé pour des espèces comme *O. agassii* et *O. mulleri* qui peuplent la ceinture végétale, mais aussi les fonds dénudés qui la suivent, et cela jusqu'à une profondeur de 40 m au moins. *O. albus* n'a été rencontré en petites quantités que dans la ceinture végétale et semble donc devoir être rattaché à *O. luteus* et *O. olivaceus*.

*O. luteus* et *O. olivaceus* sont deux espèces abondantes partout et exploitées par les pêcheurs locaux à l'aide d'araignées posées sur le fond. *O. luteus* se prend dans des filets de 18 à 28 mm (longueur de la maille de nœud à nœud) et pèse de 15 à 45 g.

*O. olivaceus* est beaucoup plus petit, 5 à 15 g seulement, et forme une part notable des prises des filets de 10 à 15 mm (outre nos propres observations, cf. BUSTAMANTE et TREVIÑO, 1977, TREVIÑO *et al.*, 1984, et FRANC *et al.*, 1985).

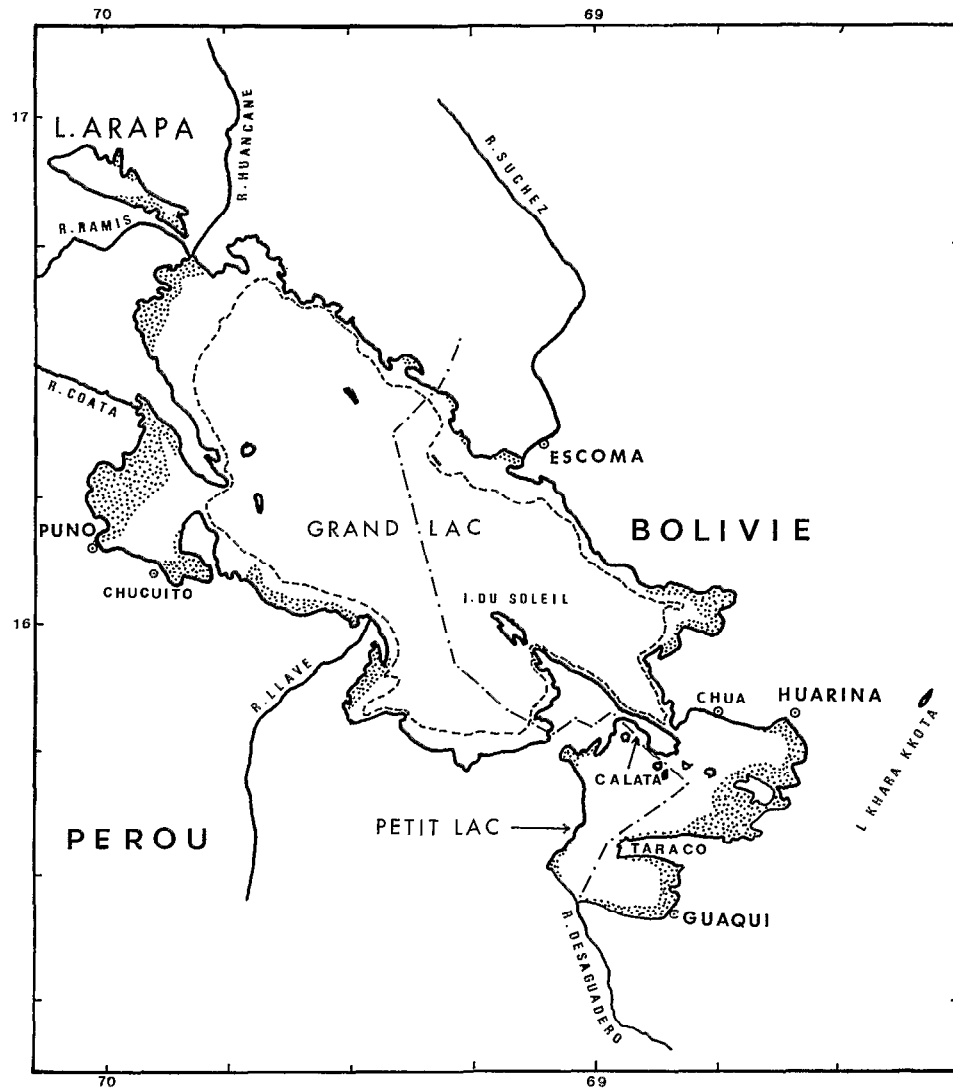


FIG. 1. — Le lac Titicaca et ses principaux tributaires

- ▨ Principales zones de végétation émergée
- Isobathe 50 m
- . - . Frontière Bolivie-Pérou
- Lake Titicaca and its main tributaries*
- ▨ *Principal areas of emerged vegetation*
- *Isobath 50 meter*
- . - . *Frontier Bolivia Peru*

### 1.2.2. Les espèces pélagiques

Les travaux déjà cités ont montré la présence fréquente mais intermittente en bancs importants d'*Orestias ispi* tout le long des rivages du lac Titicaca, excepté certaines zones basses très encombrées de végétaux comme par exemple la côte orientale du Petit lac et la baie de Guaqui (fig. 1). Ce

petit poisson de 5 à 8 cm et de 2 à 5 g se pêche principalement de nuit avec des chaluts-bœufs à mailles fines, tirés sur quelques centaines de mètres du large vers la terre. Dans certaines régions du lac on utilise aussi des petites sennes de rivage et des araignées de 9,5 et 6,4 mm. Comme nous le décrivons plus en détail dans la partie consacrée à la reproduc-

tion, *O. ispi* n'est pas un habitant permanent de la zone côtière mais s'en approche pour se reproduire.

Le problème majeur qui se pose est de connaître l'extension vers le large et en profondeur du domaine vital de cette espèce, et surtout de savoir si c'est cette espèce qui constitue l'important stock de poissons pélagiques mis en évidence par échosondage dans tout le Grand Lac, principalement entre 20 et 50 mètres de profondeur, par JOHANNESSEN *et al.*, (1981). Ces auteurs estiment que la plus grande partie de l'ichtyomasse est constituée par *Salmo gairdneri* et *Basilichthys bonariensis*, mais le calibrage de l'appareil a été fait uniquement sur des truites et les écho-traces que donneraient les concentrations d'*O. ispi* ne sont pas connues. On sait d'autre part que *Basilichthys bonariensis* est un prédateur superficiel qui ne descend guère en-dessous de 10 mètres de profondeur (LOUBENS et OSORIO, à paraître) et que *Salmo gairdneri* est un *Salmonidae* de surface. Les échos profonds ne peuvent donc pas être attribués à ces deux espèces. Enfin un stock important d'ichtyophages comme *B. bonariensis* et *S. gairdneri* ne peut se maintenir qu'en la présence d'un stock bien plus considérable de petits poissons fourrage. La pêche locale ne fournit aucune donnée sur ce problème, car les pêcheurs emploient uniquement, dans la zone profonde définie comme celle où la profondeur dépasse 50 m, des filets maillants dérivants superficiels à grandes mailles pour la capture des truites.

Deux séries d'observations tendent à montrer que cet important stock pélagique est probablement constitué d'*O. ispi*.

VAUX *et al.* (1988) ont fait deux jours de pêches expérimentales en août 84 à l'entrée de la baie de Puno sur des fonds de 60 mètres. Cette zone, sans être véritablement représentative du biotope principal du Grand Lac dont 55 % a des fonds dépassant 100 mètres, en est cependant assez proche écologiquement et topographiquement. Les 28 poissons pris à 25-27 m à l'aide de filets maillants étaient tous des *O. ispi*. En outre un chalut pélagique de 1 m<sup>2</sup> d'ouverture a été traîné à différentes hauteurs de la surface au fond. Presque toutes les captures sont constituées d'*Orestias ispi* sauf au voisinage du fond où *O. mulleri* domine (N = 99).

Le deuxième argument repose sur l'observation des contenus stomacaux des *Salmo gairdneri* pêchés au large dans la zone profonde. Les endroits précis ne sont pas connus puisque les pêcheurs dérivent une bonne partie de la nuit sous l'influence du vent et des courants, mais il s'agit de la zone centrale du Grand Lac située au nord de l'île du Soleil. Cinq truites en provenance de cette région ont été observées, renfermant au total 70 *O. ispi* adultes. BUSTAMANTE et TREVIÑO (1977) ont fait la même observation sur un nombre de truites non indiqué.

Ces deux séries d'observations ne permettent pas toutefois d'éliminer entièrement l'hypothèse de l'existence d'une espèce pélagique profonde encore inconnue. Des pêches expérimentales avec un grand chalut pélagique ou des filets maillants très hauts sont nécessaires.

*O. forgeti* est un petit poisson sans importance économique dépassant rarement une dizaine de grammes. On le trouve en petit nombre dans les captures des chaluts-bœufs et des filets maillants de fond à petites mailles. Il habite donc toute la colonne d'eau dans la zone côtière. Il est remarquable par l'extraordinaire parasitisme qui atteint la moitié environ des individus (paragr. 1.6.).

Les *O. pentlandii* sont divisés en deux populations qui sont probablement actuellement isolées : celle centrée sur la partie nord-ouest, surtout péruvienne, du Petit Lac, avec quelques captures occasionnelles dans le reste du Petit Lac ; et celle qui habite principalement selon BUSTAMANTE et TREVIÑO (1977), le lac d'Arapa et dont une partie envahirait le lac Titicaca en période de crue. Dans toute la moitié méridionale du Grand Lac l'espèce semble très rare ; nous ne l'y avons pour notre part jamais rencontré.

Dans le Petit Lac, les adultes se rencontrent en petites quantités dans les prises des chaluts-bœufs opérant de jour pour la capture des *O. agassii* et dans les filets maillants de 20 à 27 mm (LOUBENS *et al.*, 1984). Cette population du Petit lac ne semble pas très importante contrairement à celle du lac d'Arapa qualifiée de grande par BUSTAMANTE et TREVIÑO.

### 1.3. SEXUALITÉ ET REPRODUCTION

#### 1.3.1. Sex-ratio

De petites épines sont présentes sur les nageoires dorsale, anale et pectorales, ainsi parfois que sur les écailles des flancs, chez les mâles de presque toutes les espèces d'*Orestias*, — *Orestias minimus* semblant faire exception —, tandis que chez les femelles cette cténoïdie est soit absente, soit beaucoup moins marquée (LAUZANNE, 1981 et 1982). Cette différence peut permettre la reconnaissance du sexe chez les adultes par le toucher. Cependant ce caractère n'est utilisable pour un sexage rapide et pratique que chez les grands individus des grandes espèces (*O. pentlandii*, *O. luteus*, *O. albus* et *O. agassii*). Dans nos échantillons le sexe a toujours été reconnu par l'observation des gonades.

Le tableau IV indique les variations du pourcentage des mâles en fonction de la taille chez les 6 espèces étudiées. Ces variations sont semblables entre elles et avec celles observées chez *Orestias agassii* (LOUBENS et SARMIENTO, *op. cit.*). Les mâles, qui atteignent ou dépassent 50 % chez les plus petits individus observés, voient leur fréquence relative diminuer progressivement pour s'annuler ou se réduire à un pourcen-

TABLEAU IV

Variations du sex-ratio en fonction de la taille chez les 6 espèces d'*Orestias* étudiées  
 O.a., *Orestias albus*; O.f., *Orestias forgeti*; O.i., *Orestias ispi*; O.l., *Orestias luteus*; O.o., *Orestias olivaceus*; O.p., *Orestias pentlandii*  
 L, longueur standard en mm; N, fréquence absolue; % M, pourcentage de mâles  
*Sex-ratio variations according to size for the six Orestias species studied*

L	O. a.		O. f.		O. i.		O. l.		O. o.		O. p.	
	N	% M	N	% M	N	% M	N	% M	N	% M	N	% M
40									11	63,6		
45					13	100,0			80	58,8		
50					21	85,7			178	41,0		
55			4	50,0	45	22,2			393	15,0		
60			24	26,5	77	11,7			277	7,9		
65			41	17,1	81	3,7	4	50,0	187	2,1		
70			37	27,0	113	0,0	5	40,0	112	1,8		
75			40	32,5	132	0,8	30	53,3	25	0,0		
80			37	16,2	121	0,0	27	48,1	12	0,0		
85			15	6,7	22	4,5	58	51,7	1	100,0		
90			21	4,8	1	0,0	156	53,2			1	0,0
95	1	0,0	12	16,7			270	44,1			1	0,0
100	6	66,7	1	0,0			356	33,7				
105	18	61,1	1	0,0			258	22,9				
110	13	76,9					148	16,2			1	100,0
115	21	66,7	2	0,0			38	7,9			3	33,3
120	16	31,3					8	25,0			12	75,0
125	12	25,0									18	55,6
130	8	0,0									21	66,7
135	7	0,0									30	36,7
140											36	38,9
145											43	32,6
150											39	38,5
155											31	16,1
160											20	15,0
165											8	12,5
170											2	0,0
	102	46,1	235	21,7	626	8,8	1358	34,8	1276	16,8	266	36,8

tage infime chez les plus grands individus. Cette baisse est généralement assez progressive et s'explique probablement par une différence de croissance liée au sexe.

L'évolution observée chez *O. ispi* indique plutôt un changement de sexe pour 2 raisons : l'absence totale de femelles en dessous de 50 mm ; la baisse très rapide du pourcentage de mâles au-dessus de cette taille. Lorsque c'est la différence de croissance qui joue, les variations de pourcentage sont plus étalées. Ces résultats sont encore plus apparents sur les données détaillées figurant ci-après.

Longueur (mm)	Nombre d'individus	% de mâles
≤ 50	23	100,0
51 et 52	11	72,7
53 à 57	45	22,2

Les captures des chaluts-bœufs à ispis se faisant principalement sur des poissons de plus de 55 mm, l'exploitation porte presque uniquement sur les femelles. LEBLOND (1983) ne trouve que 2,1% de mâles sur un échantillon de 475 *O. ispi* capturé dans le Grand Lac avec cet engin.

### 1.3.2. Tailles de maturité sexuelle

L'échantillonnage a fourni essentiellement des adultes dans le cas de 5 espèces sur 6, de sorte que seules des limites supérieures des tailles de maturité sexuelle (T.M.S.) peuvent être indiquées.

<i>O. albus</i>	T.M.S. < 100 mm
<i>O. forgeti</i>	T.M.S. < 60 mm
<i>O. ispi</i>	T.M.S. < 55 mm
<i>O. olivaceus</i>	T.M.S. < 45 mm
<i>O. pentlandii</i>	T.M.S. < 125 mm

Pour *Orestias luteus*, des individus prépubères ont aussi été capturés, ce qui permet de calculer les tailles de maturité sexuelle selon la méthode habituelle (tabl. V). Ces tailles sont de 75 mm pour les mâles et 82 mm pour les femelles.

Dans tous les cas les tailles moyennes des adultes dans les échantillons sont bien supérieures aux T.M.S., ce qui indique un faible taux d'exploitation.

### 1.3.3. Périodes de reproduction

L'échelle de maturation adoptée pour définir les



TABLEAU V

Tailles de maturité sexuelle (T.M.S.) chez *Orestias luteus*. L, longueur standard en mm ; N, fréquences ; % M +, pourcentage de mâles en maturation ; % F +, pourcentage de femelles en maturation  
*Sexual maturity sizes (T.M.S.) for Orestias luteus*

L	N	% M+	N	% F+
65-70	4	0,0	4	0,0
75	16	50,0	10	20,0
80	13	53,9	10	20,0
85	31	77,4	22	90,9
90	80	87,5	57	78,9
95	113	96,5	122	95,6
100	105	94,3	200	99,5
105	60	93,3	128	100,0
T.M.S	77 mm		82 mm	

TABLEAU VI

Fréquences relatives bimestrielles des stades sexuels observés chez les femelles adultes des 6 espèces d'*Orestias* étudiées  
 N, nombre de femelles observées par bimestre

*Bimonthly relative frequencies of female sexual stages for the six Orestias species studied*

Bimestre	I + II	III + IV	V + VI	VII + VIII	IX + X	XI + XII
<i>Orestias albus</i> F1+F2 F3+F4 F5 F6 N	100 5		20 67 13 15		20 80 10	36 60 4 25
<i>Orestias forgeti</i> F1+F2 F3+F4 F5 F6 N	18 18 53 12 17	3 23 60 13 30	3 53 24 19 58		6 3 67 25 36	15 55 9 21 33
<i>Orestias ispi</i> F1+F2 F3+F4 F5 F6 N	95 5 366	100 65			100 39	14 86 7
<i>Orestias luteus</i> F1+F2 F3+F4 F5 F6 N	1 27 62 9 106	30 50 21 111	50 29 21 76	21 71 8 73	17 75 8 76	33 49 18 67
<i>Orestias olivaceus</i> F1+F2 F3+F4 F5 F6 N	2 21 69 8 232	3 20 68 9 176	3 24 28 45 29	20 63 17 35	7 59 34 283	1 27 66 6 307
<i>Orestias pentlandii</i> F1+F2 F3+F4 F5 F6 N	4 19 47 30 47	33 20 47 30 30	45 26 30 47	20 80 5	12 47 29 12 17	24 6 70 17

TABLEAU VII

Fréquences relatives bimestrielles des stades sexuels observés chez les mâles des 6 espèces d'*Orestias* étudiées  
 N, nombre de mâles adultes observés chaque bimestre  
*Bimonthly relative frequencies of male sexual stages for the six Orestias species studied*

Bimestre		I + II	III + IV	V + VI	VII + VIII	IX + X	XI + XII
<i>Orestias albus</i>	M1			5	100		20
	M2+M3	100	100	95		100	80
	N	7	1	21		5	10
<i>Orestias forgeti</i>	M1			25		20	20
	M2+M3	100	100	75		80	80
	N	15	5	16		10	5
<i>Orestias ispi</i>	M1	7					
	M2+M3	93				100	100
	N	15				6	3
<i>Orestias luteus</i>	M1	8		5	5	7	6
	M2+M3	92	100	95	95	93	94
	N	25	13	40	58	43	18
<i>Orestias olivaceus</i>	M1	18	50	60	50	28	9
	M2+M3	82	50	40	50	72	91
	N	28	24	5	4	64	93
<i>Orestias pentlandii</i>	M1	3		4	25		14
	M2+M3	97	100	96	75	100	86
	N	31	19	23	4	14	7

différents stades de développement des gonades est la même que celle décrite pour *Orestias agassii* et *Basilichthys bonariensis*. Rappelons brièvement la signification des principaux symboles : F1, femelle immature ou en repos sexuel; F2, femelle en tout début de maturation (prévitellogenèse); F3, femelle en maturation; F4, femelle en maturation avancée; F5, femelle mûre (présence dans l'ovaire d'œufs libres et translucides); F6, femelle en postponte; M1, mâle immature ou en repos sexuel; M2, mâle en maturation; M3, mâle mûr. Le rapport gonosomatique RGS est calculé en se référant au poids total du corps. Les résultats sont présentés par bimestre avec regroupement des deux années d'observation (tabl. VI à VIII).

Le pourcentage de femelles mûres reste élevé toute l'année pour toutes les espèces. Si on lui ajoute celui des femelles en postponte, c'est au minimum la moitié des individus, souvent beaucoup plus, qui se trouve à un stade proche de la ponte. De même les mâles sont presque tous en maturation nette en toutes saisons. Le RGS moyen des femelles évolue entre 5 et 10 %, sauf pour *O. pentlandii* pour lequel il est parfois un peu plus faible. Il s'agit de valeurs élevées si l'on se rappelle que chez une femelle

immature ou en prévitellogenèse le RGS reste inférieur à 1 %. Au niveau de l'espèce, non seulement la reproduction ne s'arrête jamais, mais encore elle reste toujours assez intense. Les rares baisses d'intensité que l'on peut remarquer dans les tableaux ne sont pas forcément significatives compte tenu d'un échantillonnage parfois réduit. En ce qui concerne *O. ispi*, la littérature offre quelques données complémentaires : des femelles mûres en nombres parfois importants — mais le pourcentage par rapport à l'ensemble des femelles n'est pas indiqué — ont été observées en mars et juillet 1982 par LEBLOND; en août 84 par VAUX *et al.*, en juillet-août 81 et janvier-février 82 par TREVIÑO *et al.*

Après la première maturation, les adultes ne retournent pas au repos sexuel : les pourcentages de femelles F1 et F2 et de mâles M1 restent nuls ou infimes. De plus, l'observation des ovaires des femelles mûres montre la présence, outre celle des œufs ovulés, d'ovocytes en nette vitellogenèse dont le diamètre est de l'ordre de la moitié de celui des œufs mûrs. Cela se traduit par un rapport gonosomatique qui reste élevé chez les femelles en postponte, de l'ordre de 4 à 7 % (tabl. IX). La vie sexuelle des adultes de ces 6 espèces d'*Orestias* est

TABLEAU VIII

Variations du rapport gonosomatique RGS chez les femelles  
RGS, RGS moyen; v, variance du RGS; N, fréquence  
*Female gonosomatic index variations*

Bimestre		I + II	III + IV	V + VI	VII + VIII	IX + X	XI + XII
Orestias albus	$\overline{\text{RGS}}$	6,5		6,7		8,9	8,7
	v	1,06		8,86		12,27	12,93
	N	3		15		10	25
Orestias forgeti	$\overline{\text{RGS}}$	6,8	7,7	3,9		8,8	4,4
	v	2,07	4,76	2,83		3,30	3,04
	N	12	27	20		28	25
Orestias ispi	$\overline{\text{RGS}}$	8,6	11,0			11,8	10,4
	v	9,53	7,24			7,10	5,34
	N	86	20			38	7
Orestias luteus (L $\geq$ 100)	$\overline{\text{RGS}}$	7,6	6,9	5,2	9,0	8,5	6,7
	v	8,01	7,37	5,35	14,45	8,37	7,54
	N	79	55	66	63	71	56
Orestias olivaceus	$\overline{\text{RGS}}$	7,6	6,4	6,0	7,1	6,9	5,6
	v	3,46	10,04	16,36	6,94	7,68	7,08
	N	96	115	28	22	156	71
Orestias pentlandii	$\overline{\text{RGS}}$	4,6	2,9	4,4	8,1	3,6	4,4
	v	6,00	1,34	6,62	22,93	7,74	1,24
	N	41	30	46	5	13	17

donc caractérisée, comme celles d'*O. agassii* et *Basilichthys bonariensis*, par une succession ininterrompue de cycles 3  $\rightarrow$  4  $\rightarrow$  5  $\rightarrow$  6 et retour aux stades 3 ou 4, depuis la maturité jusqu'à la mort, les différents cycles individuels n'étant pas synchronisés.

Le cas d'*O. ispi* doit être examiné de plus près. Contrairement aux autres espèces, les pêches expérimentales et les pêches d'exploitation observées ont été faites sur les groupes de reproducteurs lorsque ceux-ci se rassemblent en eaux superficielles et se rapprochent des côtes pour la fraye, donc en dehors du domaine vital principal de l'espèce (paragr. 1.2.1.). La composition et l'état sexuel de cette fraction migratrice peuvent être assez différents de ceux de l'ensemble de la population, dont les individus prêts à la fraye se sépareraient à intervalles qui paraissent fréquents et rapprochés (paragr. 1.3.6.).

### 1.3.5. Fécondité

Avant l'oviposition, les œufs ovariens détachés du follicule sont d'assez grande taille : *O. albus*, 2,1 à 2,3 mm; *O. forgeti*, 1,6 à 1,8 mm; *O. ispi*, 1,3 à 1,6 mm; *O. luteus*, 1,8 à 2,2 mm; *O. olivaceus*, 1,8 à 2,3 mm et *O. pentlandii*, 1,9 à 2,2 mm. Ces œufs sont

plus lourds que l'eau, translucides, gluants, souvent teintés de jaune. Leur nombre est assez difficile à estimer puisqu'ils s'échappent facilement du corps de la femelle. Il a été évalué sur des ovaires très développés paraissant intacts.

Espèce	Longueur des femelles	Nombre d'œufs mûrs	Auteurs
<i>O. albus</i>	135	111	LOUBENS
<i>O. forgeti</i>	72	353	LOUBENS
<i>O. ispi</i>	71 à 82	64 à 326	LOUBENS
	(4 individus)		
	63 à 74	160 à 400	VAUX <i>et al.</i>
<i>O. olivaceus</i>	(6 individus)		
	48 à 66	51 à 140	LOUBENS

Pour cette dernière espèce, il y a eu 11 dénombrements qui permettent de calculer la relation suivante entre le nombre d'œufs mûrs Y et la longueur standard L en mm :

$$Y = 2,42L - 40; \text{ coefficient de corrélation } r = 0,59$$

Tous ces *Orestias*, ainsi qu'*O. agassii*, produisent donc des œufs démersaux adhésifs en petit nombre. La fécondité relative moyenne par gramme de poisson et par ponte est de 27 pour *O. ispi* et de 19 pour *O. olivaceus*. Ces valeurs faibles devraient être

TABLEAU IX

Rapport gonosomatique des femelles mûres F5 et des femelles en postponte F6 chez les 6 espèces étudiées  
s, écart-type; N, nombre d'observations  
*Ripe (F5) and postlaying (F6) female gonosomatic index*

Espèce	F5				F6		
	RGS	s	N	intervalle	RGS	s	N
<i>Orestias albus</i>	9,2	3,5	31	2,5 - 17,0			
<i>Orestias forgeti</i>	9,6	3,9	48	4,0 - 18,5	4,9	2,2	25
<i>Orestias ispi</i>	10,1	3,0	125	2,5 - 19,5	6,8	1,8	12
<i>Orestias luteus</i>	8,6	2,8	302	1,5 - 19,0	5,0	2,2	66
<i>Orestias olivaceus</i>	8,1	3,1	371	1,0 - 25,0	4,8	1,9	113
<i>Orestias pentlantii</i>	6,5	2,7	46	2,5 - 15,5	3,6	1,4	41

corrigées par le nombre annuel de pontes qui n'est pas connu.

### 1.3.6. Modalités de la fraye

BUSTAMANTE et TREVIÑO (1977) donnent quelques indications sur la fraye d'*O. ispi* et *O. penllandii* basées sur l'observation des pêches locales et sur leurs propres pêches exploratoires dans la partie septentrionale du Grand Lac et la baie de Puno.

Les zones de fraye d'*O. ispi* sont les zones littorales présentant des eaux très limpides et une abondante végétation submergée formée de mousse, d'algues filamenteuses et d'une plante appelée « Ilumi » que ces auteurs classent dans les graminées mais qui est probablement *Potamogeton striotus* dont le port est allongé et les feuilles filiformes (COLLOT *et al.*, 1983). Des œufs mûrs collés sur certaines de ces plantes amenées à terre au cours des opérations de pêche ont été aperçus.

Les bancs d'ispis s'approchent des rives pendant la nuit. L'arrivée ou la présence d'un banc peut être repérée par le rassemblement des oiseaux aquatiques, par l'odeur et par la présence de résidus graisseux formant des pellicules iridescentes à la surface de l'eau. Le poisson reste quelques heures dans la zone de fraye, puis disparaît pour revenir les nuits suivantes, et cela jusqu'à 15 nuits consécutives.

Quant à *O. penllandii*, les reproducteurs s'approchent des rives, principalement en hiver, et frayent en eaux peu profondes (2 à 5 m). Des œufs ont été trouvés sur les filets et les plantes aquatiques.

Il est presque certain que les autres espèces frayent également dans la ceinture végétale et déposent leurs œufs sur la végétation aquatique, étant donné la nature de ces œufs et les lieux où ont été capturés les géniteurs.

Les œufs mûrs sont déposés en plusieurs fois par petits groupes dans un laps de temps assez long,

quelques heures ou quelques jours, sinon on s'expliquerait mal la rencontre aussi fréquente dans les captures de femelles ayant ovulé et présentant des RGS très variables (tabl. IX).

### 1.4. ÉTUDE DE LA CONDITION

Les variations du coefficient de condition  $K = 10^5 PL^{-3}$  (P en gramme, L en millimètre) ont été étudiées chez les deux espèces pour lesquelles les échantillons sont assez importants, *O. luteus* et *O. olivaceus*. Bien que faible dans les deux cas, l'influence de la taille sur la condition a été éliminée en ne considérant que des intervalles de longueur standard d'amplitude restreinte, 88-112 mm pour *O. luteus* et 50-69 mm pour *O. olivaceus*. La condition ne variant pas avec le sexe, les mâles et les femelles ont été réunis.

Pour *O. luteus*, une étude préalable a montré une grande hétérogénéité des échantillons non liée à la saison, qui a rendu nécessaire une étude détaillée par zone. On voit alors apparaître (tabl. X), d'une part la stabilité de la condition dans une zone donnée, d'autre part des variations régionales importantes entre la zone de Calata ( $\bar{K} = 4,02$ ) et celle de Taraco ( $\bar{K} = 4,40$ ). On peut ajouter à ces données celles concernant la zone de Huarina où la valeur moyenne de K n'atteint que 3,79 (N = 63). Ces variations régionales pourraient être d'origine génétique, car les principaux facteurs écologiques ne semblent pas varier sensiblement d'une zone à l'autre. Il y aurait, chez ces poissons peu mobiles, panmixie incomplète avec début de différenciation des stocks géniques. Cela confirme la nécessité d'être très prudent dans la création de nouvelles espèces et de ne procéder à de telles créations qu'après des études approfondies.

Pour *O. olivaceus*, les résultats (tabl. X) ne montrent pas non plus de cycle saisonnier de la condition. Il apparaît une certaine hétérogénéité que

TABLEAU X

Variations du coefficient de condition K chez *Orestias luteus* et *O. olivaceus*  
 v, variance; N, effectif  
 Condition index (K) variations for *Orestias luteus* and *O. olivaceus*

Mois	Orestias luteus						Orestias olivaceus		
	Calata			Taraco			Petit lac		
	$\bar{K}$	v	N	$\bar{K}$	v	N	$\bar{K}$	v	N
I				4,44	0,180	128	3,24	0,096	74
II	4,05	0,124	19				3,31	0,175	128
III				4,24	0,155	92	3,36	0,105	65
IV	3,86	0,137	21				3,18	0,154	72
V	4,03	0,243	32	4,56	0,220	64	3,42	0,189	65
VI	4,00	0,192	27				3,32	0,044	12
VII				4,41	0,150	67	3,46	0,257	20
VIII				4,45	0,186	77	3,28	0,075	18
IX							3,36	0,195	303
X				4,36	0,177	87			
XI	4,05	0,196	23				3,37	0,141	199
XII	4,08	0,164	34				3,42	0,152	76
Tous	4,02		156	4,40		515	3,34		1022

l'on peut mettre aussi probablement sur le compte de variations phénotypiques régionales chez ce petit poisson inféodé aux herbiers, comme tend à le montrer la valeur moyenne de K pour la zone de Huarina ( $\bar{K} = 3,09$  pour 138 individus), nettement plus faible que la moyenne générale.

Pour ces deux espèces comme pour *O. agassii* et *Basilichthys bonariensis* (op. cit.), il n'y a pas de variations saisonnières de la condition en raison de la stabilité de l'ambiance organique et inorganique.

#### 1.5. RÉGIME ALIMENTAIRE

Les régimes alimentaires des 6 espèces d'*Orestias* étudiées sont assez mal connus, même en ce qui concerne *O. luteus* et *O. ispi* pour lesquels certaines données quantitatives sont disponibles. En outre certains travaux péruviens n'ont pas été publiés et ne sont connus que par quelques indications figurant dans le travail de synthèse de HANEK (1982).

##### 1.5.1. *O. albus*

5 contenus stomacaux d'individus compris entre 101 et 134 mm ont été examinés : tous contenaient uniquement des petits *Orestias* de 39 à 52 mm. LAUZANNE (1982) signale la présence de gastéropodes et bivalves, mais aussi de nombreux restes de poissons dont probablement *O. agassii*. *O. albus* paraît donc être le seul *Orestias* ichthyophage, même si quelques poissons ont été trouvés dans l'estomac de certains *O. luteus* et *O. penlandii*.

##### 1.5.2. *O. forgeti*

Nos propres observations portant sur 8 estomacs et celles de LAUZANNE (1981) montrent que cette espèce se nourrit uniquement de zooplancton.

##### 1.5.3. *O. ispi*

Cette espèce a été signalée, dès sa description en 1981 par LAUZANNE, comme zooplanctophage strict, caractéristique confirmée par la suite par tous les auteurs qui se sont intéressés à ce poisson.

LEBLOND (1983) a étudié le rythme journalier de nutrition d'*Orestias ispi* dans le Petit Lac et la partie méridionale du Grand Lac. Les échantillons ont été obtenus en mars et juillet 1982 grâce à des pêches au chalut-bœuf faites en bordure de la côte sur des fonds de 3 à 18 mètres. Le coefficient moyen de réplétion s'élève dans la matinée pour atteindre son maximum vers le milieu de la journée. Il se maintient élevé durant l'après-midi et pendant les premières heures de la nuit. Il diminue ensuite et devient très faible durant la deuxième moitié de la nuit. L'alimentation est donc principalement diurne mais le problème de la représentativité de l'échantillonnage (paragr. 1.2.1.) se pose là aussi.

Les échantillons de VAUX *et al.* (op. cit.) sont sans doute plus représentatifs de l'ensemble des *O. ispi*. Les travaux ont porté sur des adultes de 4 à 8 cm capturés à 25 mètres de profondeur. Les estomacs de ces poissons contenaient des quantités égales de

*Daphnia pulex* et *Boeckella titicacae*, alors que dans le milieu le copépode était environ 12 fois plus abondant que le cladocère. Pour *Daphnia pulex* il y a sélection positive aussi bien pour les petits individus (moins de 1 mm) que pour les grands (plus de 1 mm). Pour *Boeckella titicacae*, il y a sélection négative pour les petits individus, et pas de sélection pour les grands. Ces résultats ne peuvent s'expliquer par les dimensions des intervalles libres existant entre les branchiospines, la distance moyenne interbranchiospinale étant de 0,22 mm seulement (VAUX *et al.*). Ils peuvent s'expliquer par contre par le comportement alimentaire. Rappelons en effet que JANSSEN (1976) a décrit pour le zooplanctophage *Alosa pseudoharengus*, trois sortes de comportement en fonction de la taille du prédateur et de la densité des proies : le filtrage (nage rapide, bouche grande ouverte) qui n'entraîne pas de sélection autre que celle due au filtre branchiospinal ; la chasse, au cours de laquelle le poisson modifie son mouvement, tourne la tête vers la proie et l'avale d'un mouvement très rapide (il y a sélection des plus gros zooplanctontes) ; le gobage, qui consiste pour le prédateur à ouvrir et fermer la bouche continuellement mais plus lentement et sans modification de son mouvement de nage. Le comportement de chasse a lieu dans un milieu où la densité des proies est faible, ce qui était le cas de la zone du lac étudiée par VAUX *et al.* : 6,70 individus par litre pour *Boeckella titicacae* et 0,54 individu par litre pour *Daphnia pulex*. Ces auteurs ont d'ailleurs observé un tel comportement chez des *O. ispi* gardés en aquarium.

#### 1.5.4. *O. luteus*

32 tubes digestifs d'*O. luteus* de 76 à 112 mm ont été examinés et ont fourni les pourcentages d'occurrence suivants : zooplancton, 22 % ; mollusques, 72 % ; amphipodes, 39 %. Les gastéropodes apparaissent deux fois plus souvent que les bivalves.

Ces données sont en accord avec les indications de BUSTAMANTE et TREVIÑO (1977), HANEK (1982) et LAUZANNE (1982) qui précise que les jeunes se nourrissent surtout de cladocères et amphipodes et les adultes de mollusques.

#### 1.5.5. *O. olivaceus*

Nous avons examiné 12 estomacs d'*O. olivaceus* avec les pourcentages d'occurrence suivants : amphipodes, 50 % ; algues filamenteuses, 17 % ; gastéropodes, 33 % ; larves d'insectes, 25 %. LAUZANNE (1982) indique avoir rencontré de très grandes quantités de gastéropodes et quelques ostracodes.

#### 1.5.6. *O. pentlandii*

Les estomacs des 10 individus examinés (138 à 162 mm) renfermaient uniquement du zooplancton,

ce qui est en accord avec les observations de BUSTAMANTE et TREVIÑO, et celles de LAUZANNE, qui précise que les cladocères dominent. HANEK (1982) cite une étude de MUÑIZ (1977) : la base de l'alimentation est le zooplancton, surtout les cladocères, mais on trouve aussi des poissons et des algues.

Les régimes alimentaires des principales espèces étudiées dans ce travail et les précédents se répartissent donc de la façon suivante, en ce qui concerne les adultes :

- 3 espèces zooplanctophages, *O. forgeti*, *O. ispi* et *O. pentlandii* ;
- 2 espèces benthophages à tendance malacophage, *O. luteus* et *O. olivaceus* ;
- 1 espèce euryphage, *O. agassii* ;
- 3 espèces ichthyophages, *O. albus*, *Basilichthys bonariensis* et *Salmo gairdneri*.

On remarque l'absence de détritivores et de macrophytophages.

### 1.6. PARASITISME

Le parasitisme par des vers est un phénomène courant chez les poissons du lac Titicaca. Nous avons souvent observé dans la cavité coelomique d'*Orestias agassii*, *O. ispi*, *O. olivaceus* et *O. forgeti* un Plathelminthe de grande taille qui serait, d'après HANEK (1982), *Ligula intestinalis*. La cavité crânienne de plusieurs espèces d'*Orestias* est envahie par un *Diplostomum sp.*, et les muqueuses du tube digestif de *Basilichthys bonariensis* par *Hidruris basilyctensis* (HANEK, 1982). L'abondance des ligules est particulièrement frappante chez *O. forgeti*, ce qui nous a conduit à faire une étude quantitative sommaire des relations entre l'hôte et le parasite en notant systématiquement la présence ou l'absence du parasite, leur nombre et leur poids total.

Si la moitié environ des *O. forgeti* observés est parasitée, il y a de fortes variations en fonction de la taille et de l'engin de capture (tabl. XI). Un individu sur 7 seulement renferme au moins un parasite chez les petits spécimens ; cette proportion atteint les trois quarts chez les grands. D'autre part la proportion des parasités est beaucoup plus élevée chez les individus capturés au chalut-bœuf. Il est probable que ces individus, alourdis par le poids parfois considérable de leurs parasites, ont une nage maladroite et lente qui les rendent plus vulnérables. La véritable proportion des parasités dans la population est sans doute plus proche de celle observée dans les captures aux filets maillants que de celle observée dans les captures au chalut-bœuf. Elle est néanmoins considérable.

Le nombre moyen de parasites par hôte est égal à 2,73. Il croît avec la taille, passant de 1,5 pour des hôtes de 60-65 mm à 4,2 chez les *O. forgeti* d'au

TABLEAU XI

Variations du taux de parasitisme chez *Orestias forgeti* en fonction de la taille et de l'engin de capture  
% P, pourcentage d'individus parasités; N, effectif  
*Parasitism rate variations for Orestias forgeti according to size and fishing device*

L (mm)	Filets		Chaluts-boeufs		Total	
	% P	N	% P	N	% P	N
< 60	14,3	7			14,3	7
60 - 69	12,3	65	33,3	3	13,2	68
70 - 79	31,9	47	74,5	35	50,0	82
80 - 89	42,9	14	88,9	36	76,0	50
≥ 90	100,0	5	72,4	29	76,5	34
Total	25,4	138	77,7	103	47,7	241

moins 90 mm. L'individu le plus parasité renfermait 12 plérocercoides. Ces larves atteignent généralement 10 à 20 cm, soit plusieurs fois la longueur de l'hôte. La longueur maximale observée est de 420 mm pour une femelle de 87 mm. Le rapport du poids des parasites au poids de l'hôte (non compris ses parasites) s'élève aussi avec la taille de 18% à 42% en moyenne chez les *O. forgeti* d'au-moins 90 mm (valeur maximale, 74,5%). Il s'agit de valeurs très élevées si on les compare à celles que l'on trouve dans la littérature. JOYEUX et BAER (1961) donnent une valeur maximale de 23% pour les *Ligula intestinalis* observés chez de nombreux poissons d'eau douce de l'hémisphère Nord. MEAKINS (1974) donne des pourcentages oscillant entre 12 et 27% pour les plérocercoides de *Schistocephalus solidus* parasitant *Gasterosteus aculeatus*.

La relation longueur-poids est évidemment fortement modifiée par la présence des parasites (tabl. XII), le coefficient  $b$  de la relation  $P = aL^b$

étant beaucoup plus élevé chez les individus parasités. Par contre il n'y a pas de différence sensible si l'on compare les individus non parasités et les parasités sans leurs parasites : le parasitisme ne semble donc pas entraîner de changement de forme autre que le gonflement de la cavité abdominale.

La castration parasitaire est certaine, au point que, parfois, l'extrême réduction des gonades ne permet plus la reconnaissance du sexe. Le RGS moyen des femelles non parasitées atteint 7,8% contre seulement 3,5% chez les femelles parasitées qui arrivent rarement au stade 5. Plus directement on note une corrélation négative nette ( $r = -0,74$  pour un seuil de signification de  $-0,35$ ) entre le RGS et le RPS (rapport du poids des parasites au poids du parasité) observée sur 33 femelles adultes parasitées.

## 2. *Salmo gairdneri* (truite arc-en-ciel)

### 2.1. HISTOIRE DE L'INTRODUCTION ET DE L'EXPLOITATION

Quatre espèces de Salmonidae ont été introduites à partir de 1939 dans le lac Titicaca : *Salvelinus namaycush*, *Salvelinus fontinalis*, *Salmo trutta* et *Salmo gairdneri*. Les déversements de *Salvelinus* furent peu nombreux et peu abondants, semble-t-il. En tous cas les deux espèces ne s'adaptèrent pas à leur nouveau milieu. *Salmo trutta* était commun vers 1970 dans la rivière Llave (EVERETT, 1973). Actuellement, on ne rencontre plus dans le lac Titicaca que *Salmo gairdneri* qui a été également introduit avec succès dans de nombreux autres lacs andins.

Les premières truites arc-en-ciel ont été apportées en 1941 ou 1942 dans la pisciculture de Chucuito, près de Puno (Pérou), en provenance probablement des États-Unis, bien que BUSTAMANTE et TREVIÑO (1977) indiquent comme lieu d'origine la pisciculture de Lautaro au Chili. 19 millions d'estivaux ont été déversés de 1941 à 1969 (COUTTS, 1983). Les

TABLEAU XII

Relations  $P = aL^b$  entre le poids en gramme et la longueur standard en mm chez *Orestias forgeti*  
DDR, droite de régression de P en L; AMR, axe majeur réduit; r, coefficient de corrélation  
*Length-weight relationships for Orestias forgeti*

Catégorie d'individus	Droite	$a \times 10^5$	b	r	Echantillon
non parasités	DDR	1,3082	3,092	0,94	121 individus de 53 à 107 mm
	AMR	0,5387	3,302		
parasités (poids total)	DDR	0,2029	3,567	0,95	68 individus de 58 à 117 mm
	AMR	0,0891	3,755		
parasités (poids de l'hôte seul)	DDR	0,5906	3,268	0,97	66 individus de 58 à 117 mm
	AMR	0,3674	3,376		

empoisonnements ont continué ensuite au rythme de 700 000 par an (LABA, 1979).

A partir de 1948, la pêche à la traîne, d'abord sportive puis commerciale, devint active dans tout le lac. On capturait alors des individus de plus de 10 kg (GILSON, 1964). Le record serait un spécimen de 122 cm et 22,7 kg (MATSUI, 1962). On commença à utiliser des filets maillants à partir de 1952. Les filets supplantèrent rapidement la traîne qui n'est plus employée actuellement.

Les truites furent d'abord vendues fraîches sur les marchés régionaux jusqu'à La Paz, Arequipa, Cuzco. A partir de 1961, des conserveries furent installées et leurs produits exportés aux États-Unis et en Europe. Il y eut jusqu'à 5 conserveries qui traitèrent en 1965 500 tonnes de truites. Très rapidement ensuite, la production des conserveries déclina et elles fermèrent en 1970 (EVERETT, 1973).

Actuellement l'exploitation par des filets maillants de surface se poursuit, essentiellement dans les eaux péruviennes. La production est écoulée à l'état frais ou fumé sur les marchés régionaux. Elle a été estimée au Pérou, pour une période d'un an étalée sur 1979 et 1980, à 889 tonnes (HANEK, 1982). Elle est donc au total d'environ 1 000 tonnes si on inclut la petite production bolivienne.

Cette dernière phase de l'exploitation montre que la situation est moins mauvaise que ne le laissent penser les travaux d'EVERETT qui aboutissaient à un rendement annuel soutenu de 350 tonnes. Cet auteur a étudié l'effort de pêche et la production de la pêche orientés vers les conserveries, à l'exclusion de la pêche orientée vers l'autoconsommation ou la vente des truites fraîches ou fumées, car les seules données disponibles étaient les nombres de voyages des camions collecteurs de truites travaillant pour les conserveries et la production de ces conserveries. Son estimation du rendement annuel soutenu est donc fondée sur des données partielles, la production totale de truites arc-en-ciel au cours des années 60 étant inconnue. La chute de la production des conserveries et leur fermeture peut avoir été due à la surpêche. Elle peut avoir été causée aussi ou surtout par la modification du marché mondial de la truite. C'est précisément au cours des années 60 que la pisciculture de *Salmo gairdneri* s'est énormément développée. En France par exemple, elle a quadruplé de 1960 à 1970, passant de 2 500 à 10 000 tonnes. Dans ces conditions, les conserveries du lac Titicaca ont dû se trouver confrontées à un problème de prix insoluble par rapport à un produit frais généralement mieux apprécié.

## 2.2 BIOLOGIE

Ce résumé de la biologie de *Salmo gairdneri* dans le lac Titicaca est basé sur les travaux d'EVERETT (1971

et 1973), de BUSTAMANTE et TREVIÑO (1977), de HANEK (1982), qui a compilé les travaux des auteurs péruviens, et sur quelques observations personnelles faites de novembre 1979 à février 1981 dans la partie bolivienne du lac. En outre LAUZANNE et FRANC (1979) ont étudié les truites arc-en-ciel du lac de Khara Kkota (fig. 1), où existe depuis 1975 une population isolée du lac. Au total la biologie de l'espèce reste mal connue, surtout dans ses aspects quantitatifs. Nous donnons à la suite les relations entre les différentes sortes de longueur généralement utilisées, exprimées en millimètre, ainsi que la relation poids-longueur, établies d'après nos résultats.

longueur total = 1,150 longueur standard + 6,6;  
r = 1,000

longueur à la fourche = 1,110 longueur standard + 1,7; r = 1,000

log poids du corps = 3,2169 log longueur stand.  
- 5,2226; r = 0,995

*Salmo gairdneri* habite tout le Grand Lac et une petite partie du Petit Lac (Région de Chua et de Calata). Ce poisson occupe la zone côtière, non comprise la ceinture de totoras, et toute la zone pélagique. Il vit dans les eaux superficielles comme l'indique le mode de pêche (filets maillants de surface fixes ou dérivants), mais on ne sait pas jusqu'à quelle profondeur il pénètre. La taille des individus pris dans le lac est très variable : 165 à 555 mm dans nos observations, 160 à 750 mm environ dans celles d'EVERETT. Les plus jeunes individus vivent dans les rivières où ils ont été pêchés à plusieurs reprises, en particulier dans la rivière Ramis.

Les adultes ou prépubères commencent à se rassembler près des embouchures des grandes rivières au début de la saison des pluies en décembre. La montaison dure pendant toute la saison des pluies avec un maximum qui semble se situer en février lorsque le débit des cours d'eau est à son niveau le plus élevé. Les filets pullulent pendant toute cette période dans les zones proches des embouchures, comme nous l'avons constaté pour la rivière Suhez (baie d'Escoma) en 1980. Il semble que toutes les grandes truites soient capturées au passage, car les échantillons en provenance des rivières ne renfermaient en tout et pour tout que 12 truites de plus de 24 cm (EVERETT, 1973).

La fraye commence dans les zones de gravier des cours moyens et supérieurs en avril, et atteint son maximum en juin et juillet. Durant ces deux mois, des reproducteurs de petite taille — environ 15 cm pour les mâles et 22 cm pour les femelles — ont été aperçus en train de frayer. En octobre, on pêche dans les rivières péruviennes de petites truites de 3 à 4 cm. On ne sait rien sur la proportion des individus qui réussissent à arriver jusqu'aux frayères et



*a fortiori* sur celle des adultes qui retournent au lac après la reproduction.

Le cycle d'évolution des gonades montrent un début de maturation en décembre, suivi d'une élévation progressive du R.G.S. qui atteint, pour les individus mûrs pris dans la zone littorale, un maximum d'environ 16% pour les femelles et 9% pour les mâles. Ce maximum se produit en juin pour les femelles, dès le mois d'avril pour les mâles. Par contre les individus pris au large dans le Grand Lac sont en repos sexuel de juin à novembre d'après nos observations, il est vrai peu nombreuses (une quinzaine de spécimens). Les tailles de maturité sexuelle ne sont pas connues avec précision. On trouve des adultes en maturation avancée à partir de 13 cm pour les mâles, 18 cm pour les femelles. Le nombre d'œufs mûrs est compris entre 1 600 et 8 000 pour des femelles de 30 à 60 cm. LAUZANNE et FRANC (*op. cit.*) ont donné des résultats très semblables, que ce soit au sujet du R.G.S. ou de la fécondité.

La croissance a été estimée par EVERETT (1973) à partir des captures obtenues avec des araignées (mailles de 38, 50, 63,5 et 76 mm de nœud à nœud) en utilisant la méthode de Petersen. La truite arc-en-ciel atteindrait 342 mm à 2 ans, 474 mm à 3 ans, 553 mm à 4 ans, 613 mm à 5 ans et 658 mm à 6 ans. Ces résultats doivent être considérés comme préliminaires en raison du mode d'échantillonnage (sélectivité des filets maillants et petit nombre de types de mailles utilisées), de la zone d'échantillonnage réduite à une bande de 3 km le long du rivage alors que la truite occupe tout le lac, d'une progression des modes peu claire et d'une méthode de décomposition des distributions dont la correspondance avec le réel est inconnue. Les examens d'écaillés et d'otolithes faits par EVERETT n'ont pas donné de résultats.

LAUZANNE et FRANC (*op. cit.*) fournissent une bonne estimation de la croissance durant la première année pour les truites arc-en-ciel du lac de Khara Kkota. Leurs pêches, faites au moment du maximum de la fraye en juin et juillet, mettent en évidence un groupe de jeunes truites de 8 à 20 cm (N = 124, longueur standard moyenne 14,7 cm) dont l'âge moyen est de 1 an. La croissance des jeunes truites du bassin du Titicaca est probablement très semblable.

Passée la première année, on sait que la croissance de *Salmo gairdneri* peut être très rapide en mer ou dans les grands lacs. LAURENT (1965) a montré par des marquages qu'elle atteignait dans le lac Léman plus de 18 cm et plus de 500 g en 7 mois à partir d'individus dont la taille moyenne au lâcher était de 16,6 cm. La température moyenne de l'eau superficielle dans le lac Léman est de 12,5 °C, valeur égale à celle du lac Titicaca. Dans le lac Vättern (Suède), des milliers de truites arc-en-ciel marquées, d'une taille

moyenne de 21 cm, ont été introduites de 1964 à 1968. Plusieurs centaines ont été recapturées. Leur taille moyenne atteignait 55 cm après deux ans de séjour dans le lac malgré le long arrêt de croissance hivernal (GRIMAS *et al.*, 1972a). Les *Salmo gairdneri* du lac Titicaca jouissent d'excellentes conditions de vie (température stable à 11-14 °C, eaux bien oxygénées, nourriture abondante, concurrence réduite). Leur croissance doit être aussi très rapide comme l'indique l'excellent état d'embonpoint de tous les individus capturés.

En ce qui concerne l'alimentation, les truites arc-en-ciel vivant dans les rivières se nourrissent surtout d'insectes aquatiques (62% en volume) et de poissons (14%). Dans les eaux péruviennes du Grand Lac, les exemplaires de moins de 27 cm (N = 207) s'alimentent surtout d'amphipodes (62%), d'insectes (18%) et de poissons (17%); ceux de 27 à 46 cm (N = 122), essentiellement de poissons (76%) dont un tiers sont des ispis, les autres n'ayant pas été identifiés (HANEK, 1982). Nos propres observations dans les eaux boliviennes montrent le même changement progressif de régime en fonction des deux facteurs liés taille-domaine vital. Dans les estomacs de 13 truites de 195 à 323 mm prises au voisinage des côtes, il y avait 61 *O. ispi*, 9 *Basilichthys bonariensis* d'une dizaine de centimètres, d'assez nombreux insectes, quelques amphipodes et crustacés; dans ceux de 9 truites de 317 à 558 mm prises au large sur des fonds dépassant 25 m, nous avons trouvé 219 *O. ispi* de 45 à 70 mm et 3 petits *B. bonariensis*. On peut remarquer dans toutes ces observations l'absence dans les contenus stomacaux, des *Orestias* périmacrophytiques et benthiques pourtant très abondants dans ou à proximité de la ceinture végétale. Sans doute ces *Orestias* ont-ils le temps de se réfugier dans la végétation aquatique, trop dense pour que les truites les y suivent.

Dans le lac de Khara Khota les *S. gairdneri* de 15 à 20 cm (N = 35) se nourrissent d'amphipodes (66% en volume) et d'insectes (27%); ceux de 30 à 45 cm (N = 16), de mollusques (76%), d'amphipodes (14%) et de quelques poissons (6%). Dans ce lac, la faune ichthyologique très appauvrie ne renferme qu'une seule autre espèce, *O. polonorum*.

L'ensemble de ces résultats montre que la truite en arc-en-ciel se nourrit de tous les organismes disponibles près du fond ou dans la colonne d'eau qu'elle occupe, mais que la densité des fourrés aquatiques l'empêche de profiter de l'abondante faune ichthyologique benthique.

Le seul poisson prédateur possible est *Basilichthys bonariensis*. Aucune truite n'a été observée dans les estomacs de ce poisson, sans doute parce que les *S. gairdneri* vivant dans le lac ont une taille trop grande. Il n'y a pas non plus de cannibalisme.

### 2.3. AMÉLIORATION DE L'ÉTAT DES STOCKS

La phase sensible du cycle vital de *Salmo gairdneri* est celle qui se passe en rivière pour la reproduction et le développement des jeunes. Si le lac Titicaca est grand, ses cinq affluents principaux sont de taille médiocre. Quatre sont situés au Pérou, le Huancané, le Ramis, le Coata et le Llave. Le Suchez, le plus petit des 5, prend naissance au Pérou mais achève son cours en Bolivie. Tous les cinq aboutissent au Grand Lac (fig. 1).

Le régime de ces rivières est très irrégulier (CARMOUZE, AQUIZE JAEN, 1981). Si les débits maximaux de février-mars s'étagent de 19 m<sup>3</sup>/s pour le Suchez à 233 m<sup>3</sup>/s pour le Ramis et provoquent un bon appel des reproducteurs, les débits de saison sèche sont très faibles. En juin-juillet, période d'intensité maximale de la fraye, ils varient de 3 à 4 m<sup>3</sup>/s (Suchez) à une vingtaine de mètres cubes par seconde (Ramis). Il s'agit de débits observés à l'embouchure, ceux des différentes branches qui constituent les cours moyens et supérieurs où les nids sont construits, étant évidemment beaucoup plus faibles. Il y a en outre de fortes variations annuelles : en août 1965 par exemple, le débit du Suchez est tombé à 0,65 m<sup>3</sup>/s. On voit donc que l'espace vital disponible au moment de la fraye est très réduit et que la pêche des reproducteurs est très facile, que ce soit à la dynamite comme l'ont signalé plusieurs auteurs — de nombreuses mines sont établies dans ces régions et les explosifs abondent — ou même à la main comme l'ont constaté LAUZANNE et FRANC dans l'affluent du lac de Khara Khota. De plus, des pollutions chimiques par lavage des minerais ou du linge dans les cours d'eau, sont probables. Les débits ne remontent sensiblement qu'en décembre de sorte que l'espace vital offert aux alevins pendant les premiers mois de leur existence reste réduit et sensible à toutes les formes de dégradation et de pollution.

Une bonne protection des principaux cours d'eau, avec en particulier l'interdiction d'y faire quelque pêche que ce soit, est donc indispensable. Dans les zones lacustres voisines des embouchures, il faut laisser en permanence un large chenal de circulation tant que les périodes de montaison et d'avalaison ne seront pas bien connues. Une fois ces mesures prises et respectées, il faudra suivre de près l'évolution de la pêche. Il est possible que le stock de reproducteurs dans certaines rivières soit déjà trop faible et que des empoisonnements sous des formes à déterminer soient nécessaires. Les meilleurs résultats semblent être obtenus par des déversements de truitelles d'une vingtaine de centimètres dans les zones côtières lacustres (GRIMÁS *et al.*, 1972b; LAURENT, 1972).

### 3. Problèmes d'aménagement piscicole du lac Titicaca

Des efforts d'aménagement de la production piscicole, dont LABA (1979) retrace l'historique, ont été entrepris depuis 1935 dans le lac Titicaca. A cette date, on ne connaissait à peu près rien sur les poissons du lac, et pas grand-chose non plus sur sa limnologie ; aussi les premières interventions se sont-elles faites à l'aveuglette.

Les données historiques dont on dispose sur la pêche et l'abondance des espèces consistent généralement en opinions, souvent excessives, dont les fondements ne sont pas fournis, et parfois contradictoires. LABA (1979) par exemple estimait que la pêcherie de subsistance avait pratiquement disparu. Au moment même où il écrivait cela, TREVIÑO *et al.* (1980), cité par HANEK (1982), évaluaient la production de la pêche dans la partie péruvienne du lac (soit 55,5 % de la superficie totale), à 6327 tonnes, et ORLOVE (1979) cité par COUTTS (1983) indiquait 8000 tonnes pour tout le lac. Il convient néanmoins d'essayer d'analyser les conséquences de ces efforts d'aménagement et d'en proposer éventuellement certains autres à la lumière, encore bien restreinte, des connaissances acquises au cours de la dernière décade.

#### 3.1. *Salmo gairdneri* et les *Orestias*

De nombreux auteurs ont vivement attaqué l'introduction de la truite arc-en-ciel dans le lac Titicaca, l'accusant de menacer gravement la faune des *Orestias* et d'avoir fait disparaître *Orestias cuvieri* (VELLARD, 1963; VILWOCK, 1962 et 1975; LILLELUND, 1975; divers auteurs cités par LABA, 1979 et LABA lui-même). VELLARD déclare notamment : « bientôt elles (les truites) auront achevé de détruire toute la faune indigène des *Orestias* et des souches » (*Trichomycterus rivulatus*).

Comme nous venons de le voir (paragr.2.2.), cette opinion est totalement infondée en ce qui concerne les *Orestias* périmacrophytiques et benthiques, et en particulier la principale espèce exploitée, *O. agassii* (54 % de la production de la pêche d'après HANEK, 1982).

L'espèce pélagique *O. pentlandii* vit actuellement dans des zones où *S. gairdneri* est rare ou absent. La situation ne paraît pas avoir beaucoup changée depuis les observations de VELLARD (1963) qui écrivait : « La boga (*O. pentlandii*) ... est aussi en voie d'extinction. Devenu à peu près introuvable dans la région de Puno et le Grand Lac, il existe en petites quantités près de Guaqui. »

*O. cuvieri* peut être considéré comme disparu puisque VELLARD (1963) et VILWOCK (1962) déclaraient

raient déjà ne pas l'avoir rencontré et qu'il n'a plus été pêché durant le dernier quart de siècle au cours des nombreuses recherches ichthyologiques menées dans tout le lac. Les adultes, en raison de leur morphologie, étaient probablement ichthyophages, et donc peut-être en compétition directe avec la truite arc-en-ciel. Cependant on ne sait rien sur le mode de vie des jeunes, les zones de vie préférentielles, l'abondance de l'espèce et même la date de sa disparition. Elle a été vue pour la dernière fois en toute certitude en 1937 (TCHERNAVIN, 1944). L'hypothèse de l'élimination d'*O. cuvieri* par *S. gairdneri* ne peut être ni confirmée, ni infirmée.

Le problème actuel et important qu'il faudrait étudier de façon approfondie est celui de l'impact de la truite arc-en-ciel sur les populations d'*O. ispi*. Cette espèce paraît pour le moment très abondante (paragr. 1.2.1.), mais la situation pourrait se renverser rapidement avec un prédateur aussi vorace que *S. gairdneri*, si des mesures efficaces de protection de la reproduction de cette espèce aboutissaient à une augmentation importante du recrutement (paragr. 2.3.). Il serait toutefois assez facile de redresser le déséquilibre prédateur-proie par la reprise de la pêche de la truite dans les zones lacustres voisines des embouchures des principaux affluents.

### 3.2. *Basilichthys bonariensis* et les *Orestias*

A partir d'une vingtaine de centimètres de longueur, les pejerreys se nourrissent de façon prédominante sur les *Orestias* (LOUBENS et OSORIO, 1988). Trois espèces sont particulièrement touchées : *O. agassii*, *O. olivaceus* et *O. ispi*. Les renseignements que l'on a pu obtenir sur la biologie de ces trois espèces montrent qu'elles ne sont pas menacées : on les pêche en abondance, les tailles de maturité sexuelle sont bien inférieures aux tailles les plus fréquemment observées, et chacune d'entre elles dispose de zones de refuge inaccessibles au prédateur (les fourrés de macrophytes pour les deux premières, la zone pélagique subsuperficielle pour *O. ispi*). L'impact de *Basilichthys bonariensis* sur le petit stock d'*O. pentlandii* du Petit Lac n'est pas connu et peut être grave.

### 3.3. *Salmo gairdneri* et *Basilichthys bonariensis*

Les deux espèces ne semblent pas se gêner beaucoup mutuellement et sont complémentaires en ce qui concerne l'utilisation des ressources du système du Titicaca. La reproduction de la truite arc-en-ciel et la croissance des jeunes se font dans le réseau fluvial, celles du pejerrey essentiellement dans la ceinture végétale. A partir de 15-20 cm, les deux espèces se retrouvent dans le lac mais *B. bonariensis* vit plus près du littoral et plus superficiellement que

*S. gairdneri*, qui occupe tout le lac sur une plus grande hauteur. L'abondance des jeunes pejerreys montre que la prédation que la truite exerce sur eux n'est pas grave dans la situation actuelle.

Deux points cependant devraient être étudiés : les relations entre les deux espèces dans le bas cours des affluents, et la forme que doivent prendre les déversements de truitelles.

Dans la partie terminale des rivières, on trouve simultanément des petites truites et des pejerreys de taille petite ou moyenne. Ceux-ci peuvent peut-être s'alimenter en partie sur celles-là. En ce qui concerne les lâchers d'estivaux de repeuplement de *S. gairdneri*, les truitelles déversées dans le lac, dans les années 40, n'étaient soumises à aucune prédation connue. La situation a changé à partir de 1955 avec l'invasion du lac par *Basilichthys bonariensis*. A l'heure actuelle, il est possible que ces truitelles de repeuplement soient dévorées au fur et à mesure par les pejerreys en fonction de leurs tailles respectives. Il faut donc lâcher dans le lac des truites assez grandes pour qu'elles échappent aux pejerreys, ou alors introduire des œufs embryonnés dans les gravières des cours moyens et supérieurs des affluents.

### 3.4. EXPLOITATION DES RESSOURCES PISCICOLES DE LA ZONE PÉLAGIQUE

La zone pélagique profonde, c'est-à-dire celle où la profondeur dépasse 50 m, couvre les deux tiers du Grand Lac, soit 4810 km<sup>2</sup>. Une estimation préliminaire de la biomasse ichthyologique par échosondage (JOHANNESSON *et al.*, 1981) a fourni pour cette zone la valeur, probablement sous-estimée, d'environ 80 000 tonnes. Des échos ont été obtenus jusqu'à 120 m de profondeur. Actuellement cette zone n'est exploitée que par un petit nombre de filets dérivants de surface à grandes mailles pour la capture de *S. gairdneri*.

Pour améliorer l'exploitation, la première mesure consisterait, une fois obtenu le redressement du stock de *S. gairdneri*, à intensifier la pêche superficielle des truites arc-en-ciel. Cependant, si l'on admet que ces poissons ne plongent pas à plus d'une trentaine de mètres de profondeur, une bonne partie du stock mis en évidence par JOHANNESSON *et al.*, probablement constitué comme nous l'avons vu d'*Orestias ispi*, resterait inexploité.

L'exploitation directe de ces *O. ispi* profonds paraît difficile et peu rentable, étant donné en particulier la faible valeur commerciale de ce poisson. D'où l'idée, proposée intuitivement dès 1936 par James (cité par LABA, 1979), d'exploiter ces couches profondes par l'intermédiaire d'un ichthyophage comme le cristivomer, *Salvelinus namaycush*, et/ou de zooplanctophages comme certains *Coregoninae*. Si

les tentatives faites dans les années 40 ont échoué, elles pourraient être reprises aujourd'hui avec beaucoup plus de chances de succès en tenant compte des caractéristiques physico-chimiques et biologiques du lac Titicaca, maintenant beaucoup mieux connues,

et grâce aux progrès considérables faits dans les techniques d'introduction de *Salmonidae* au cours de ces cinquante dernières années.

*Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 25 avril 1989.*

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BUSTAMANTE (E.), TREVIÑO (H.), 1977. — Descripción de las pesquerías en el Lago Titicaca. *Inst. Mar. Perú, Puno*, 88 p.
- CARMOUZE (J.-P.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. — La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 311-328.
- COLLOT (D.), KORIYAMA (F.), GARCIA (E.), 1983. — Répartitions, biomasses et productions des macrophytes du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (3) : 241-262.
- COUTTS (R. R.), 1983. — Potencial y producción pesquera en Bolivia. *Primera Reun. nac. Pesq.*, La Paz, 13 p.
- EVERETT (G. V.), 1971. — The rainbow trout of Lake Titicaca and the fisheries. *Rep. Govt. Republic Perú, Univ. nac. Altiplano, Puno*, 180 p.
- EVERETT (G. V.), 1973. — The rainbow trout *Salmo gairdneri* (Rich.) fishery of Lake Titicaca. *J. Fish Biol.*, 5 (4) : 429-440.
- FRANC (J.), LAUZANNE (L.), ZUNA (F.), 1985. — Algunos datos sobre las pesquerías de la parte oriental del lago Titicaca Menor. *Revta Inst. Ecol., Convenio UMSA, Goettingen, La Paz*, 7 : 1-21.
- GILSON (H. C.), 1964. — Lake Titicaca. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 15 : 112-127.
- GRIMÁS (U.), NILSSON (N. A.), WENDT (C.), 1972a. — Lake Vättern : effects of exploitation, eutrophication and introductions on the salmonid community. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 29 (6) : 807-817.
- GRIMÁS (U.), NILSSON (N. A.), TOIVONEN (J.), WENDT (C.), 1972b. — The future of salmonid communities in fennoscandian Lakes. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 29 (6) : 937-940.
- JAMES (M. C.), 1936. — A report on a survey for fisheries development of lake Titicaca. *National archives, record group 22, U.S.A. (non vidi)*.
- JANSSEN (J.), 1976. — Feeding modes and prey selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*). *J. Fish. Res. Bd Can.*, 33 (9) : 1972-1975.
- JOHANNESON (K.), VILCHEZ (R.), BERTONE (D.), 1981. — Acoustic estimation of ichthyomass and its distribution in lake Titicaca. *FAO/GCP/RLA/025 (NOR)*, FAO, Rome, 73 p.
- JOYEUX (Ch.), BAER (J. G.), 1961. — Classe des Cestodes, in P. P. Grassé, éd., *Traité de zoologie*, IV, 1 : 347-560.
- LABA (R.), 1979. — Fish, peasants and state bureaucracies : development of lake Titicaca. *Comp. political Stud.*, 12 (3) : 335-361.
- La pesquería en el lago Titicaca (Perú) : presente y futuro. Documento de campo 1, 1982. — FI : DP/PER/76/022, HANEK (G.), éd., FAO, Rome, 65 p.
- LAURENT (P. J.), 1965. — Que deviennent les truitelles arc-en-ciel lâchées dans le Léman ? *Pêcheur et chasseur suisses*, septembre, 4 p.
- LAURENT (P. J.), 1972. — Lac Lemán : effets of exploitation, eutrophication and introduction on the salmonid community. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 29 (6) : 867-875.
- LAUZANNE (L.), 1981. — Description de trois *Orestias* nouveaux du lac Titicaca, *O. ispi* n. sp., *O. forgeti* n. sp. et *O. tchernavini* n. sp. (*Pisces, Cyprinodontidae*). *Cybiurn*, 5 (3) : 71-91.
- LAUZANNE (L.), 1982. — Les *Orestias* (*Pisces, Cyprinodontidae*) du Petit lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (1) : 39-70.
- LAUZANNE (L.), FRANC (J.), 1980. — Las truchas de las lagunas del valle de Hichu-Kkota. *Convenio UMSA-ORSTOM, La Paz*, 21 p.
- LEBLOND (R.), 1983. — Quelques aspects de l'alimentation et de la sélection des proies chez *Orestias ispi* Lauzanne (*Pisces, Cyprinodontidae*) du lac Titicaca. *Convenio UMSA-ORSTOM, La Paz*, 29 p.
- LILLELUND (K.), 1975. — Pêche et pisciculture, in *Le monde animal en 13 volumes*, B. Grzimek éd., Stauffacher, Zurich, IV : 63-78.
- LOUBENS (G.), OSORIO (F.), SARMIENTO (J.), 1984. — Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac

- Titicaca. I. Milieux et peuplements. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (2) : 153-161.
- LOUBENS (G.), SARMIENTO (J.), 1985. — Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. II. *Orestias agassii*, Valenciennes, 1846 (*Pisces, Cyprinodontidae*). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (2) : 159-171.
- LOUBENS (G.), OSORIO (F.), 1988. — Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. III. *Basilichthys bonariensis* (Valenciennes, 1835) (*Pisces, Atherinidae*). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (2) : 153-177.
- MATSUI (Y.), 1962. — On the rainbow trout in Lake Titicaca. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, 28 (5) : 497-498.
- MEAKINS (R. H.), 1974. — A quantitative approach of the effects of the plerocercoid of *Schistocephalus solidus* Müller 1776 on the ovarian maturation of the threespined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. *Z. Parasitenk.*, 44 : 73-79.
- PARENTI (L. R.), 1984. — A taxonomic revision of the andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, *Cyprinodontidae*). *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 178 : 110-214.
- TCHERNAVIN (V. V.), 1944. — A revision of the subfamily *Orestiinae*. *Proc. zool. Soc. London*, 114 : 140-233.
- TREVIÑO (H.), TORRES (J.), LEVY (D. A.), NORTHCOTE (T. G.), 1984. — Pesca experimental en aguas negras y limpias del litoral de la bahía de Puno, Lago Titicaca, Perú. *Boln Inst. Mar. Perú*, número extraordinario, 8 (6), 36 p.
- VAUX (P.), WURTSBAUGH (W.), TREVIÑO (H.), MARIÑO (L.), BUSTAMANTE (E.), TORRES (J.), RICHESON (P.), ALFARO (R.), 1988. — Ecology of the pelagic fishes of Lake Titicaca (Perú, Bolivia). *Biotropica.*, 20 (3) : 220-229.
- VELLARD (J.), 1963. — Civilisations des Andes. Gallimard, Paris, 270 p.
- VILLWOCK (W.), 1962. — Die Gattung *Orestias* (*Pisces, Microcyprini*) und die Frage der intralakustrischen Speziation im Titicaca Seengebiet. *Verh. dt. zool. Ges. Wien, Zoll. Anz. Suppl.*, 26 : 610-624.
- VILLWOCK (W.), 1975. — Poissons volants, Cyprinodontes et Athérines in *Le monde animal* en 13 volumes, B. Grzimek éd., Stauffacher, Zurich, IV : 402-431.