ÉCOLOGIE DES CLADOCÈRES DU MASSIF DE NÉOUVIELLE (HAUTES-PYRÉNÉES)

par J. REY.

SOMMAIRE

1. — Introduction	325
2. — Matériel et Méthodes	326
2.1. — Prélèvements	326
2.2. — Mesures physico-chimiques	326
3. — Les stations prospectées	327
3.1. — Le Massif de Néouvielle	327
3.2. — Description et caractéristiques physico-chimiques des stations	327
3.3. — Données faunistiques	330
4. — Etude de la répartition	334
4.1. — Peuplement des milieux permanents	334
4.2. — Peuplement des milieux temporaires	342
4.3. — Conclusion	343
5. — Etude des cycles biologiques	344
5.1. — Cycles des espèces dominantes	345
5.2. — Conclusion	351
6. — Résumé et conclusions.	352

1. — INTRODUCTION

Un certain nombre de notes concernant les Cladocères des Pyrénées ont déjà été publiées. La majorité d'entre elles se rapportent à la partie centrale des Pyrénées [GUERNE et RICHARD 1892, SCHODDUYN 1924, ROY 1931, PACAUD 1935, LAGARRIGUE 1949, 1951]. Les Pyrénées-Orientales, l'Andorre et le versant espagnol de la Cerdagne ont été respectivement étudiés par A. MONARD [1928 a, 1928 b] et R. MARGALEF [1948, 1952].

A l'exception de MARGALEF qui s'est attaché à l'étude des communautés biotiques et de PACAUD qui, recherchant les conditions de milieu, a tenté de préciser la répartition de quelques espèces,

ces travaux constituent surtout des listes faunistiques. Ils résultent en outre dans la plupart des cas, de prélèvements ou observations effectués de façon fragmentaire. C'est pourquoi nous avons entrepris, du printemps à l'automne 1966, la prospection régulière de quelques stations (lacs et mares temporaires) du Massif de Néouvielle. Ces recherches, surtout axées sur l'étude de la faune littorale, nous ont permis de suivre l'évolution des populations dans leur milieu et de préciser le caractère du peuplement de Cladocères en altitude.

2. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. — Prélèvements.

Trois types de prélèvements ont été effectués.

— Prélèvements littoraux : réalisés au filet troubleau, à 15 jours d'intervalle de juin à novembre 1966. Nous nous sommes efforcés de réaliser des prélèvements comparatifs en procédant de la même manière pour chaque prélèvement (échantillonnages réalisés aux mêmes points, aux mêmes heures de la journée, balayant une même surface d'environ 15 m²).

— Prélèvements planctoniques : le plancton a été recueilli à l'aide d'un filet fin (soie à bluter n° 20) selon deux modalités : récolte en surface pour les lacs d'Estibère (filet immergé entre 50 cm et 1 m et traîné sur environ 80 m), récolte en profondeur pour le lac de Port-Bielh où le filet était immergé près du fond et remonté à la verticale. Dans ce dernier cas, les résultats ont été exprimés en nombre d'individus par m³ (calculé d'après le diamètre d'ouverture du filet et la distance parcourue par ce dernier).

— Prélèvements benthiques : effectués au moyen de drague type Birge-Eckmann.

L'ensemble du matériel recueilli a été fixé directement sur le terrain par addition de formol à 10 % (5 % pour le matériel planctonique) neutralisé par du carbonate de sodium.

2.2. — Mesures physico-chimiques.

Lors de chaque prélèvement la température, le pH, l'oxygène dissous, la dureté totale et l'alcalinité ont été mesurés.

— Température : deux types de mesures ont été effectuées :

* valeurs instantanées relevées au moment des observations à l'aide d'un thermomètre ordinaire plongé à 10 cm au-dessous de la surface;

* valeurs extrêmes enregistrées au moyen de thermomètres maxima-minima et relevées tous les 15 jours lors de chaque prélèvement.

— pH : mesuré par la méthode colorimétrique à l'aide du compareur HACH.

— Oxygène dissous : dosé selon la méthode Winkler modifiée. Les résultats sont exprimés en pourcentage de saturation, calculés à l'aide du nomogramme de RAWSON [WELCH, 1948].

— Dureté totale : mesurée à l'aide du complexon III (sel disodique de l'acide éthylène diaminotétraacétique). Les résultats sont exprimés en milliéquivalents par litre.

— Alcalinité totale : a été titrée par $\text{SO}_4\text{H}_2\text{N}/50$ en présence d'un mélange de rouge de méthyle et de vert de Bromocrésol. Les résultats sont donnés en milliéquivalents par litre, un mval correspondant à 50 mg/l de CO_3Ca .

3. — LES STATIONS PROSPECTÉES

3.1. — Le Massif de Néouvielle.

Toutes les stations prospectées appartiennent au complexe lacustres du Massif de Néouvielle s'étendant dans les Pyrénées Centrales, sur plus de 400 km². Ce massif a fortement subi l'action abrasive des glaciers de sorte que ses nombreux lacs et cuvettes sont, pour la plupart, installés sur un substrat granitique en rapport avec le modelé glaciaire [CHOUARD, 1931].

Au point de vue climatique la période d'enneigement est longue et les lacs gelés en moyennes de six à sept mois par an.

En 1966 le dégel s'est produit entre la mi-mai et la mi-juin suivant les altitudes. Début novembre, tous les lacs étaient à nouveau recouverts d'une couche de glace de 15 à 30 cm. Les stations étudiées se répartissent entre 1 800 m et 2 400 m d'altitude.

Elles sont situées (carte hors-texte) dans le bassin d'Orédon et le vallon d'Estibère tous deux orientés N.O.-S.E., et dans le vallon de Port-Bielh, orienté N.-S.

3.2. — Description et caractéristiques physico-chimiques des stations¹.

13 stations ont été suivies régulièrement.

Station 1 : Etang des Nymphes (altitude : 1 940 m; profondeur maxima : 2 m). Prélèvements effectués dans la ceinture végétale à *Sparganium affine* et *Carex rostrata*.

— T° maximale : 21°C (2^e quinzaine d'août : thermomètre maxima-minima). — PH : 7,4 à 7,9. — Oxygène dissous : 80 % à 112 %.

1. — On trouvera une étude morphométrique et physico-chimique approfondie de ces différents milieux dans le travail de J. CAPLANCQ et H. LAVILLE [1968].

Dureté totale : 0,40 à 0,50 mval/l. — Alcalinité : 0,30 à 0,44 mval/l.

Station 2 : Tourbière Despax (2 183 m). Prélèvements effectués dans la région moyenne du bras marginal sud. Fond de vase fine et homogène. Profondeur 30 cm environ.

— T° maximale : 13°C (le 20-VIII-66 à 17 h : valeur instantanée). — pH : 7,6 à 8,7. — Oxygène dissous : 98 % à 120 %. — Dureté totale : 0,30 à 0,40 mval/l. — Alcalinité : 0,25 à 0,35 mval/l.

Station 3 : Lac Supérieur d'Estibère (2 325 m; profondeur maxima : 3,8 m). Prélèvements : rive N.O. du lac, à proximité du ruisseau d'alimentation. Fond dépourvu de végétation, constitué par une couche de vase extrêmement fine et homogène de couleur noirâtre, riche en particules organiques. Profondeur moyenne de la zone prospectée : 50 cm.

— T° maximale : 17°C (1^{re} quinzaine de septembre : thermomètre maxima-minima). — pH : 7,2 à 8. — Oxygène dissous : 85 % à 112 %. — Dureté totale : 0,16 à 0,40 mval/l. — Alcalinité : 0,10 à 0,35 mval/l.

Station 3 a : même station (prélèvements planctoniques).

Station 4 : Lac Long (2 238 m; profondeur maxima : 3,30 m). Prélèvements : région N.O. du lac, près du ruisseau d'alimentation, au niveau de maigres herbiers à *Carex vulgaris* et *Sparganium affine*. Fond recouvert d'une épaisse couche de vase d'aspect grumeleux, extrêmement légère et meuble, de couleur grisâtre. Profondeur moyenne de la zone prospectée : 50 cm.

— T° maximale : 18°C (2^e quinzaine d'août : thermomètre maxima-minima). — pH : 7,8 à 8,1. — Oxygène dissous : 85 % à 112 %. — Dureté totale : 0,20 à 0,50 mval/l. — Alcalinité : 0,15 à 0,40 mval/l.

Station 4 a : même station (prélèvements planctoniques).

Station 5 : Lac de l'Île (2 279 m; profondeur maxima : 1 m). Ce lac est en fait une nappe d'eau renouvelée presque entièrement envahie par la végétation. Prélèvements : rive N., dans les herbiers à *Carex rostrata* et *Sparganium affine*.

— T° maximale : 22°C (2^e quinzaine d'août : thermomètre maxima-minima). — pH : 7,2 à 8,2. — Oxygène dissous : 85 % à 135 %. — Dureté totale : 0,20 à 0,40 mval/l. — Alcalinité : 0,20 à 0,35 mval/l.

Station 6 : Lac d'Anglade (2 175 m); profondeur maxima : 3,20 m). Prélèvements : rive N.E. du lac au niveau d'importants herbiers littoraux à *Carex vulgaris*, *Carex rostrata* et *Sparganium affine*.

— T° maximale : 22°C (2^e quinzaine d'août : thermomètre maxima-minima). — pH : 7,6 à 8,1. — Oxygène dissous : 90 % à 118 %. — Dureté totale : 0,20 à 0,30 mval/l. — Alcalinité : 0,20 à 0,25 mval/l.

Station 6 a : même station (prélèvements planctoniques).

Station 7 : Lac inférieur d'Estibère (2 100 m; profondeur maxima : 5 m). Lac entouré par la tourbière, à ceinture végétale très développée. Prélèvements : rive sud, dans la zone à *Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata* et *Comarum palustre*.

— T° maximale : 25,5°C (1^{re} quinzaine d'août : thermomètre maxima-minima). — pH : 7,7 à 8,3. — Oxygène dissous : 89 % à 120 %. — Dureté totale : 0,30 à 0,60 mval/l. — Alcalinité : 0,30 à 0,60 mval/l.

Station 8 : Petite fosse située à proximité du Lac Inférieur d'Estibère et correspondant à un trou d'effondrement de tourbière. Cette fosse est alimentée par une source à 4°C et son eau est lentement renouvelée. Nature du fond : faciès de vase très fine et homogène de couleur noirâtre analogue au substrat de la station 3. Pas de végétation.

— T° maximale : 13°C le 20-VIII-66 à 14 h 30 mn, valeur instantanée). — pH : 7,4 à 7,9.

Station 9 : Lac de Port-Bielh (2 285 m; profondeur maxima : 19 m). Prélèvements : rive N. à proximité d'une des sources d'alimentation. Nature du fond : faciès de vase fine et noirâtre (cf. station 3), dépourvu de végétation.

— T° maximale : en surface, 16°C (2^e quinzaine d'août : thermomètre maxima-minima); en profondeur : 13°C à 18 m. — pH : 7,2 à 8,4 en surface : 7,2 à 9,5 à 15 m de profondeur. — Oxygène dissous : 78 % à 112 % en surface; 65 % à 135 % en profondeur. — Dureté totale : 0,14 à 0,22 mval/l. — Alcalinité : 0,14 à 0,20 mval/l.

Station 9 a : même station (prélèvements planctoniques).

Station 9 c : même station (prélèvements benthiques).

Station 10 : Gourg Nère Inférieur I (2 198 m; profondeur maxima : 2,6 m). Prélèvements : rive N.E., sur fond de vase grumeleux, dépourvu de végétation.

— T° maximale : 18°C (2^e quinzaine d'août : thermomètre maxima-minima). — pH : 7,7 à 8,5. — Oxygène dissous : 70 % à 110 %. — Dureté totale : 0,26 à 0,52 mval/l. — Alcalinité : 0,20 à 0,52 mval/l.

Station 11 : Gourg Nère Inférieur II (2 201 m; profondeur maxima : 4,6 m). Végétation littorale éparse. Prélèvements rive N.E., au niveau d'une plage à *Sparganium affine*.

— T° maximale : 20°C (1^{re} quinzaine d'août : thermomètre maxima-minima). — pH : 7,8 à 8,7. — Oxygène dissous : 70 % à 115 %. — Dureté totale : 0,46 à 0,60 mval/l. — Alcalinité : 0,44 à 0,60 mval/l.

Station 12 : Mare temporaire située dans la partie moyenne du vallon de Port-Bielh au voisinage du lac Vert (2 100 m). Cette

cuvette de faible profondeur (30 à 40 cm), de quelques dizaines de m² de superficie, est alimentée par l'eau de fonte des neiges et s'assèche plus ou moins rapidement suivant les conditions climatiques. En 1966, l'assèchement s'est produit entre le 15 et le 20 juillet. La remise en eau s'est faite début octobre. Fin octobre la mare était définitivement gelée.

— T° maximale : 28°C (le 10-VII-66, à 13 h 30 mn : valeur instantanée). — pH : 6,4 à 7.

Station 13 : Mare temporaire située sur le plateau d'Aumar, à l'est du lac du même nom (2 192 m). Superficie : 150 m² environ. Profondeur maxima : 1,50 m. Fond dépourvu de végétation. L'assèchement s'est produit entre le 10 et le 15 août 1966. La remise en eau s'est faite fin septembre.

— T° maximale : 26,5° C (le 6-VIII-66 à 16 h 30 mn : valeur instantanée). — pH : 6,3 à 6,9. — Dureté totale : 0,10 à 0,15 mval/l. — Alcalinité : 0,08 à 0,15 mval/l.

Les 13 stations explorées constituent donc des biotopes divers, allant des milieux permanents aux milieux temporaires, des zones entièrement dépourvues de végétation aux herbiers littoraux, des substrats de fine vase noirâtre aux fonds couverts de vase grumeleuse, substrats dont il serait intéressant de préciser la nature.

Sur le plan physico-chimique ces stations se caractérisent par :

- un pH plus ou moins basique, exception faite des 2 mares temporaires qui présentent un pH légèrement acide,
 - une très faible minéralisation, leurs faibles teneurs en sels de métaux alcalins étant probablement liées à la nature granitique du substrat,
 - une forte quantité d'oxygène dissous, les eaux étant toujours proches de la saturation ou sursaturées.
- Outre ces caractères communs, ces diverses stations se différencient par leur régime thermique, celui-ci variant selon leur orientation, leur altitude et leur mode d'alimentation.

3.3. — Données faunistiques.

Dans le cadre des stations prospectées, 19 espèces de Cladocères ont été dénombrées :

1. — *Daphnia obtusa* Kurz, 1874. Stations 12, 13.
2. — *Daphnia longispina* O.F.M., 1875. Station 3 a, 4 a, 6 a, 9 a.
3. — *Scapholeberis mucronata* O.F.M., 1785. Stations 5, 7.
4. — *Simocephalus vetulus* O.F.M., 1776. Stations 1, 5, 6, 7, 9 b, 11.
5. — *Ceriodaphnia megalops* Sars, 1862. Station 6.
6. — *C. quadrangula hamata* Sars, 1862. Station 1.
7. — *Moina rectirostris* (Leydig, 1860). Station 13.

8. — *Iliocryptus sordidus* (Lievin, 1849). Stations 2, 8, 9 b, 13.
9. — *Macrothrix hirsuticornis* Norman et Brady, 1867. Stations 2, 3, 4, 8, 9.
10. — *Streblocerus serricaudatus* (Fischer, 1849). Stations 5, 6, 7.
11. — *Eurycerus lamellatus* (O.F.M., 1785). Stations 5, 9 b.
12. — *Acroperus harpae* Baird, 1837. Stations 3, 4, 5, 6, 7, 9, 9 b, 10, 11.
13. — *Alona guttata* Sars, 1862. Stations 1, 3, 4, 9.
14. — *Alona intermedia* Sars, 1862. Stations 9.
15. — *Alona rectangula* Sars, 1862. Stations 4, 12, 13.
16. — *Alona affinis* Leydig, 1860. Stations 1, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 9 b, 10, 11, 12, 13.
17. — *Alona quadrangularis* O.F.M., 1776. Stations 3, 4, 9, 10.
18. — *Chydorus gibbus* Lilljeborg, 1900. Stations 3, 9.
19. — *Chydorus sphaericus* (O.F.M., 1785). Stations 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13.

Sur ces 19 espèces, une seule est planctonique : *Daphnia longispina*. Les autres espèces récoltées appartiennent à la faune littorale ou benthique.

Au cours de l'étude du matériel prélevé nous avons observé dans nos populations d'*Alona affinis* de nombreux cas d'anomalies morphologiques intéressant la structure du post-abdomen. Ces anomalies se manifestent soit par une régression des épines post-abdominales, soit par une déformation plus ou moins poussée du post-abdomen (fig. 1 : a, b, c, d.). WELGOLD [1910], MEUCHE [1937], STROMENGER-KLEKOWSKA [1961], FLOSSNER [1964] signalent des cas analogues soit pour cette espèce soit pour d'autres espèces de Chydoridae ou de Daphniidae. En ce qui nous concerne, de telles anomalies n'ont été notées que chez *Alona affinis*, mais dans différentes populations provenant de stations diverses. Selon certains auteurs [cf. STROMENGER-KLEKOWSKA 1961], ces phénomènes seraient liés au caractère astatique du milieu. Dans les populations d'*A. affinis* du Massif de Néouvielle, ces variations morphologiques ont toujours été observées en fin de saison (septembre-octobre) moment où le peuplement a atteint la densité maximale précédant la phase de déclin de la population. L'examen d'échantillons prélevés l'année précédente dans la même région amena les mêmes constatations quant à la date d'apparition de ces phénomènes.

Du point de vue biogéographique, toutes les espèces récoltées constituent une faune assez banale, représentée par des formes à vaste répartition. Il faut cependant noter la présence de quelques éléments intéressants, éléments à affinité nordique ou boréo-alpine tels que *Streblocerus serricaudatus*, *Macrothrix hirsuticornis*, *Alona*

intermedia, *Chydorus gibbus*. Le tableau I reprend les données bibliographiques et résume la répartition des Cladocères dans la chaîne pyrénéenne. Six des espèces recueillies au cours de cette étude n'avaient jamais été recensées. Elles portent à 38 le nombre des espèces actuellement connues des Pyrénées.

FIG. 1. — Variations du post-abdomen chez *Alona affinis*. — a : post-abdomen normal; b, c, d, e : post-abdomens anormaux.

4. — ÉTUDE DE LA RÉPARTITION

La répartition des espèces sera étudiée successivement dans les milieux permanents et les milieux temporaires.

4.1. — Peuplement des milieux permanents.

4.1.1. — ZONE LITTORALE.

Une des caractéristiques du peuplement littoral est la présence dans chaque station d'une ou deux espèces dominantes. A ces espèces sont associées un nombre plus ou moins grand d'autres espèces qui évoluent parallèlement sans modifier la structure générale du groupement.

Le tableau II schématise la distribution des espèces dans les stations prospectées. Ces dernières ont été regroupées en fonction de leurs espèces dominantes communes. Ce regroupement fait apparaître la parenté faunistique de certaines stations caractérisées par les mêmes espèces dominantes.

Six stations ont été choisies et étudiées plus en détail : lac Supérieur (St. 3), lac Long (St. 4), étang des Nymphes (St. 1), lac de l'Ile (St. 5), lac d'Anglade (St. 6), lac Inférieur (St. 7). Pour chacune de ces stations, la composition et l'évolution du peuplement ont été figurées sous forme de séries de diagrammes (TABLEAU III). Dans ce tableau, le peuplement d'un milieu temporaire (mare d'Aumar), a été également représenté.

Ces stations différant essentiellement par leur régime thermique, nous avons porté figure 2 les températures maximales et minimales relevées tous les 15 jours, de juin à octobre 1966. Ce graphique rend compte de l'élévation des températures depuis le lac Supérieur jusqu'au lac Inférieur et montre que ces stations se réchauffent plus ou moins rapidement. En 1966, le lac Supérieur a atteint sa température maximale durant la première quinzaine de septembre (le dégel s'était amorcé début juin), le lac Inférieur, au cours de la première quinzaine d'août. D'autre part si l'on examine l'ensemble des tracés, on voit que la zone de variation thermique se situe au-dessous de 15° - 16° C pour les deux premières stations, au-dessus de cette limite pour les deux dernières. Les deux autres stations ont un régime thermique intermédiaire, le lac de l'Ile montrant des amplitudes thermiques beaucoup plus importantes, en raison de sa faible profondeur.

a) *Lac Supérieur d'Estibère* (TABL. III, sér. 1). — Les deux espèces dominantes sont des formes d'eaux froides : *Macrothrix hirsuticornis* et *Chydorus sphaericus*. En septembre *M. hirsuticornis* prend un développement énorme (1 783 individus le 17-IX-66) et elle représente en automne la presque totalité du peuplement. *Ch.*

Mare Port-Bielh	●					●	○
Mare Aumar	●		● ○			○	○ ○
Lac Inférieur	○ ●			○ ○		○	○
Lac Anglade		● ○		○ ○		○	○
Lac Ile	○ ●			○ ● ○		○	○
Etang Nymphes		● ○			○	●	○
Gourg Nère II		○			○	●	●
Gourg Nère I					○	○ ●	●
Lac Long				○	○ ○	○ ○ ●	○
Fosse L. Inférieur			○ ●				○
Tourbière Despax			○ ●				●
Lac Port-Bielh			●		○ ○ ○	○ ○	○ ●
Lac Sup. Estibère			●		○ ○	○ ○	○ ●

D. obtusa
Sc. mucronata
S. vetulus
C. megalops
C. quadrangula
M. rectirostris
I. sordidus
M. hirsuticornis
St. serricaudatus
E. lamellatus
A. harpae
A. guttata
A. intermedia
A. rectangula
A. quadrangularis
A. affinis
Ch. gibbus
Ch. sphaericus

TABLEAU II. — Distribution des espèces littorales dans les stations prospectées. — ● : espèce dominante; ○ : espèce secondaire.

TABLEAU III. — Composition et évolution du peuplement de 7 stations du Massif de Néouvielle.

FIG. 2. — Valeurs minimales et maximales de températures relevées de juin à octobre 1966.

sphaericus est toujours présent dans le biotope où il poursuit son cycle biologique mais il est étouffé par l'expansion de l'espèce concurrente qui, le 15-X-66, représente les 99 % de la population.

A ce peuplement du lac Supérieur d'Estibère s'apparente celui du lac de Port-Bielh, avec les mêmes espèces dominantes. L'évolution du peuplement est analogue. La comparaison de prélèvements effectués dans les deux stations début septembre, nous montre l'identité du groupement.

* Lac Supérieur d'Estibère (4-IX-66); sur 1 914 individus :

— <i>M. hirsuticornis</i>	60 %;
— <i>Ch. sphaericus</i>	39 %;
— Autres espèces	1 %.

* Lac de Port-Bielh (5-IX-66); sur 1 586 individus :

— <i>M. hirsuticornis</i>	59 %;
— <i>Ch. sphaericus</i>	36 %;
— Autres espèces	5 %.

Les autres espèces : *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *A. quadrangularis*, *A. guttata*, recueillies en petit nombre dans ces stations ne modifient guère la structure quantitative du peuplement. Toutefois, la présence dans le lac de Port-Bielh d'*Alona intermedia*, forme à répartition nordique et de *Chydorus gibbus*, élément à affinité boréo-alpine (également récolté dans le lac Supérieur), indique bien que le peuplement de ces deux stations est essentiellement un peuplement d'eaux froides.

Ce peuplement à base de *Ch. sphaericus* - *M. hirsuticornis* a été également retrouvé dans la Tourbière Despax (station où nous n'avons jamais relevé de températures supérieures à 14° C) et dans la fosse voisine du lac Inférieur d'Estibère. Celle-ci, alimentée par une source à 4° C, ne dépasse pas 14° C en été. La présence d'une abondante population de *M. hirsuticornis* dans cette dernière station (déjà signalée par PACAUD [1935]) alors qu'elle est totalement absente dans le lac voisin bien plus chaud, montre l'importance pour cette espèce du facteur thermique, en tant qu'agent de répartition.

b) *Lac Long* (TABL. III, sér. 2). — Son peuplement est caractérisé par *Chydorus sphaericus* - *Alona affinis*. Dans cette station les deux espèces prédominent à tour de rôle : *Ch. sphaericus* en début et fin de saison, lorsque les températures sont les plus basses, *A. affinis* lorsque les eaux ont atteint leur température estivale.

Macrothrix hirsuticornis apparaît début septembre mais ne prend jamais un grand développement. Le 4-IX-66, sur 1 074 individus récoltés, la proportion des espèces est la suivante :

— <i>Alona affinis</i>	61 %;
— <i>Chydorus sphaericus</i>	33 %;
— <i>Macrothrix hirsuticornis</i>	4 %;
— <i>Acroperus harpae</i>	2 %.

Les faibles différences des conditions thermiques entre la station précédente et celle-ci, expliquent mal la rareté de cette espèce. Il est possible qu'intervienne la nature du substrat car le fond de vase fine caractérisant la station précédente est ici remplacé par une vase grumelleuse, beaucoup plus hétérogène. Or, *M. hirsuticornis* est une forme qui vit et se déplace constamment à l'inter-face vase-eau où elle trouve les débris organiques nécessaires à son alimentation. Il est possible que ce faciès de vase grumelleuse (soit par la taille de ses constituants, soit parce que moins riche en particules organiques) limite le développement de l'espèce.

Les Gourgs Nères Inférieurs I et II dont les températures ne dépassent pas 19° C en été, montrent une composition faunistique analogue.

Les autres espèces *Alona quadrangularis*, *Acroperus harpae*, *Alona rectangula*, *A. guttata*, *Simocephalus vetulus*, n'apparaissent que de façon sporadique et en nombre restreint.

c) *Étang des Nymphes* (TABL. III, sér. 3). — Son peuplement en début de saison est représenté en majorité par des formes d'eaux froides telles que *Chydorus sphaericus*, *Alona affinis* et *Ceriodaphnia quadrangula*, espèce considérée comme sténotherme par LYTINSKI [1923]. Le 25-VI-66, la proportion des espèces est la suivante :

— <i>Chydorus sphaericus</i>	55 %;
— <i>Alona affinis</i>	31 %;
— <i>Simocephalus vetulus</i>	12 %;
— Autres espèces	2 %.

Ce peuplement va se modifier par la suite, lors du réchauffement des eaux, avec l'expansion d'*A. affinis* et *S. vetulus*. Les deux espèces se développent côte à côte. *S. vetulus*, dont l'expansion semble limitée (soit par les températures relativement basses de cette station qui oscillent en été entre 9° et 20° C, soit par le faible développement de la végétation), prédomine seulement en fin de saison.

d) *Lac de l'Île* (TABL. III, sér. 4). — Le peuplement est ici un peu plus diversifié. Cependant il est toujours caractérisé par deux espèces dominantes : *Simocephalus vetulus* et *Eurycercus lamellatus*. Cette dernière est une forme phytophile et très exigeante du point de vue teneur en oxygène dissous. PACAUD [1939] a montré expérimentalement que cette espèce était un des Cladocères les moins résistants à l'asphyxie. Or, nous avons dans cette station où l'eau est lentement renouvelée, relevé les plus fortes teneurs en oxygène dissous : celles-ci sont de l'ordre de 125 à 135 % en juillet-septembre (fig. 3 b). On peut donc penser que la localisation d'*E. lamellatus* dans ce biotope est liée à de bonnes conditions d'oxygénation.

FIG. 3. — Pourcentage en Oxygène dissous de quelques stations du Massif de Néouvielle. — a : E. des Nymphes; b : L. de l'Île; c : L. de Port-Bielh (surface); d : L. de Port-Bielh (profondeur).

E. lamellatus est nettement dominante en début de saison. Le 20-VIII-66, le peuplement montre la composition suivante, sur 234 individus :

— <i>Eurycercus lamellatus</i>	73 %;
— <i>Simocephalus vetulus</i>	16 %;
— <i>Acroperus harpae</i>	3 %;
— <i>Chydorus sphaericus</i>	3 %;
— Autres espèces	5 %.

Ensuite se développe *S. vetulus* qui apparaît plus tardivement et prédomine à son tour en septembre-octobre. Le 1-X-66, sur 204 individus, *S. vetulus* représente 71 % de la population, *E. lamellatus* seulement 25 %.

Parmi les autres espèces présentes dans le biotope, *Acroperus harpae* et *Chydorus sphaericus*, apparaissent régulièrement en juillet, août, septembre, mais en nombre réduit.

e) *Lac d'Anglade* (TABL. III, sér. 5). — Le peuplement de début de saison est toujours caractérisé par la présence de formes d'eaux froides. Le 25-VI-66, il est représenté par les espèces suivantes, sur 65 individus :

— <i>Chydorus sphaericus</i>	69 % ;
— <i>Simocephalus vetulus</i>	21 % ;
— <i>Alona affinis</i>	7 % ;
— Autres espèces	3 % :

Dans cette station, les eaux se réchauffent beaucoup plus vite. *Ch. sphaericus* va disparaître rapidement tandis que se développent *A. affinis* et *S. vetulus*.

En août ces deux espèces ont à peu près la même importance dans le groupement. Cependant, *S. vetulus* trouve dans ce biotope des conditions d'environnement (température relativement élevée, végétation très développée) rappelant les conditions de basse altitude. Elle va atteindre un développement maximum et finalement coloniser tout le biotope. Le 1-X-66, sur 1 122 individus, elle représente 98 % de la population.

f) *Lac Inférieur d'Estibère* (TABL. III, sér. 6). — Son peuplement est à peu près identique à celui du lac d'Anglade.

En début de saison, période où la température de l'eau est relativement basse après la période de dégel, la forme dominante est *Chydorus sphaericus*. Le 9-VII-66, la proportion des espèces est la suivante :

— <i>Chydorus sphaericus</i>	64 % ;
— <i>Simocephalus vetulus</i>	25 % ;
— <i>Acroperus harpae</i>	8 % ;
— Autres espèces	3 % !

mais dans cette station les eaux se réchauffent très vite. *Ch. sphaericus* régresse tandis que *S. vetulus* se développe très rapidement. Le 20-VIII-66, sur 1 020 individus, la composition statistique du peuplement est la suivante :

— <i>Simocephalus vetulus</i>	78 % ;
— <i>Scapholeberis mucronata</i>	12 % ;
— <i>Acroperus harpae</i>	5 % ;
— Autres espèces	5 %.

Dès lors, *S. vetulus* devient prépondérante et représente la presque totalité du peuplement.

4.1.2. — ZONE PROFONDE.

La faune benthique a été étudiée dans le lac de Port-Bielh et prélevée sur un fond de 14 à 16 m au niveau d'une prairie de *Nitella*.

Cinq espèces ont été récoltées : *Simocephalus vetulus*, *Alona affinis*, *Iliocryptus sordidus*, *Acroperus harpae*, *Eurycercus lamellatus*. Les quatre premières apparaissent de façon sporadique et ne peuvent être considérées comme caractéristiques du peuplement. *E. lamellatus* par contre, forme à partir d'août une abondante population. La comparaison des teneurs en oxygène dissous en surface et en profondeur (fig. 3 d) indique une forte sursaturation d'oxygène au niveau des *Nitella* : jusqu'à 135 % en août, période correspondant à la fructification des Characées et à une plus grande activité photosynthétique. Ces diverses observations semblent confirmer l'étroite dépendance de ce Cladocère vis-à-vis des conditions d'oxygénation du milieu.

4.2. — Peuplement des milieux temporaires.

Les deux mares d'Aumar et de Port-Bielh sont caractérisées par de fortes amplitudes journalières de température d'autant plus importantes que l'assèchement se précise.

Dans ces milieux, les températures peuvent atteindre dans la journée des valeurs très élevées. Nous avons noté des températures de l'ordre de 27° C le 6-VIII-66 à 14 h 30 mn pour la première station, de 28° C, le 10-VII-66, pour la deuxième.

Dans la mare d'Aumar (TABL. III, sér. 7), *Daphnia obtusa* est associée à *Moina rectirostris*, espèces toutes deux caractéristiques de petites pièces d'eau à grandes variations thermiques. Le 9-VII-66, le peuplement a la composition suivante, sur 324 individus :

— <i>Daphnia obtusa</i>	58 %;
— <i>Moina rectirostris</i>	22 %;
— <i>Alona rectangula</i>	18 %;
— <i>Alona affinis</i>	} 2 %.
— <i>Chydorus sphaericus</i>	

Il ne varie pas qualitativement jusqu'à l'assèchement qui, durant l'été 1966, est réalisé au milieu du mois d'août. La remise en eau a lieu fin septembre. Le régime thermique de la station est alors beaucoup plus bas, et l'on assiste à un changement presque total de la faune.

D. obtusa et *M. rectirostris* ne réapparaissent pas. Le peuple-

ment est représenté par l'association *Alona affinis*, *Chydorus sphaericus*, *Alona rectangula*, avec les proportions suivantes :

— <i>Alona affinis</i>	56 %;
— <i>Chydorus sphaericus</i>	32 %;
— <i>Alona rectangula</i>	12 %.

La faune d'eaux chaudes de début de saison a été remplacée par une faune d'eaux plus froides.

Le peuplement de la mare de Port-Bielh suit une évolution analogue avec, au début de l'été deux espèces abondantes : *D. obtusa*, *A. rectangula*. *M. rectirostris* par contre, n'apparaît pas dans cette station. L'assèchement est plus précoce (deuxième quinzaine de juillet). La faune de fin de saison est représentée par *A. rectangula*, *A. affinis*.

4.3. — Conclusion.

Dans le cadre des stations prospectées le peuplement peut être résumé de la façon suivante : *Macrothrix hirsuticornis*, forme sténotherme, est présente uniquement dans les milieux froids ne dépassant pas 16°-17° C et à faibles variations de températures. Nous la trouvons dans le lac Supérieur d'Estibère et dans des milieux semblables au point de vue thermique, tels que le lac de Port-Bielh, la Tourbière Despax, la petite fosse voisine du lac Inférieur.

A l'opposé, *Simocephalus vetulus*, espèce eurytherme de basse altitude, caractérise les deux lacs les plus chauds : lac d'Anglade et lac Inférieur. Elle est aussi présente dans le lac des Nymphes et le lac de l'Ile, mais là, l'espèce est nettement moins expansive, vraisemblablement par suite des températures relativement basses dans ces deux stations; elle se trouve alors en concurrence avec les espèces hémisténothermes : *Alona affinis*, *Eurycercus lamellatus*.

Quant à *Chydorus sphaericus*, il est bien représenté dans les lacs Long et Supérieur : dans ce dernier l'espèce est présente durant toute la saison mais en automne elle est masquée par l'énorme développement que prend *Macrothrix hirsuticornis*. Dans les autres stations, *Chydorus sphaericus* régresse peu à peu au fur et à mesure que s'élèvent les conditions thermiques. Dans les milieux les plus chauds, il est présent en juin-juillet, alors que les températures sont encore relativement basses et disparaît pratiquement par la suite.

De l'étude du peuplement semblent ressortir les principaux points suivants :

- le peuplement est caractérisé par l'existence dans toutes les stations d'espèces prépondérantes qui prennent un développement énorme et de ce fait masquent ou étouffent les espèces secondaires.
- dans l'ensemble des stations, on observe en fonction de l'altitude

un remplacement graduel des espèces : les formes eurythermes de plaine (*Simocephalus vetulus*) remplacent les formes sténothermes d'eaux froides (*Macrothrix hirsuticornis*, *Chydorus sphaericus*). Ce caractère du peuplement a déjà été souligné par E. ANGELIER [1961], tant pour la faune littorale ou benthique que pour le zooplancton. L'altitude semble intervenir par le jeu du facteur thermique qui paraît tenir un rôle prépondérant dans la distribution des espèces (la localisation de *Macrothrix hirsuticornis* présente dans la fosse à 12° alors qu'elle est absente dans le lac voisin, beaucoup plus chaud, semble le prouver). Cependant, si la température paraît essentielle, d'autres facteurs peuvent intervenir, notamment la teneur du milieu en oxygène dissous pour *Eurycercus lamellatus*.

En définitive, outre les milieux temporaires caractérisés par l'association *Daphnia obtusa* — *Alona rectangula*, il est possible de reconnaître, dans la région étudiée, deux biotopes littoraux :

— biotopes à eaux froides ne dépassant guère 15°-16°C en été, dépourvus de végétation, caractérisés par *Macrothrix hirsuticornis* — *Chydorus sphaericus*;

— biotopes à eaux chaudes atteignant en été des températures relativement élevées, à végétation littorale bien développée, caractérisés par *Simocephalus vetulus*.

Entre ces deux types extrêmes se trouve une série de biotopes intermédiaires caractérisés par des groupements divers, à base de *Simocephalus vetulus* — *Alona affinis* ou *Alona affinis* — *Chydorus sphaericus*, selon le régime thermique de ces milieux.

5. — ÉTUDE DES CYCLES BIOLOGIQUES

Seules ont été considérées les espèces dominantes, toujours représentées dans nos prélèvements par un nombre abondant d'individus. Pour chaque prélèvement, lors du tri, les individus de chaque espèce ont été classés en cinq catégories :

— Jeunes (groupant les tout jeunes spécimens et les stades immatures);

— ♀ adultes non ovigères;

— ♀ ovigères (avec œufs ou embryons dans la cavité incubatrice);

— ♀ éphippiales.

— ♂.

Les deux premières catégories ont été séparées à l'aide du microscope oculaire, d'après un critère de taille différent suivant les espèces :

— *Daphnia longispina* : Jeunes de 0 à 1,50 mm;
adultes : au-dessus de 1,50 mm.

— *Eurycercus lamellatus* .. : Jeunes de 0 à 2 mm;
adultes : au-dessus de 2 mm.

- *Macrothrix hirsuticornis* . : Jeunes de 0 à 0,5 mm;
adultes : au-dessus de 0,5 mm.
- *Chydorus sphaericus* : Jeunes de 0 à 0,25 mm;
adultes : au-dessus de 0,25 mm.
- *Alona affinis* : Jeunes de 0 à 0,75 mm;
adultes : au-dessus de 0,75 mm.
- *Simocephalus vetulus* : Jeunes de 0 à 1,75 mm;
adultes : au-dessus de 1,75 mm.

La méthode de prélèvement utilisée ne nous permettant pas de donner des valeurs absolues, le nombre des individus de chaque catégorie a été exprimé en pourcentage par rapport au nombre total des individus de l'espèce (exception faite pour *D. longispina*, dont les résultats ont pu être donnés en nombre d'individus par m³).

Les résultats ont été représentés par des courbes figurant l'évolution dans le temps des différentes catégories définies ci-dessus. Dans un but de simplification, seules ont été représentées les proportions de jeunes, ♀ ovigères et ♀ éphippiales, catégories les plus significatives pour l'établissement du cycle annuel.

Afin de donner une idée de l'évolution numérique de la population et des valeurs absolues sur lesquelles ont été calculées les pourcentages, le nombre total des individus de l'espèce récoltée a été porté en regard de chaque date de prélèvement.

5.1. — Cycle des espèces dominantes.

— *Daphnia longispina* (Lac de Port-Bielh), (fig. 4).

Le cycle de cette espèce débute en juin-juillet par l'apparition de jeunes femelles provenant de l'éclosion des œufs de durée. On note un premier maximum de jeunes en août, un second maximum en septembre. La population atteint alors sa densité maximale annuelle. Le nombre des individus diminue ensuite progressivement, puis apparaît une phase de reproduction sexuée avec production de mâles et de femelles éphippiales. Celles-ci sont à l'origine des œufs de durée qui vont passer l'hiver à l'état de vie latente pour ne se développer qu'au printemps suivant.

D. longispina est donc ici monocyclique, avec une seule phase de gamogénèse.

— *Eurycerus lamellatus*.

a) Population littorale du lac de l'Île, (fig. 5 a).

Le cycle débute en juillet avec l'apparition des jeunes femelles de première génération. En octobre on récolte encore quelques jeunes et femelles ovigères mais la population est sur le déclin, comme l'atteste l'affaiblissement du nombre total des individus et la présence de femelles éphippiales. Le maximum de densité est

FIG. 4. — Evolution de la population de *Daphnia longispina*, dans le Lac de Port-Bielh :

jeunes
 ♀ ovigères -----
 ♀ éphippiales —————

atteint début septembre. Il existe deux périodes maximales de reproduction parthénogénétique : en août et en septembre. La proportion de femelles ovigères baisse alors régulièrement tandis que s'installe l'unique phase de reproduction sexuée qui sanctionne la fin du cycle.

Nous avons comparé le cycle de développement de l'espèce littorale et celui de l'espèce benthique.

b) Population benthique du lac de Port-Bielh, (fig. 5 b).

En profondeur, le cycle évolutif de *E. lamellatus* est un peu moins étalé dans le temps. On n'observe plus ici qu'une seule période maximale de reproduction parthénogénétique et l'on constate également que la proportion des jeunes est beaucoup moins importante.

La comparaison du régime thermique des deux stations peut expliquer ces différences : les températures plus basses en profon-

deur entraînent un développement moins rapide et ne permettent pas l'installation de plusieurs générations. Cependant la période sexuelle se situe également en septembre. Dans les deux cas, l'espèce est monocyclique.

FIG. 5 — Evolution de deux populations d'*Eurycerus lamellatus*. — a : population littorale du L. de l'Île; b : population benthique du L. de Port-Bielh :

jeunes
 ♀ ovigères
 ♀ éphippiales ———

— *Macrothrix hirsuticornis* (Lac Supérieur), (fig. 6 a).

Malgré quatre prélèvements antérieurs, cette espèce n'est apparue dans nos récoltes qu'au début d'août. Elle était alors représentée par des jeunes et des femelles adultes ovigères et non ovigères. Il faut donc admettre que l'éclosion des éphippies se situe beaucoup plus tôt, courant juillet probablement. L'espèce semble présenter une seule période de reproduction parthénogénétique à laquelle succède une phase de gamogénèse assez précoce qui s'installe dès la fin août.

La forte proportion des jeunes correspond au fait que chez cette espèce, à chaque ponte, sont émis de 3 à 5 œufs. Il a été noté jusqu'à 9 œufs dans la cavité incubatrice.

— *Chydorus sphaericus* (Lac Supérieur) (fig. 6 b).

Les premiers individus, jeunes et femelles non ovigères, ont été récoltés en juillet. Comme chez l'espèce précédente on observe une seule période maximale de reproduction parthénogénétique et une seule période sexuelle en septembre-octobre. Les pontes de *Chydorus sphaericus* sont toujours limitées à 2 œufs. Ceci explique en partie les proportions relativement faibles de jeunes.

Il est possible que l'apparition tardive de ces deux dernières espèces dans cette station soit en rapport avec le fait que le dégel s'est amorcé tardivement (le 25-VI-66, un tiers du lac était encore gelé).

— *Alona affinis* (Etang des Nymphes), (fig. 6 c).

Le cycle de cette espèce débute plus tôt dans la saison. Quelques jeunes et femelles non ovigères sont recueillis le 15 juin. L'éclosion des éphippies doit suivre de très près le dégel qui, dans cette station, s'est produit les premiers jours de mai. Les conditions thermiques du milieu, relativement basses, entraînent un développement moins rapide de l'espèce et expliquent la faible densité numérique des individus en début de saison; la population atteint son maximum de densité seulement fin septembre.

Il semble que cette espèce, comme les deux espèces précédentes, présente une seule génération parthénogénétique suivie d'une génération sexuée.

Ici encore l'espèce est franchement monocyclique. Comme chez *Chydorus sphaericus* il n'y a, à chaque ponte, production que de deux œufs seulement, d'où la proportion relativement faible des jeunes.

FIG. 6. — Evolution de trois populations littorales de Cladocères. — a : *Macrothrix hirsuticornis* (L. Supérieur); b : *Chydorus sphaericus* (L. Supérieur); c : *Alona affinis* (E. des Nymphes).

jeunes
 ♀ ovigères
 ♀ éphippiales ———

FIG. 7. — Evolution de trois populations littorales de *Simocephalus vetulus*.
— a : L. Inférieur; b : L. d'Anglade; c : E. des Nymphes

jeunes
♀ ovigères
♀ éphippiales ———

— *Simocephalus vetulus* (Lac Inférieur), (fig. 7 a).

Les récoltes du 15 juin ont ramené plusieurs éphippies en voie d'éclosion avec des embryons en état de développement avancé. Le cycle doit débiter fin mai, début juin. L'espèce présente une phase assez longue de reproduction parthénogénétique (juillet-août). Fin août la population a atteint son maximum annuel. On observe en septembre un légère recrudescence dans les proportions des femelles ovigères et des jeunes, précédant la phase de reproduction sexuée. Comme dans les cas précédents, la gamogénèse est prépondérante en fin de cycle et l'espèce est franchement monocyclique.

Nous avons comparé ce cycle biologique à celui des populations de la même espèce du lac d'Anglade et de l'étang des Nymphes. Dans le lac d'Anglade (fig. 7 b), le cycle de *S. vetulus* se déroule de façon analogue. On note toutefois début août, une velléité de reproduction sexuée, très brève et peu marquée (2 femelles éphippiales recueillies). La gamogénèse de fin de cycle est toujours aussi nette.

La population de l'étang des Nymphes (fig. 7 c) est représentée début juin par trois jeunes femelles, une femelle non ovigère, une femelle ovigère. Il semble que dans cette station, le cycle de l'espèce débute plus tôt. Comme nous l'avons vu pour *Alona affinis*, les basses températures ralentissent le développement et entraînent un décalage du cycle dans le temps. La proportion maximale de jeunes se situe en septembre, le maximum numérique, fin septembre, c'est-à-dire un mois plus tard qu'au lac Inférieur. La reproduction sexuée par contre débute un peu plus tôt. Ici aussi l'espèce est nettement monocyclique.

5.2. — Conclusion.

Le cycle biologique des espèces étudiées, qu'elles soient planctoniques, littorales ou benthiques, répond au même schéma :

— les espèces se développent plus ou moins tardivement selon les conditions du milieu (dégel plus ou moins précoce, régime thermique plus ou moins élevé) ;

— elles présentent un seul maximum de densité en septembre. Ce maximum est toujours suivi d'une chute brutale du nombre des individus, annonçant la fin du cycle ;

— toutes sont monocycliques. Il existe une seule période de reproduction sexuée en automne. Cette gamogénèse est remarquable par le caractère exclusif qu'elle présente chez toutes les espèces.

6. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

L'étude des populations de Cladocères du Massif de Néouvielle a été poursuivie régulièrement dans 13 stations, du printemps à l'automne 1966.

Au point de vue faunistique, 19 espèces ont été récoltées : 6 appartiennent à la famille des Daphniidae, 1 à la famille des Moinidae, 3 à la famille des Macrothricidae, 9 à la famille des Chydoridae. Six de ces espèces sont nouvelles pour les Pyrénées.

Cette faune comprend un ensemble de formes à vaste répartition, dont quatre éléments à affinité boréo-alpine.

Au point de vue répartition écologique et dans le cadre des stations étudiées, il existe en fonction de l'altitude un remplacement graduel des formes eurythermes de plaine par des formes sténothermes d'eaux froides, fait déjà souligné par E. ANGELIER [1961]. L'altitude intervient principalement par le jeu du facteur thermique qui joue un rôle prépondérant dans la distribution des espèces. Celles-ci occupent les différents milieux selon leur optimum thermique. Elles prennent alors un développement considérable et constituent les éléments dominants et caractéristiques du peuplement. Cependant d'autres facteurs écologiques peuvent intervenir dans cette distribution, tel semble être le cas notamment de la teneur en oxygène dissous pour *Eurycercus lamellatus*.

Enfin il a été possible pour la région considérée, de reconnaître les trois types de biotopes littoraux suivants :

- milieux temporaires caractérisés par l'association *Daphnia obtusa* — *Alona rectangula*,
- biotopes à eaux froides, dépourvus de végétation avec l'association *Macrothrix hirsuticornis* — *Chydorus sphaericus*,
- biotopes à eaux plus chaudes, à végétation littorale bien développée, caractérisée par *Simocephalus vetulus*.

Toutefois, il existe entre ces deux derniers types, une série de biotopes intermédiaires caractérisés par des groupements divers : groupements à base de *Simocephalus vetulus* — *Alona affinis* ou *Alona affinis* — *Chydorus sphaericus*, selon le régime thermique, à base de *Simocephalus vetulus* — *Eurycercus lamellatus*, selon les conditions d'oxygénation.

L'étude des cycles biologiques a montré que chez toutes les espèces (littorales, planctoniques ou benthiques) le cycle vital était identique et caractérisé par un seul maximum annuel et une unique phase de gamogénèse à caractère exclusif. Il semble que pour ces populations de Cladocères d'altitude le stade éphippie soit nécessaire pour assurer le relai des espèces d'une saison à l'autre. On peut alors se demander si ce stade de repos de l'œuf de durée

est un phénomène facultatif, en liaison avec les conditions externes, ou un phénomène obligatoire et indépendant des facteurs du milieu comme cela a été montré par NOURISSON [1964] sur des populations de montagne de *Chirocephalus diaphanus*. Des vérifications expérimentales devraient permettre de résoudre cette question.

ECOLOGY OF THE CLADOCERA OF THE MASSIF DE NÉOUVIELLE (HAUTES-PYRÉNÉES)

The study of the populations of Cladocera in the Massif de Néouvielle was pursued regularly in 13 stations from spring to autumn 1966.

In the study of the fauna, 19 species were collected : 6 belonged to the Daphniidae family, 1 to the Moinidae family, 3 to the Macrothricidae family, 9 to the Chydoridae family. Six of the species were new to the Pyrenees.

This fauna comprised a group of widely differing forms of which four elements had boreo-alpine affinity.

As regards the ecological distribution and within the area of the stations studied, there exists in terms of the altitude a gradual replacement of stenothermic cold water forms by eurythermic plain forms. The difference in altitude and the subsequent thermal difference plays an important role in the distribution of the species. These grow in different areas according to their thermal optimum. They then develop widely and constitute the dominant and characteristic elements of the fauna. However, other ecological factors can intervene in this distribution; this seems to be the case with the amount of dissolved oxygen in *Eurycercus lamellatus*.

Finally, it was possible in the region studied to distinguish the three following types of littoral biotopes :

- temporary environments characterized by *Daphnia obtusa* — *Alona rectangula*,
- cold water biotopes devoid of vegetation with *Macrothrix hirsuticornis* — *Chydorus sphaericus*,
- biotopes of warmer water with well developed littoral vegetation, characterized by *Simocephalus vetulus*.

However, between these two final types there exists an intermediary series of biotopes characterized by diverse groupings : groupings based on *Simocephalus vetulus* — *Alona affinis* or *Alona affinis* — *Chydorus sphaericus*, depending on the thermal regime, based on *Simocephalus vetulus* — *Eurycercus lamellatus*, depending on the oxygenation conditions.

The study of the biological cycles showed that with all these species (littoral, planctonic or benthic) the vital cycle was identical and characterized by a single annual maximum and a single phase of gametogenesis of an exclusive nature. It seems that for these populations of Cladocera found in high places, the ephippial stage is necessary in order to assure the supply of species from one season to another.

**ÖKOLOGIE DER CLADOCEREN DES MASSIF DU NÉOUVIELLE
(HAUTES-PYRÉNÉES)**

Die Untersuchungen über die Cladoceren-Populationen des Massif de Néouvielle sind von Frühjahr bis Herbst 1966 in 13 Stationen regelmässig durchgeführt worden.

Was die Fauna betrifft, so sind 19 Arten gesammelt worden : 6 gehören zu der Familie der Moinidae, 3 zur Familie der Macrothricidae, 9 zur Familie der Chydoridae. 6 dieser Arten sind für die Pyrenäen neu.

Diese Fauna umschliesst eine Formengemeinschaft von weiter Verbreitung; vier ihrer Elemente besitzen boreo-alpine Affinität.

Vom ökologischen Standpunkt her und im Rahmen der untersuchten Stationen besteht, in Abhängigkeit von der Höhe, eine graduelle Verdrängung der stenothermen Kaltwasserformen durch eurytherme Formen des Flachlandes. Die Höhenlage kommt hauptsächlich durch den thermischen Faktor zugute, der bei der Verteilung der Arten eine vorherrschende Rolle spielt. Diese besetzen je nach ihrem thermischen Optimum die verschiedenen Milieus. Sie gelangen dann zu einer beträchtlichen Entwicklung und bilden die dominierenden und charakteristischen Elemente der Bevölkerung. Andere ökologische Faktoren können bei dieser Verteilung jedoch mitspielen; dies scheint besonders der Fall des Gehaltes an gelöstem Sauerstoff für *Eurycercus lamellatus* zu sein.

Schliesslich war es möglich in dem untersuchten Bereich die drei folgenden Typen von Uferbiotopen zu erkennen :

— temporäre Lebensbereiche, charakterisiert durch die Vergesellschaftung *Daphnia obtusa* — *Alona rectangula*.

— Kaltwasserbiotope ohne Vegetation, mit der Vergesellschaftung *Macrothrix hirsuticornis* — *Chydorus sphaericus*.

— Biotope mit etwas wärmerem Wasser und gut entwickelter Ufervegetation, charakterisiert durch *Simocephalus vetulus*.

Zwischen diesen beiden letzten Typen existiert jedoch eine Reihe von intermediären Biotopen, die durch diverse Gruppierungen gekennzeichnet sind : Gruppierungen, die nach dem thermischen Regime hauptsächlich aus *Simocephalus vetulus* — *Alona affinis* oder *Alona affinis* bestehen, nach den Durchlüftungsverhältnissen hauptsächlich auf *Simocephalus vetulus* — *Eurycercus lamellatus* basieren.

Die Untersuchung der biologischen Zyklen hat ergeben, dass alle Arten (Uferbewohner, Plankton und Benthos) einen identischen Lebenszyklus besitzen, der durch ein einziges jährliches Maximum und eine einzige ausschliessliche Gamogenese - Phase gekennzeichnet ist. Es scheint, dass bei den Cladoceren-Populationen des Hochgebirges das Ephippium-Stadium notwendig ist, um die Ablösung der Arten von einer Saison zur anderen zu garantieren.

TRAVAUX CITÉS

- ANGELIER (E.). 1961. — Les lacs d'Estibère : remarques sur le peuplement des lacs de montagne. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* **96**, (1/2) : 7-14.
- CAPBLANCO (J.) et LAVILLE (H.). 1968. — Etude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs du Massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, **4** (3) : 275-324.
- FLOSSNER (D.). 1964. — Zur Cladocerenfauna des Stechlinsee-Gebietes. II. *Limnologica (Berlin)*, **2** (1) : 35-103.
- GUERNE (J. de) et RICHARD (J.). 1892. — Sur la faune pélagique de quelques lacs des Hautes-Pyrénées. *Ass. franç. Av. Sc., 21^e session, Paris* : 526.
- LAGARRIGUE (J.). 1949. — Le Zooplancton du lac d'Orédon. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **84**, (1/2) : 45-53.
- LAGARRIGUE (J.). 1951. — La faune littorale du lac d'Orédon. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **86** (3/4) : 291-294.
- LITYNSKI (A.). 1922. — Etude critique sur la répartition des Cladocères dans le Tatra. *Ann. Biol. lac.*, **11** : 241-278.
- MARGALEF (R.). 1948. — Flora, fauna y comunidades bióticas de las aguas dulces del Pirineo de la Cerdana. *Monogr. Est. Est. Pirenaicos*, **11** : 226 p.
- MARGALEF (R.). 1952. — La vida en las aguas dulces de Andorra. *Prim. Cong. Intern. Pirineo Inst. Est. Pirenaicos* : 107 p.
- MEUCHE (A.). 1937. — Abnormale Endkrallen bei Alona. *Archiv. Hydrobiol.*, **32** : 162 p.
- MONARD (A.). 1928 a. — Note sur la faune des eaux douces des environs de Banyuls. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **53** (4) : 214-225.
- MONARD (A.). 1928 b. — Note sur la faune de quelques lacs des Pyrénées. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **53** (4) : 243-261.
- NOURISSON (M.). 1964. — Recherches écologiques et biologiques sur le crustacé Branchiopode *Chirocephalus diaphanus* Prév. : étude expérimentale du déterminisme du développement de l'œuf. *Thèse, Nancy*, 154 p.
- PACAUD (A.). 1935. — Contribution à l'étude de la répartition des Cladocères dans la région du Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **60** : 153-168.
- PACAUD (A.). 1939. — Contribution à l'écologie des Cladocères. *Bull. Biol. Fr. et Belg., Suppl.* **25** : 256 p.
- ROY (J.). 1931. — Copépodes et Cladocères de la région pyrénéenne. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **56** : 542-546.
- SCHODDUYN (R.). 1924. — Contribution à l'étude du plancton du lac de Lourdes. *Ann. Biol. lac.*, **13** : 143-204.
- STROMENGER-KLEKOWSKA (Z.). 1961. — De quelques anomalies et de la morphologie des Cladocères des étangs à poissons. *Verh. Internat. Ver. Limnol.*, **14** : 950-954.
- WEIGOLD (H.). 1910. — Biologische Studien an Lyncodaphniden und Chydoriden des Königreichs Sachsen. *Internat. Rev. Hydrob.*, **3**, *Biol. Suppl.* **2** : 1-118.
- WELCH (P. S.). 1948. — *Limnological Methods*. New York, 381 p.

(Laboratoire d'Hydrobiologie
de la Faculté des Sciences de Toulouse,
Equipe de Recherche Associée au C.N.R.S.,
118, route de Narbonne, 31 - Toulouse)

Achévé d'imprimer en août 1969