INFLUENCE DES HERBIERS A *TRAPA NATANS* SUR LA DYNAMIQUE D'UN ÉTANG EN PÉRIODE ESTIVALE

par J. JUGET¹ et J.-C. ROSTAN¹.

L'influence des herbiers à *Trapa natans* a été analysée dans un étang de Dombes (Ain). Le couvert végétal flottant isole une couche d'eau superficielle de 5 cm d'épaisseur. Dans l'hypolimnion ainsi créé, les échanges vase-eau libèrent une quantité importante de fer et de phosphate en provenance du sédiment. La présence de *Trapa natans* augmente, au cours de l'été, la disparité fonctionnelle de l'écosystème.

The effect of the macrophyte *Trapa natans* on the dynamics of a pond during the summer period.

The effect of the macrophyte *Trapa natans* has been studied in a pond of Dombes (Ain). The floating vegetative cover isolates a superficial layer of 5 cm thickness. In the hypolimnion thus formed, the mud-water interchanges release an important quantity of iron and phosphates originating from the sediment. The presence of *Trapa natans* increases throughout the summer the functional disparity of the ecosystem.

L'étude des communautés d'Invertébrés planctoniques et benthiques des étangs piscicoles de la Dombes est poursuivie depuis 1969 dans le cadre de la Réserve Biologique de Villars-les-Dombes (Ain).

Dans une publication récente (Juget et al., 1972), nous avons démontré l'influence exercée par les herbiers annuels à *Trapa natans* qui prolifèrent dans certains de ces étangs au cours de la belle saison sur la répartition de la faune aquatique.

En prévision d'une analyse plus approfondie de l'écologie des populations inféodées à ces herbiers et d'une mesure corrélative de la production secondaire au sein de l'écosystème, nous avons procédé, au cours de l'été 1972, à une série de mesures physico-chimiques sur l'un des étangs de la Réserve, partiellement envahi par la mâcre ou châtaigne d'eau.

1. Département de Biologie Animale et Zoologie, Université Claude-Bernard, Lyon I, 43, boulevard du 11-Novembre-1918, 69 - Villeurbanne.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

L'étang Sainte-Anne qui a servi de cadre à cette étude est un étang d'alevinage de 7 ha; asséché et cultivé en avoine en 1965, il est resté en eau depuis cette date (bien que soumis à la vidange annuelle d'automne pour la pêche).

Au cours de notre campagne qui a duré du 21 août au 13 septembre 1972, la zone méridionale de cet étang était envahie par les herbiers à *Trapa natans* dont une partie fut faucardée au cours de la première quinzaine d'août.

Des deux stations choisies pour nos prélèvements (planche I), l'une (station 1) était située dans le secteur S.E. de l'étang, à environ une quinzaine de mètres de la rive, dans une zone d'herbiers qui n'avaient pas subi de faucardage; l'autre (station 2), servant de station témoin, se situait au large de la pêcherie de l'étang, dans un secteur dégarni constamment de végétation et correspondant à une surface d'eau libre d'environ 1 000 m².

A l'emplacement de la station 1, la densité des herbiers alors en cours de fructification, après achèvement de la phase de croissance, atteignait le chiffre moyen de 50 pieds/m².

Du 21 août au 13 septembre, le niveau de l'étang, d'une profondeur maximum d'environ 1 m, s'est abaissé progressivement de 15 cm, la profondeur d'eau évoluant à la station 1 de 40 à 25 cm, au cours de cette période.

L'évapo-transpiration a été favorisée à cette époque par un temps généralement ensoleillé et un régime de vents persistants (à dominante de secteur Nord)

Afin de préciser l'impact créé par la présence des herbiers sur l'environnement aquatique ainsi que l'évolution de cet écosystème particulier, nous avons contrôlé la variabilité dans l'espace et dans le temps de quelques paramètres (indice de lumination, température, O₂ dissous, potentiel redox, sels minéraux dissous).

La pénétration de la lumière dans l'eau était analysée au moyen d'un lux-mètre DR-B Lange, muni d'une cellule étanche.

La température et l'oxygène dissous étaient mesurés in situ à l'aide d'un oxymètre YSI 51 A pourvu d'une sonde de température.

La mesure du pH et du potentiel d'oxydo-réduction était effectuée in situ au moyen d'un pH-mètre portatif Tacussel (type P6) muni d'une électrode combinée HA 450 pour la mesure du pH et d'une électrode combinée Ingold (PT 4800-M5) avec électrode de référence à l'Argentinal, pour la mesure du potentiel redox.

Le calcium était dosé par complexométrie.

Les matières en suspension, le fer, les phosphates, l'azote minéral et la silice étaient dosés à l'aide d'un photocolorimètre IR - DR Hach.

A

B

A) Vue de l'étang Sainte-Anne (secteur S.E. de l'étang), partiellement envahi par *Trapa natans* (août 1972). La station 1 est localisée à la limite inférieure droite du cliché. La station 2 se situe à l'emplacement de la nappe d'eau libre visible en haut du cliché.

B) Détail de l'herbier à *Trapa natans*, à l'emplacement de la station 1 (août 1972).

Les prélèvements d'échantillons d'eau, au voisinage de l'interface eau-sédiment, destinés à l'analyse chimique, étaient réalisés par siphonnage à partir de carottes mixtes eau-sédiment non perturbées, récupérées au carottier Mécaboliér équipé d'un cylindre en altuglass de 10 cm² de section; ces carottes servaient également à l'analyse du pH et du potentiel redox à l'intérieur du sédiment. Toutes les analyses étaient réalisées dans un délai maximum de 4 heures après les prélèvements.

PRINCIPAUX RÉSULTATS ET DISCUSSION

1) Influence des herbiers à *Trapa natans* sur la pénétration de la lumière (fig. 1).

FIG. 1. — Transmission (en %) de la lumière, en fonction de la profondeur, dans l'étang Sainte-Anne aux stations 1 et 2 (24 août 1972, 15-16 heures).

L'étude comparée de la pénétration verticale de la lumière du jour au niveau de la nappe d'eau libre et au niveau des herbiers effectuée le 24 août entre 15 et 16 heures par temps ensoleillé (avec un éclairage incident de 58 000 à 60 000 lux au moment des

mesures) témoigne de l'absorption massive exercée vis-à-vis de la lumière par le couvert végétal flottant.

A la station 1, 93 à 98 % du rayonnement incident (soit plus de 95 % en moyenne) se trouvent interceptés par l'écran naturel constitué par la végétation flottante. L'efficacité de cette absorption est encore accrue par la marge importante de chevauchement des rosettes de feuilles nageantes caractéristiques du végétal ainsi que par la surcharge en périphyton (algues et suspensions diverses) retenu à la face inférieure des limbes et à la surface des pétioles fortement pubescents des feuilles nageantes.

L'évolution de la teinte dominante de ces feuilles du vert au pourpre-orangé puis au brun-noirâtre avec mélange progressif de ces nuances au fur et à mesure du vieillissement des herbiers dont la décomposition des feuilles nageantes les plus âgées s'amorce bien avant la sédimentation du végétal sur le fond de l'étang s'accompagne, au demeurant, de la filtration d'une gamme croissante du spectre de la lumière solaire. Le poli brillant de la face supérieure de ces feuilles flottantes doit contribuer également à accroître la réflectivité (ou proportion de lumière réfléchie soit par réflexion, soit par diffusion) en fonction de l'angle d'incidence du rayonnement solaire, par rapport à la surface de l'eau libre.

La courbe d'absorption relative à la station d'eau libre est beaucoup plus régulière bien que l'on note un taux d'extinction également important qui atteint 50 % dès que sont franchis les 10 premiers cm. Ceci s'explique, en première approximation, par la couleur brunâtre des eaux de l'étang chargées en fer et en acides humo-limniques, ainsi que par la présence des particules en suspension.

2) Thermique (fig. 2 et 4).

L'évolution nycthémerale de la température de l'eau au niveau de la station 1 révèle le contraste singulier entre l'inertie thermique des couches d'eau profonde voisines du sédiment et l'astatisme extrême des couches superficielles (fig. 3). Au cours de la phase de réchauffement journalier, une microthermocline éphémère s'instaure au sein des herbiers, isolant une couche épilimnique d'environ 5 cm d'épaisseur, où les écarts de température entre le jour et la nuit peuvent dépasser 12 °C d'amplitude et une couche hypolimnique au-delà de 15-20 cm de profondeur où les écarts de température, au niveau du sédiment, ne dépassent pas quotidiennement 2,5 °C d'amplitude. Cette thermocline éphémère est analogue, à certains égards, à celle qui affecte les couches tout à fait superficielles de lacs très protégés du vent et d'assez faibles dimensions tels que certains lacs de montagne sous l'effet de l'alternance d'une phase de refroidissement passager et de jours ensoleillés très chauds (Dussart, 1966).

Dans le cas particulier, l'homogénéisation nocturne de la température de l'eau était favorisée par une séquence de nuits relativement fraîches dans l'intervalle de nos observations. Cette persistance de nuits froides explique aussi dans une certaine mesure la stabilité thermique à long terme de l'hypolimnion à l'emplacement des herbiers : au-delà de 20 cm de profondeur, au niveau de l'interface eau-sédiment, l'eau de l'étang au cours de la période du 21 août au 12 septembre inclus n'a pas varié à la station 1 de plus de 4,7 °C d'amplitude, soit moins du double des écarts maxima enregistrés à cette même profondeur au cours d'un seul nycthémère. Le refroidissement exceptionnel survenu dans la nuit du 12

FIG. 2. — Évolution de la température de l'eau, au sein des herbiers à *Trapa natans* (station 1), au cours de la phase de réchauffement diurne (24 août) et de refroidissement nocturne (25-26 août, 12-13 septembre 1972).

FIG. 3. — Évolution des % de saturation de l'eau en O_2 dissous au sein des herbiers à *Trapa natans* (station 1), au cours de la période du 22 août au 12 septembre 1972 (mesures effectuées entre 16 et 17 heures).

A : surface de l'eau; B : isobathe - 10 cm; C : interface eau-sédiment.

au 13 septembre (*fig. 2*) au cours de laquelle la température de l'eau s'est abaissée au-dessous de 11 °C, accompagnée du phénomène d'inversion thermique de la surface au fond de l'étang, fait, à cet égard, figure de cas extrême.

L'établissement d'une thermocline, à l'intérieur des herbiers, au cours de la phase journalière de réchauffement, apparaît lié à l'action conjuguée de plusieurs facteurs.

a) Une partie des radiations calorifiques (notamment infrarouges) se trouve, soit réfléchi, soit absorbée par les rosettes flottantes du végétal qui jouent le rôle d'écran réfléchissant et de filtre vis-à-vis du rayonnement solaire. Il semble, à en juger par l'homogénéité thermique relative de la tranche d'eau des 5 cm superficiels, au moment où l'étang est en phase finale de stratification, que le rôle d'écran offert par les seules feuilles nageantes du végétal n'est pas essentiel dans l'établissement de la thermocline, mais que toute la partie flottante du végétal (feuilles nageantes, flotteurs et fruits) baignant dans l'épilimnion, intervient dans la thermodynamique de l'eau.

Le biovolume moyen de la végétation flottante circonscrite aux 5 cm superficiels (soit les 2/3 du volume total de l'herbier en fin de période estivale) a été estimé dans le secteur choisi pour nos prélèvements et pour une densité moyenne de 50 plants/m² à la moyenne de 5,3 l/m², ce qui représente environ 10 % du total du volume occupé par la tranche d'eau correspondante. L'importance relative de ce biovolume occupé par les parties flottantes du végétal par rapport au volume total de l'herbier et par rapport à la surface de l'étang doit contribuer à entretenir un effet de serre dans les couches superficielles de l'herbier et à modifier la conductivité thermique du milieu aquatique ambiant. Ainsi le calcul de la provision journalière de chaleur accumulée, à la station 1, à l'emplacement des herbiers, le 24 août et le 25 août 1972, dans une colonne d'eau de 40 cm d'épaisseur, entre la phase d'homogénéisation complète des températures et la phase finale de stratification thermique (soit respectivement 166 et 188 cal. g/cm²) montre que le 1/3 de cette chaleur (soit respectivement 33,6 % et 33,1 %) se trouvait stocké dans l'épilimnion, c'est-à-dire 1/8 seulement de la profondeur de l'étang.

b) L'inertie thermique de l'hypolimnion se trouve également favorisée par l'entrave apportée par les parties flottantes de la végétation (y compris des radeaux flottants constitués par les herbiers après leur faucardage) à l'emprise des vents générateurs de vagues et de courants.

Dans les zones libres de végétation, les turbulences créées au sein de la masse d'eau par l'action mécanique des vents maintiennent au cours du nyctémère une homogénéisation relative de

toute la colonne d'eau. Ceci ressort de l'examen des courbes thermiques de la fig. 4 qui correspondent à des mesures effectuées entre 16 et 17 heures, alors que l'étang était balayé par un vent de force moyenne de secteur S-W.

3) O_2 dissous et potentiel redox.

La phase nocturne d'homogénéisation thermique ne semble pas affecter la stratification chimique de l'eau au niveau des herbiers et en particulier la stratification de l'oxygène dissous. L'aspect clinograde de la répartition verticale de cet élément est amplifié par l'existence d'une chémocline entre —5 et —10 cm environ sous la surface de l'eau (fig. 3 et 4).

L'inertie chimique de la couche hypolimnique s'explique par le faible coefficient de diffusion de l'oxygène dans l'eau, parallèlement à la stabilité thermique et mécanique de cet horizon.

A la station 1, au niveau de l'interface eau-sédiment, le pourcentage de saturation de l'eau en O_2 dissous évolue au cours de la période du 22 août au 12 septembre inclus, à l'intérieur d'une enveloppe étroite de l'ordre de 10 à 20 % (soit 1 à 2 ppm d' O_2 dissous). Ces valeurs, qui se rapportent à la phase de stratification thermique, ne sont, au demeurant, que peu ou pas affectées au cours du nyctémère.

FIG. 4. — Analyse comparée de quelques paramètres (t° , O_2 , pH, potentiel redox), caractéristiques de l'eau et du sédiment aux stations 1 et 2 (7 septembre 1972, 16-17 heures).

Les couches d'eau superficielles accusent, à cette même station, une plus grande variabilité au cours du temps, aussi bien d'un jour à l'autre que du jour à la nuit; les valeurs extrêmes mesurées (2,0 et 6,7 ppm) correspondent à 21 et 73 % de la saturation. Ces écarts sont partiellement sous la dépendance des fluctuations journalières de la température, bien que nous n'ayons pas trouvé de corrélation étroite et constante entre le pourcentage de saturation en O_2 et la température de l'eau. La pellicule superficielle de l'eau de l'étang au contact avec l'atmosphère peut se trouver momentanément influencée même au sein des herbiers les plus denses par l'action des vents; ceux-ci n'empêchaient pas, cependant, le développement localement important de voiles bactériens à la surface de l'eau entre les mailles du réseau flottant constitué par les feuilles nageantes et partiellement décomposées du végétal.

TABLEAU I. — Variabilité de la turbidité et de la teneur en sels minéraux dissous dans l'eau de Sainte-Anne, au niveau des herbiers (station 1) et de la nappe d'eau libre (station 2), au cours de l'été 1972.

Les prélèvements d'échantillons d'eau ont été effectués entre 15 et 17 heures. Pour chacun des éléments analysés et pour chaque station, les chiffres du haut se rapportent à la surface de l'eau, les chiffres du bas à la tranche d'eau voisine de l'interface eau-sédiment.

	24 août 1972		7 septembre 1972	
	Station 1	Station 2	Station 1	Station 2
Matières en suspension (mg/l)	10 130	10 40	110 260	20 30
Alcalinité totale (mg/l $Ca\ CO_3$)	7,5 —	7,5 —	7,5 —	7,5 —
Calcium (mg/l Ca^{2+})	3,7 3,7	3,7 —	3,7 —	4,4 —
Azote nitrique (mg/l $NO_3^-—N$)	< 0,01 0,10	0,02 < 0,01	< 0,01 < 0,01	0,03 < 0,01
Azote nitreux (mg/l $NO_2^-—N$)	< 0,01 0,05	< 0,01 < 0,01	< 0,01 < 0,01	< 0,01 < 0,01
Fer ferrique (mg/l Fe^{3+})	0,26 —	0,54 0,6	0,62 0,2	1,25 1,25
Fer ferreux (mg/l Fe^{2+})	0,04 2,5	0,01 < 0,01	0,88 2,6	0,05 0,15
Orthophosphate (mg/P. PO_4^{3-})	— —	— —	0,05 0,5	0,05 0,05
Silice dissoute (mg/ SiO_2)	— —	— —	— 0,48	0,45 0,45

La mesure du potentiel d'oxydo-réduction effectuée parallèlement au niveau de la nappe d'eau libre de l'étang et au niveau des herbiers à *Trapa natans*, au cours de la phase de réchauffement (fig. 4), confirme l'existence, au sein des herbiers, d'une chémocline affectant la tranche d'eau intermédiaire entre la surface de l'eau et la surface du sédiment et la méromicticité temporaire qui caractérise ce milieu particulier. L'allure générale des courbes correspondant à chacune des 2 stations reproduit assez fidèlement celles de la température et de l'oxygène dissous. Les valeurs les plus faibles sont notées au dessous de la surface du sédiment entre -2 et -5 cm de profondeur, au niveau de l'horizon humifère A1 de 5 cm environ d'épaisseur, très riche en eau et en détritux végétaux, parcouru par les racines et, en partie, par les tiges à feuilles laciniées submergées du végétal. Cet horizon contraste fortement avec l'horizon g argileux, sous-jacent, à très forte compacité, apparenté au pseudogley.

4) Sels minéraux dissous (Tableau I).

a) FER ET ORTHOPHOSPHATE.

Ces deux éléments méritent une mention particulière, en raison d'une part du rôle déterminant que peut avoir le complexe (Fe^{3+} - Fe^{2+}), comme transporteur d'électrons dans les réactions d'oxydo-réduction, et d'autre part de l'importance et de la réversibilité des phénomènes de sorption qui associent le phosphore inorganique et l'hydroxyde ferrique en milieu aquatique (Mortimer, 1941-1942, 1971, Williams et al., 1971).

L'examen du tableau I révèle en règle générale un accroissement sensible de la teneur des eaux en fer total et en orthophosphate avec la profondeur. En ce qui concerne le fer ferreux (Fe^{2+}), on observe simultanément au cours de la période du 24 août au 7 septembre un accroissement en valeur absolue de cet élément dans chacune des deux stations et un enrichissement en valeur relative des couches d'eau profonde par rapport aux couches superficielles. Selon Mortimer (1971), les couches superficielles du sédiment peuvent libérer dans l'eau surnageante, du fait de la réduction de l'hydroxyde ferrique, des quantités importantes de fer et de phosphates dès que l'isovolt $+ 0,24$ (ajusté à pH 7) s'élève au-dessus de la surface de la vase. Or cette conclusion est en accord avec nos observations, puisqu'à la station 1 où l'hypolimnion recélait d'importantes quantités de fer (Fe^{2+}) et de phosphate, l'isovolt $\text{E7} + 0,2$ V était noté le 7 septembre à plus de 10 cm au-dessus de la surface du sédiment.

L'influence exercée indirectement par la végétation estivale sur la solubilisation du fer était confirmée a posteriori par un dosage

réalisé à l'emplacement de la station 1, le 13 novembre 1972, plus d'un mois après la sédimentation des herbiers à *Trapa natans* au fond de l'étang; nous avons détecté dans les 30 cm d'eau sur-nageante 1,4 ppm de Fe^{3+} et 0,08 ppm de Fe^{2+} , soit des teneurs sensiblement équivalentes à celles observées à la station 2 en septembre.

L'accroissement de la charge en suspension des eaux estivales au sein des herbiers pourrait également apporter un élément d'explication à cet apport de sels minéraux dissous dans la mesure où cette « suspension de sol », est elle-même le siège, en milieu réducteur, de phénomènes de désorption. Cet accroissement de la turbidité au niveau des herbiers enracinés peut lui-même s'expliquer par le fait que les herbiers étaient fréquentés par une colonie assez importante de Limicoles (notamment de Foulques) dont la nage active au travers de la végétation « ancrée » lâchement au sédiment favorisait sur leur passage l'agitation et la remise en suspension de la vase superficielle.

Le recours à la technique des lames immergées nous a également permis de constater, au niveau des herbiers, pendant la période considérée, le développement dans la couche d'eau sous-jacente à la végétation flottante, sous un éclairage $\leq 4\,000$ lux, d'une importante population d'Euglénophycées (*Euglena viridis*, *Euglena acus*, *Phacus helicoïdes*, *Phacus orbicularis*). Cette observation est à rapprocher des recherches récentes de Le Cohu (1972) qui semblent montrer que le fer joue un rôle non négligeable dans le développement de certaines Euglénophycées et celles de Gola-chowska (1971) qui démontre, sous des conditions expérimentales, que le fer favorise l'assimilation par les algues des orthophosphates en solution.

b) AZOTE NITRIQUE ET AZOTE NITREUX.

L'absence ou les faibles teneurs des eaux de l'étang Sainte-Anne en nitrites et en nitrates semble un phénomène assez général aussi bien dans l'espace que dans le temps, au cours de la période considérée.

Le caractère fugace des nitrites, très facilement oxydés en nitrates ou réduits en sels ammoniacaux, est bien connu du moins dans les conditions naturelles. Il est, par contre, moins simple d'expliquer la faible teneur des eaux en nitrates.

Les fluctuations observées laissent supposer une activité biologique antagoniste entre les germes nitrifiants nitreux et nitriques qui, en milieu riche en matières organiques, peuvent s'accommoder de conditions de potentiel redox bas (Laurent, 1971) et les germes ammonifiants et dénitrifiants. Beaupied (1969) note la prédominance de ces deux derniers groupes de germes dans la microflore

totale d'un échantillon de sol superficiel récolté dans l'étang Sainte-Anne le 27 octobre 1966, sous 80 cm d'eau.

L'absence de données sur la teneur des eaux estivales en azote ammoniacal ne nous permet pas, en l'occurrence, d'être plus explicites.

c) CALCIUM - SILICE.

La lecture du tableau I ne montre pas de différences sensibles d'un secteur à l'autre de l'étang, en ce qui concerne l'un et l'autre de ces deux éléments.

Les teneurs relativement faibles en calcium et l'acidité des eaux relèvent d'une explication générale qui s'applique à l'ensemble des eaux de la région : à savoir la nature des sols (lehm décalcifié imperméable et siliceux) sur lesquels sont implantés les étangs dombistes. La forte teneur en silice des sols de la Réserve Biologique et de l'étang Sainte-Anne, en particulier (plus de 84 %, Chalamet, 1971) devrait, par contre, s'accompagner logiquement d'un accroissement sensible de la silice dissoute des eaux de l'étang avec la profondeur. L'implantation de piézomètres dans le sol de l'étang Bogue (contigu à l'étang Sainte-Anne) en octobre et novembre 1972, au moment de la remise en eau de cet étang après une année d'assec, nous a permis de déceler dans l'eau d'imbibition du sol préalablement remanié au cours des labours de printemps des teneurs en SiO_2 30 à 50 fois supérieures à celles caractérisant les eaux de Sainte-Anne en septembre. Nous avons pu constater, par ailleurs, à l'occasion d'une étude conduite sur l'étang Petit Turlet, voisin également de Sainte-Anne, une corrélation positive entre la teneur en silice dissoute et la turbidité (indépendamment des fluctuations saisonnières liées à l'activité biologique du phytoplancton); conclusion qui rejoint, du reste, celle de Martin (1971), en milieu estuarien.

Ces faits semblent en contradiction avec les quelques données consignées dans le tableau I. On remarquera cependant que cette remise en solution de la silice à partir des couches superficielles du sol ou (et) à partir des particules en suspension (station 1), est fonction de la richesse de celles-ci en silicates; or, dans le cas particulier, il ne semble pas que l'horizon g de texture argilo-limono-sableuse, le plus riche en quartz et en silicates, intervienne activement dans les échanges eau-sédiment, en raison même de l'hétérogénéité structurale du profil pédologique local.

CONCLUSIONS

A la faveur du développement estival des herbiers à *Trapa natans* l'étang se trouve découpé horizontalement et verticalement en une série de micro-milieus capables d'évoluer indépendamment les uns

par rapport aux autres et tendant à accroître la disparité fonctionnelle de l'écosystème.

Le milieu aquatique sous-jacent au couvert végétal flottant présente, au cours de la phase estivale, un certain nombre de caractères écologiques qui lui sont propres :

— Faible taux d'éclairement qui se rapproche, dès que sont franchis les 5 premiers cm, des conditions réalisées à la limite inférieure de la zone euphotique des lacs, à plusieurs mètres ou plusieurs dizaines de mètres de profondeur.

— Stratification thermique et chimique des eaux dont les couches les plus profondes ne sont que très faiblement impressionnées par les fluctuations thermiques des zones les plus superficielles ou l'agitation des masses d'eau libre voisines.

— Importance accrue des échanges entre la vase et l'eau (notamment en ce qui concerne le fer et les phosphates), favorisés par le milieu réducteur qui caractérise la zone tropholytique de l'étang normalement confinée au sédiment (Wurtz, 1958) mais qui, temporairement, s'étend verticalement à l'eau surnageante.

Ainsi, si l'on peut, à juste titre, considérer les étangs comme « des lacs à évolution rapide et réduite à la zone littorale » (Dussart, 1966), il n'est pas moins vrai d'affirmer que par certains aspects de leur comportement ils offrent, au moins temporairement, la réplique de l'ensemble des phénomènes qui affectent à plus grande échelle toute la masse d'eau d'un grand lac. L'intérêt méthodologique et expérimental de tels écosystèmes pour les recherches de limnologie générale aussi bien que d'écologie générale et appliquée découle en grande partie de cette réduction d'échelle qui affecte les deux dimensions espace et temps.

L'influence exercée par les herbiers annuels à *Trapa natans* sur l'écologie et le comportement de la faune aquatique dans les étangs dombistes, en fonction de leurs caractères morphologiques propres et en raison de l'impact qu'ils créent sur leur environnement, fera l'objet de prochaines publications.

TRAVAUX CITÉS

- BEAUPIED (H.). 1969. — Contribution à l'étude microbiologique des sols d'étangs de la Dombes. *Actes Reser. Biol. Dombes, 1967-1968*, 27-83.
- CHALAMET (A.). 1971. — Contribution à l'étude physico-chimique et minéralogique des sols d'étangs de la Dombes. *Bull. Soc. Nat. et Archéol., Ain*, n° 85, 1-23.
- DUSSART (B.). 1966. — Limnologie. L'étude des Eaux continentales. Gauthiers-Villars, Paris, 678 p.
- GOLACHOWSKA (J.B.). 1971. — The pathways of phosphorus in lake water. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 18, 4, 325-345.

- JUGET (J.), AMOROS (C.), FANGET (R.) et ROSTAN (J.-C.). 1972. — Les communautés d'Invertébrés des étangs piscicoles de la Réserve Biologique de Dombes. Données préliminaires sur leur répartition quantitative, leur évolution, leur importance dans l'alimentation de la Carpe. *Bull. Soc. Nat. et Archéol., Ain*, n° 86, 13-41.
- LAURENT (M.). 1971. — La nitrification autotrophe et hétérotrophe dans les écosystèmes aquatiques. *Ann. Inst. Pasteur*, **121**, 795-810.
- LE COHU (R.). 1972. — Essai d'écologie expérimentale sur un étang : l'utilisation des enceintes en milieu naturel. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 274, série D, 693-696.
- MARTIN (J.-M.). 1971. — Contribution à l'étude des apports terrigènes d'oligo-éléments stables et radioactifs à l'Océan. Thèse, Paris, 155 p.
- MORTIMER (C. H.). 1941. — The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. I. *J. Ecol.*, **29**, 2, 280-329.
- 1942. — The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. II. *J. Ecol.*, **30**, 1, 147-201.
- 1971. — Chemical exchanges between sediments and water in the Great Lakes; speculations on probable regulatory mechanisms. *Limnol. Oceanogr.*, **16**, 2, 387-404.
- WILLIAMS (J. D. H.), SYERS (J. K.), SHUKLA (S. S.), HARRIS (R. F.) et ARMSTRONG (D. E.). 1971. — Levels of inorganic and total phosphorus in lake sediments as related to other sediment parameters. *Environ. Sci. Technol.*, **5**, 11, 1113-1120.
- WURTZ (A.). 1958. — Peut-on concevoir la typification des étangs sur les mêmes bases que celles des lacs ? *Verh. int. Ver. Limnol.*, **13**, 381-393.