LE SYSTEME KARSTIQUE DU BAGET.

VI. LA COMMUNAUTE DES HARPACTICIDES. SIGNIFICATION DES ECHANTILLONS RECOLTES LORS DES CRUES AU NIVEAU DE DEUX EXUTOIRES DU SYSTEME

par R. ROUCH¹ et L. BONNET²

Dans cette troisième note consacrée à la communauté des Harpacticides du système karstique du Baget, nous avons comparé entre eux des échantillons de population obtenus au cours de différentes crues qui ont affecté ce système. Cette analyse porte sur les données fournies par l'exutoire principal, Las Hountas, et une émergence de trop-plein, HR 121. En règle générale, les réponses de ces différents exutoires témoignent d'une grande stabilité dans le temps sur le plan de leur composition faunistique. Il n'en est pas de même sur le plan quantitatif. Les réponses varient significativement d'une crue à l'autre. Les modifications enregistrées dépendent du ruissellement de surface pour la fraction épigée et de l'état des réserves pour l'ensemble du peuplement. La fraction hypogée paraît beaucoup plus stable. Ces observations conduisent à un certain nombre de conclusions relatives à l'équilibre de la communauté et à la méthodologie utilisée.

The Baget karstic system. VI. The harpacticoid community. Significance of samples collected at the time of spates from two outflows from the system.

In this third work about the community of Harpacticoidea from the Baget karstic system, the authors make comparisons between samples of populations gathered during several floods. This analysis deals with data from two springs. Generally, responses from these different spring show a great qualitative stability in time and significative quantitative differences. This heterogeneity must be connected with surface flow for the epigeous part and with the conditions of the saturated zone for the whole samples. The hypogeous part is more stable. These results lead to several conclusions about the dynamic equilibrium of the community of Harpacticoidea and the methodology employed.

Les premiers travaux consacrés à la communauté des Harpacticides du Baget (Rouch et Bonnet 1976 a et b) ont permis de dégager plusieurs caractéristiques du peuplement de ce système par ce groupe de Copépodes. Cette communauté comprend deux ensembles composés l'un de formes strictement hypogées (8 espèces), l'autre d'individus d'origine épigée (13 espèces). Les échantillons de population récoltés cycle après cycle au niveau des différents exutoires de ce système sont caractérisés par leur stabilité remarquable tant sur le plan qualitatif que sur le plan quantitatif. En outre, l'image

1. Laboratoire souterrain du C.N.R.S., 09410 Moulis, France.

2. Laboratoire de Biologie quantitative, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, 31077 Toulouse Cédex, France.

du peuplement fournie par chacune des émergences traduit une double influence : celle de la structure du milieu, les fréquences des espèces hypogées variant selon que l'exutoire considéré est en relation avec le drainage ou avec des systèmes annexes de ce drainage ; celle du milieu extérieur, les pourcentages des formes d'origine épigée dépendant de l'emplacement des exutoires par rapport à une perte qui permet l'intrusion massive d'individus entraînés par les eaux du ruissellement de surface.

Ces résultats conduisent à admettre, du moins en ce qui concerne la fraction hypogée, la pérennité d'un tel peuplement et, par voie de

TABLEAU I. — Las Hountas. Nombre d'individus récoltés lors de seize crues.

crues espèces	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>N. subterranea</i>	1116	1114	944	484	2655	710	684	1148	265	693	1718	307	1274	823	1352	432
<i>N. gracilis</i>	25	12	43	27	69	20	22	62	3	25	90	23	41	47	73	25
<i>N. delayi</i>	3	2	4	3	6	3	1	4	0	2	9	1	4	4	4	3
<i>E. coiffaiti</i>	119	110	358	349	573	216	161	255	60	113	293	103	243	150	235	106
<i>E. bouillon</i>	3	4	1	1	4	1	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0
<i>A. catherinae</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	5	1	3	1
<i>C. gallicus</i>	265	264	365	277	1230	342	351	523	49	271	666	139	456	410	564	158
<i>M. catalana</i>	9	7	0	0	42	2	5	10	1	6	10	0	10	6	19	18
Total	1541	1514	1716	1141	4580	1294	1224	2002	378	1113	2787	573	2033	1444	2250	743
<i>L. echinatus</i>	1732	1675	971	443	1248	500	298	238	188	364	676	156	808	369	2737	339
<i>B. zschokkei</i>	289	214	62	133	888	176	192	423	90	224	397	214	380	205	1310	245
<i>B. pygmaeus</i>	7	6	5	11	155	22	36	165	10	126	201	126	238	152	300	79
<i>B. minutus</i>	35	21	36	10	85	16	23	70	11	73	130	47	78	56	127	68
<i>B. typhlops</i>	102	50	8	9	125	10	7	29	16	33	54	9	135	57	236	73
<i>A. crassa</i>	50	29	57	18	35	12	6	21	7	15	73	12	35	40	406	25
<i>M. poppei</i>	25	6	6	4	20	4	3	12	5	15	35	12	43	19	71	11
<i>M. varica</i>	1	0	0	2	4	0	3	11	0	3	35	6	14	15	17	1
<i>M. pectinata</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	0
<i>P. schmeili</i>	4	6	5	5	21	8	6	5	1	4	3	1	2	5	9	1
<i>E. richardi</i>	0	1	0	0	2	1	0	5	0	1	17	2	7	37	6	5
<i>M. vejvodskyi</i>	0	0	4	0	3	3	4	20	0	27	54	3	0	47	0	12
<i>P. viguieri</i>	0	1	2	0	2	0	1	1	0	0	2	0	3	6	1	2
Total	2245	2009	1158	635	2588	752	579	1000	328	885	1677	588	1743	1013	5221	861
Total général	3786	3523	2874	1776	7168	2046	1803	3002	706	1998	4464	1161	3776	2457	7471	1604

conséquence, l'unité fondamentale sur le plan biologique du système karstique du Baget qui répond de ce fait à la définition même d'un écosystème.

La présente note est consacrée aux enseignements que l'on peut obtenir à partir de données fournies par un échantillonnage limité dans le temps. Nous avons comparé à cette fin les relevés établis au niveau de Las Hountas, exutoire pérenne du système du Baget, pour 16 des 73 crues survenues entre les mois de janvier 1971 et de novembre 1974 (tableau I). Certaines de ces crues ont fait l'objet d'une description détaillée quant au déroulement des sorties d'Harpacticides (Rouch, 1972 et 1974); nous ne reviendrons donc pas ici sur les techniques de prélèvements ni sur la description détaillée du système du Baget. Sur le tableau II figurent les dates de ces crues de même que les débits moyens du système durant les périodes étudiées. Dans un deuxième temps nous avons étudié des relevés provenant d'une autre émergence du système, l'exutoire de trop-plein HR 121; ces relevés correspondent à des filtrages qui ont été menés de façon synchrone à ceux réalisés au niveau de Las Hountas au cours des crues 10 à 16.

TABLEAU II. — Système du Baget. Dates et débits moyens des périodes de crues étudiées.

CYCLE	N°	Date	Débit moyen l/s
1970-1971	1	6-9.I.1971	558
	2	20-23.I.1971	680
	3	17-26.II.1971	3 431
	4	24.V — 4.VI.1971	844
1971-1972	5	22.XI — 8.XII.1971	1 031
	6	12-17.I.1972	710
	7	18-21.I.1972	1 026
	8	11-19.IV.1972	2 442
1972-1973	9	1-2.XII.1972	488
	10	29.I — 2.II.1973	1 543
	11	24.II — 2.III.1973	3 355
	12	11-14.V.1973	996
1973-1974	13	30.XI — 4.XII.1973	1 430
	14	5-8.II.1974	2 996
1974-1975	15	17-20.IX.1974	3 209
	16	27-30.XI.1974	3 651

PREMIERE PARTIE : LAS HOUNTAS

1. ASPECTS QUALITATIFS

1.1. Affinités faunistiques des réponses

Le coefficient de Jaccard donne une bonne évaluation de l'affinité faunistique entre les relevés d'espèces obtenus lors de chaque crue et la liste-type établie pour cet exutoire. Cette dernière comprend, rappelons-le, toutes les espèces recensées sur le Baget. Dans le tableau III figurent les valeurs de ce coefficient pour les fractions hypogée, épigée et pour la totalité du peuplement. Ces valeurs sont toujours élevées et 14 crues sur 16 fournissent au moins les 3/4 du nombre total d'espèces mises en évidence dans le système. Quelle que soit la fraction du peuplement envisagée, rares sont les crues pour lesquelles la valeur du coefficient est inférieur à 0,75 (2 crues pour les troglobies, 3 pour les épigées).

TABLEAU III. — Las Hountas. Coefficient de Jaccard. Affinités faunistiques des échantillons avec la liste-type établie pour le système du Baget.

Crues	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Hypogés	1	1	0,87	0,75	1	0,87	0,75	0,75	0,62	1	0,87	0,62	0,87	1	0,87	0,87
Epigés	0,69	0,76	0,84	0,69	0,92	0,76	0,84	0,92	0,61	0,84	0,92	0,84	0,84	1	0,92	0,92
Total	0,80	0,85	0,85	0,71	0,95	0,80	0,80	0,85	0,62	0,90	0,90	0,76	0,85	1	0,90	0,90

1.2. Constance des espèces

13 espèces sur 21 apparaissent dans toutes les crues, 7 ne figurant que dans 50 à 85 % des relevés. Seule, *Moraria pectinata* peut être considérée comme accidentelle (18 % des échantillons).

1.3. Conclusions

Les valeurs prises par le coefficient de Jaccard soulignent la grande homogénéité qualitative de l'ensemble des échantillons, homogénéité que traduit aussi la constance des espèces. Il convient de noter que, au niveau de Las Hountas, les notions de constance et d'abondance sont étroitement liées, puisque les espèces les moins abondantes sont, en même temps, celles dont la constance est la moins élevée, avec, cependant, des exceptions : *N. delayi* par exemple, bien que

capturée lors de chaque crue, ne représente qu'une faible partie du transit total.

2. ASPECTS QUANTITATIFS

L'homogénéité qui, sur le plan qualitatif, caractérise les échantillons collectés, subsiste-t-elle sur le plan quantitatif ?

Nous avons tenté de donner une réponse à cette question en étudiant, pour chaque crue, le profil faunistique correspondant aux espèces les plus abondantes : *N. subterranea*, *N. gracilis*, *E. coiffaiti* et *C. gallicus* pour les hypogées et *L. echinatus*, *B. zschokkei*, *B. pygmaeus*, *B. minutus*, *B. typhlops*, *A. crassa* et *M. poppei* pour les épigées.

2.1. Homogénéité des profils faunistiques des crues

La comparaison des profils au moyen d'un test de χ^2 indique une différence globale très hautement significative, tant pour les 4 espèces hypogées que pour les 7 espèces épigées. Il en est de même dans la comparaison des fréquences de chaque espèce, considérée isolément, au cours des 16 crues.

Les proportions respectives des espèces se modifient donc d'une façon significative au cours des différentes crues, les modifications étant d'ailleurs plus accentuées au niveau des 7 espèces épigées.

Nous verrons plus loin que ces différences peuvent être imputées non à des changements survenant, au cours du temps, au sein des populations mais plutôt à la nature même des crues et à l'importance du ruissellement de surface.

2.2. Structure générale des crues

2.2.1. — FRACTION HYPOGÉE

2.2.1.1. — Apport de l'analyse factorielle des correspondances

La plupart des crues (11 sur 16) se situent au voisinage du centre de gravité (fig. 1). Toutefois, les crues du cycle 1970-71 (1, 2, 3, 4) et la crue 9 s'écartent notablement de cet ensemble. Les quatre premières, alignées le long de l'axe I, se caractérisent par un appauvrissement en *N. subterranea* et un enrichissement en *E. coiffaiti*. La crue 9 se distingue par son faible pourcentage en *C. gallicus* et *N. gracilis*, espèces apportant une contribution importante à l'axe II.

Dans l'ensemble, les hypogées fournissent une structure factorielle peu différenciée en dépit de la diversité constatée lors de la comparaison des profils faunistiques des crues.

FIG. 1. — Las Hountas. Analyse factorielle des correspondances du tableau I. Seules les quatre espèces hypogées dominantes ont été prises en compte.

2.2.1.2. — Apport de la méthode des Nuées Dynamiques

Cette méthode de classement permet, rappelons-le, de structurer un nuage de dispersion à partir de la totalité de l'information contenue dans le tableau des données (voir exemple in Bonnet, 1976). Elle permet, notamment, d'opérer une partition en classes dans des cas où la représentation sur deux axes factoriels est insuffisante, et, par là, apparaît comme un très intéressant complément de l'analyse factorielle. La métrique utilisée ici est celle du χ^2 .

Or sur 20 tirages à 4, 3 et 2 classes aucune « forme forte » n'a pu être décelée. Ce fait confirme donc les résultats de l'analyse factorielle.

2.2.2. — FRACTION ÉPIGÉE

2.2.2.1. — Apport de l'analyse factorielle des correspondances

A l'inverse de la précédente, la fraction épigée fournit un nuage de dispersion plus nettement structuré (fig. 2). Les 16 crues se classent suivant l'axe I, essentiellement déterminé par *L. echinatus* dont le pourcentage décroît régulièrement de la crue 3 à la crue 12. Parallèlement à cette évolution, on assiste à une augmentation des proportions de *B. zschokkei* et de *B. pygmaeus*, phénomène encore assez net pour *B. minutus*.

FIG. 2. — Las Hountas. Analyse factorielle des correspondances du tableau I. Seules les sept espèces épigées dominantes ont été prises en compte.

A première vue, il semblerait que l'on puisse assimiler cet axe I à un facteur temporel, les crues des premiers cycles s'opposant à celles des derniers. Toutefois, la position de certaines d'entre elles comme la 15, la 12 et la 8 est tout à fait anormale si l'on se réfère au temps : la crue 15 (septembre 1974) est proche des crues de 1972. Les crues d'avril 1972 (la 8) et de mai 1973 (la 12) se situent bien au-delà des cycles 1973-74 et 1974-75.

C'est pourquoi il est difficile d'envisager des variations dans le temps de la communauté des épigés, variations qui seraient de très longue période (supérieure à quatre ans) pour expliquer la répartition des crues le long de l'axe I.

Or, si l'on substitue à la notion de temps celle de fonctionnement du système du Baget, le classement des crues apparaît sous un jour différent. En effet, les crues étudiées peuvent entrer dans deux catégories : celles dont le débit moyen est inférieur à 1 200 l/s et celles dont le débit moyen est supérieur à cette valeur (voir tableau II).

Au-dessous de 1 200 l/s, la plupart des émergences de trop-plein situées en amont de Las Hountas ne fonctionnent pas ; il s'agit de crues assez faibles au cours desquelles le ruissellement de surface, peu important, se perd de façon diffuse très en amont de la perte de La Peyrière (voir figure *in* Rouch et Bonnet, 1976 a).

Pour un débit moyen supérieur à 1200 l/s, toutes les émergences de trop-plein du système entrent en activité. Il s'agit de fortes crues, survenant après des épisodes pluvieux importants, au cours desquelles le ruissellement de surface, souvent très abondant, se perd de plus en plus bas pour atteindre finalement la perte de La Peyrère qui peut absorber jusqu'à 400 l/s. On sait que c'est à ce niveau que s'effectuent les apports massifs en Harpacticides d'origine épigée.

Cependant, si les débits augmentent encore, la perte devient à son tour émissive et le ruissellement de surface suit l'axe de la vallée sans pénétrer sous terre.

Il convient enfin de distinguer le ruissellement qui survient en période hivernale de celui qui s'instaure pendant le printemps. En hiver, le ruissellement ne dure jamais longtemps et les décrues sont très accentuées. Au printemps au contraire, la décrue est beaucoup plus lente et la perte de La Peyrère peut continuer d'absorber longtemps après que les émergences de trop-plein aient cessé de fonctionner (fig. 3).

FIG. 3. — Enregistrements limnigraphiques du ruissellement de surface en P₃ (Baget). On remarquera que pour des précipitations comparables, la durée du ruissellement est variable selon l'époque de l'année.

Examinons maintenant les résultats enregistrés au cours des crues de faible débit. Dans ce cas, le ruissellement de surface n'est pas abondant et, évidemment, n'atteint pas la perte de La Peyrère. L'image de la fraction d'origine épigée traduit alors davantage l'équilibre qui s'est instauré au sein du système à partir d'apports antérieurs qu'un transit d'individus introduits au cours de la perturbation étudiée. Les échantillons recueillis possèdent ainsi un très fort pourcentage de *Limocamptus echinatus*, espèce troglophile, dont on a souligné qu'elle pouvait se développer au sein du système et créer de véritables populations (Rouch et Bonnet 1976 a et b). Toutes les crues de faible débit offrent une ressemblance certaine et forment un noyau bien individualisé sur la figure 2 : crues 1, 2, 4, 6, 9, 7 et 5. Seule la crue 12 se situe hors de cet ensemble.

Envisageons ensuite les crues de forts débits pour lesquelles le ruissellement de surface est le plus souvent important et la perte de La Peyrère fonctionnelle. On constate, au cours de ces crues, que les pourcentages de *L. echinatus* sont beaucoup plus faibles et que, au contraire, des formes telles que *B. zschokkei* et *B. pygmaeus* apparaissent en plus grand nombre. Les grandes crues hivernales, 10, 11, 13, 14 et 16 appartiennent à ce type. Elles ont eu lieu au cours des mois de novembre, décembre, janvier et février. On en déduit que la structure de la fraction épigée installée au sein du système est bien modifiée par les apports extérieurs. Avec la crue 8, caractérisée par de forts débits et qui survient au mois d'avril, la tendance mise en évidence ci-dessus est encore plus forte ; le ruissellement dure davantage dans le temps et modifie beaucoup plus la structure de la fraction épigée. *Limocamptus echinatus* ne représente que 24 % du transit des épigés.

Il reste à expliquer les positions anormales des crues 3 et 15, toutes deux caractérisées par de forts débits, mais qui sont classées dans le même groupe que les crues à faibles débits, et celle de la crue 12 qui, bien que peu importante, voisine avec la 8.

La crue 3 est la plus forte qu'ait subi le système du Baget depuis que celui-ci est équipé (1968). Elle a atteint un débit supérieur à 9 m³/s et la perte de La Peyrère, à l'exception de quelques heures, n'a jamais cessé de fonctionner en émergence ; en conséquence, l'essentiel du ruissellement a suivi l'axe de la vallée sans pénétrer sous terre. La crue 15 a eu lieu pendant l'étiage de 1974 ; bien que les débits enregistrés aient été élevés, le ruissellement de surface a été peu abondant comme c'est toujours le cas en étiage et n'a jamais atteint la perte de La Peyrère. Ces deux crues, très différentes du point de vue des modalités du ruissellement, n'en demeurent pas moins comparables du fait que celui-ci a joué un rôle minime sur la distribution des différentes espèces d'origine épigée. Toutes les deux sont caractérisées par des pourcentages élevés de *L. echinatus*. La crue 12 présente de faibles débits mais elle se situe au mois de mai, époque au cours de laquelle le ruissellement de surface descend non seulement très bas dans la vallée mais se poursuit pendant plusieurs jours. Dans ces conditions, les pourcentages des différentes espèces peuvent être largement modifiés.

Nous retiendrons en conclusion que les modifications de structure de la fraction épigée au niveau de Las Hountas peuvent être expliquées par le rôle que jouent les apports par le ruissellement de surface ; leurs modalités, variables selon l'époque et l'importance des crues, peuvent ou non perturber fortement l'équilibre qui s'est instauré au sein du système. C'est ce ruissellement qui paraît être le facteur déterminant l'axe I de l'analyse factorielle des correspondances consacrée au peuplement épigé.

2.2.2.2. — Apport de la méthode des Nuées Dynamiques

Contrairement à ce que nous avons observé pour la fraction hypogée, les « formes fortes » sont ici très fréquentes. Sur 20 tirages à 4 classes, l'association des crues 1, 2, 3, 4, 6 apparaît 19 fois. Il existe également une forte affinité entre les crues 5, 7, 9 et 15, souvent associées, ainsi qu'entre les crues 8, 10, 11, 12, 13, 14 et 16. La structure mise ainsi en évidence correspond parfaitement à celle que donne l'analyse factorielle. Elle est confirmée par trois tirages à trois classes qui font apparaître les associations précédentes.

2.2.3. — ENSEMBLE DU PEUPLEMENT

2.2.3.1. — Apport de l'analyse factorielle des correspondances

Cette analyse (fig. 4) venant en complément des deux précédentes, met en évidence trois régions concentriques : la première regroupe toutes les espèces hypogées et les crues dont le pourcentage en formes souterraines a été supérieur à 60 % : crues 4, 5, 6, 7, 8, 11 et 14.

FIG. 4. — Las Hountas. Analyse factorielle des correspondances du tableau I regroupant les quatre espèces hypogées et les sept espèces épigées dominantes.

Le deuxième rassemble des crues dont le pourcentage des hypogés est compris entre 50 et 60 % : crues 3, 9, 10 et 13. Dans la dernière zone enfin sont recensées toutes les espèces épigées et les crues au cours desquelles les formes hypogées représentent moins de 50 % du transit total.

Ces résultats peuvent, ici aussi, être interprétés en tenant compte du fonctionnement du système du Baget et, plus particulièrement, de l'état du karst noyé. On sait que chaque cycle hydrologique comprend deux périodes distinctes : l'étiage pendant lequel les sorties sont pratiquement nulles et l'époque des hautes eaux au cours de laquelle les transits sont très abondants. Cette période peut être, elle même, subdivisée en trois parties successives : le début du cycle est caractérisé par des réserves peu abondantes qui n'interviennent pratiquement pas dans les écoulements de crues ; le milieu de la période des hautes eaux qui lui succède, s'étend, en général, de février à avril ; c'est le moment où les réserves se reconstituent rapidement et participent de façon notable aux écoulements ; vient enfin la période printanière qui précède l'étiage et durant laquelle les réserves sont totalement reconstituées ; le transit du ruissellement se fait alors essentiellement par le drainage (Mangin 1978).

Si l'on admet que, par le biais de la perte de La Peyrère, c'est l'axe de drainage qui est essentiellement colonisé par les formes d'origine épigée et que c'est à son niveau que des formes telles que *Limocampus echinatus* peuvent se développer, il est évident que, selon l'époque des crues et, par conséquent, l'état du système, la nature des réponses sera différente. En début de cycle et au printemps, du fait de la non-intervention des réserves, l'axe de drainage fournira l'essentiel de l'information et les épigés seront nombreux. En milieu de cycle, les systèmes annexes contribuant dans une large mesure aux écoulements, le pourcentage d'hypogés augmentera dans des proportions notables.

En nous fondant sur ce raisonnement, nous avons classé les 16 crues étudiées en deux grands ensembles après avoir replacé chacune d'entre elles dans son cycle hydrologique (fig. 5). Le premier groupe comprend toutes les crues de début de cycle (assimilé ici de façon un peu arbitraire aux deux premiers mois de hautes eaux) et celles de printemps : crues 1, 2, 3, 5, 9, 10, 12, 13 et 15. Le second groupe rassemble les crues survenues en milieu de cycle : crues 4, 6, 7, 8, 11, 14 et 16. Un tel classement diffère peu de celui qui consiste à distinguer dans l'analyse des correspondances considérée la zone I de l'ensemble formé par les zones II et III. Quelques crues toutefois n'occupent pas des positions identiques dans les deux classements. La crue 5, bien qu'apparue en début de cycle est très riche en formes souterraines. La crue 16, au contraire, offre un faible pourcentage d'hypogés alors qu'elle se situe à un moment

FIG. 5. — Position des crues au sein de leurs cycles hydrologiques respectifs. Chaque mois est défini par le débit moyen du système du Baget pour la période écoulée.

où les réserves paraissent contribuer largement aux écoulements. A ces deux exceptions près, il semble bien que le pourcentage des hypogés puisse être mis en relation avec le fonctionnement du karst noyé. Ce fonctionnement serait synthétisé par l'axe I dans la région négative duquel se place *L. echinatus* alors que la région positive est caractérisée par l'ensemble des espèces hypogées.

En l'absence de participation des réserves, les réponses obtenues témoigneraient du peuplement du drainage où s'affirme la prépondérance de *L. echinatus*. Dès que les réserves interviendraient, les formes hypogées joueraient alors un rôle dominant. L'axe II, surtout déterminé par l'ensemble des espèces épigées à l'exception de *L. echinatus*, rendrait compte de l'influence du ruissellement de surface comme nous l'avons montré dans l'analyse consacrée à la fraction épigée. C'est le jeu de ces deux facteurs qui paraît à l'origine de la disposition des crues.

Il faut noter ici que si le ruissellement de surface intervient au niveau de la modification de la structure même de la fraction épigée, il ne paraît pas changer de façon fondamentale la valeur du rapport hypogés/épigés.

Deux exemples paraissent significatifs à cet égard. La crue 8 au cours de laquelle le ruissellement a joué un grand rôle dans la modification du pourcentage des espèces épigées entre elles est cependant caractérisée par l'importance des formes hypogées (67, 48 % du total). Ceci est dû à la forte participation du karst noyé. Les crues 1 et 2 avec un pourcentage élevé d'épigés (60 % environ) ne doivent pas ce caractère au ruissellement de surface (inexistant à ce moment-là) mais au fait que, situées en début de cycle, elles ont essentiellement fourni une image du drainage dominé alors par *L. echinatus* (plus de 80 % des espèces épigées recensées).

2.2.3.2. Apport de la méthode des Nuées Dynamiques

Deux types de structure apparaissent. Le premier comprend les trois groupes suivants :

- Crues 1, 2, 15 caractérisées par une très forte proportion d'épigés.
- Crues 3, 4, 5, 6, 7, 9 ayant en commun le faible rôle joué par le ruissellement.
- Crues 8, 10, 11, 12, 13, 14, 16 pendant lesquelles au contraire, le ruissellement a été déterminant.

Dans ce cas, les hypogés ne semblent pas intervenir puisque le classement des crues s'effectue uniquement en fonction des épigés. On retrouve donc des groupements comparables à ceux mis en évidence par l'analyse en Nuées Dynamiques du tableau des épigés.

Le second type de structure se rapproche de celui qui a été défini dans l'analyse des correspondances. Sont rassemblées en effet les crues 4, 5, 6, 7, 8 et 11 dont le pourcentage en formes hypogées est supérieur à 62 %, les crues 9, 10, 13 et 14 pour lesquelles ce pourcentage est compris entre 50 et 62 % et enfin les deux groupements 1, 2, 3, 15 et 12, 16 qui réunissent toutes les crues, à l'exception de la 3 qui possède moins de 50 % d'hypogés.

L'analyse en Nuées Dynamiques vient donc compléter et éclairer les résultats de l'analyse des correspondances.

DEUXIEME PARTIE : HR 121

Les résultats obtenus au niveau de Las Hountas demeurent-ils vérifiés pour un autre exutoire du système ? Pour répondre à cette question nous avons analysé les échantillons obtenus en HR 121, émergence de trop-plein du secteur de La Hillère, dont les relations avec le drainage ont été clairement définies (Rouch et Bonnet 1976, a). Les sept échantillons étudiés ici (tableau IV) correspondent aux crues 10 à 16 qui ont fait l'objet de filtrages synchrones en plusieurs points du système du Baget.

1. ASPECT QUALITATIF

La liste d'espèces obtenue lors de chaque crue a été comparée à la liste-type établie pour cet exutoire et qui comprend toutes les formes recensées sur le Baget (tableau V).

TABLEAU V. — HR 121. Coefficient de Jaccard. Affinités faunistiques des échantillons avec la liste-type établie pour le système du Baget.

Crues	10	11	12	13	14	15	16
Hypogés	0,75	0,75	0,62	1	0,87	0,75	0,87
Epigés	0,84	0,92	0,84	0,92	0,92	0,84	1
Total	0,80	0,85	0,76	0,95	0,90	0,80	0,95

Les valeurs du coefficient de Jaccard sont toujours élevées quel que soit le cas envisagé ; chacune des sept crues a révélé 75 % au moins des espèces connues dans le système. 15 espèces sur 21 sont présentes dans tous les relevés ; trois n'apparaissent que dans 70 à 85 % des relevés ; *N. delayi*, *P. schmeili* et *P. viguieri*. *E. bouilloni*, *A. catherinae* et *M. pectinata* ne figurent que dans 28 % des échantillons.

Il existe donc une grande affinité faunistique entre les différents relevés. De plus, comme pour Las Hountas, les notions d'abondance et de constance sont très liées.

2. ASPECTS QUANTITATIFS

L'étude de la structure générale du peuplement a été abordée avec les mêmes méthodes que dans le chapitre précédent. Ici encore,

TABLEAU IV. — HR 121. Nombre d'individus récoltés lors de sept crues (n° 10 à 16).

crues espèces	10	11	12	13	14	15	16
<i>N. subterranea</i>	316	389	165	795	517	1295	1103
<i>N. gracilis</i>	23	40	27	94	54	168	113
<i>N. delayi</i>	1	4	0	8	5	7	13
<i>E. coiffaiti</i>	23	51	18	95	59	129	128
<i>E. bouilloni</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>A. catherinae</i>	0	0	0	1	0	0	3
<i>C. gallicus</i>	138	198	62	287	216	483	360
<i>M. catalana</i>	4	6	3	13	3	12	14
Total	505	688	275	1294	855	2094	1734
<i>L. echinatus</i>	200	395	82	894	461	1517	658
<i>B. zschokkei</i>	202	294	168	833	242	694	478
<i>B. pygmaeus</i>	174	233	130	1015	112	365	196
<i>B. minutus</i>	84	92	30	337	58	119	129
<i>B. typhlops</i>	26	34	7	218	36	283	96
<i>A. crassa</i>	23	25	9	179	75	359	84
<i>M. poppei</i>	15	20	14	122	10	86	39
<i>M. varica</i>	9	18	6	24	11	32	21
<i>M. pectinata</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>P. schmeili</i>	1	1	2	0	2	10	1
<i>E. richardi</i>	5	21	2	5	25	10	25
<i>M. vejovskyi</i>	33	83	2	3	66	0	62
<i>P. viguieri</i>	0	1	0	10	4	2	9
Total	772	1217	452	3641	1102	3477	1799
Total général	1277	1905	727	4935	1957	5571	3533

nous n'avons retenu du tableau des données que les formes les plus abondantes, *N. subterranea*, *N. gracilis*, *E. coiffaiti* et *C. gallicus* pour les hypogées et *L. echinatus*, *B. zschokkei*, *B. pygmaeus*, *B. minutus*, *B. typhlops*, *A. crassa* et *M. poppei* pour les épigées.

2.1. Homogénéité des profils faunistiques des crues

La comparaison globale des profils au moyen d'un test χ^2 montre que l'ensemble des 7 profils est significativement non homogène. Ce résultat, analogue à celui observé au niveau de Las Hountas, indique que d'une crue à l'autre les proportions respectives des espèces varient significativement.

2.2. Structure générale des crues

2.2.1. — FRACTION HYPOGÉE

2.2.1.1. — Apport de l'analyse factorielle des correspondances

Toutes les crues se distribuent à proximité et autour du centre de gravité de la figure 6, sans qu'apparaisse une structure nette. L'axe I est surtout déterminé par *C. gallicus* dont le pourcentage décroît régulièrement depuis la crue 11 (28,20 %) jusqu'aux crues 16 (21,12 %) et 12 (22,79 %). La forme moyenne du peuplement est *Nitocrella subterranea*.

FIG. 6. — HR 121. Analyse factorielle des correspondances du tableau IV. Seules les quatre espèces hypogées dominantes ont été prises en compte.

2.2.1.2. — Apport de la méthode des Nuées Dynamiques

Parmi les 19 tirages à 3 classes réalisés, 21 associations différentes sont apparues dont 10 une seule fois. Il n'existe guère de « forme forte ».

Les crues 12 et 15 sont cependant associées à 9 reprises : elles sont marquées par un pourcentage plus élevé de *N. gracilis*. Les crues 10, 11 et 14, regroupées 6 fois, sont caractérisées par un pourcentage de *C. gallicus* supérieur à la moyenne. Les crues 13 et 16 également réunies à six reprises se distinguent par leur plus forte proportion de *N. subterranea* et *E. coiffaiti*. Les variations enregistrées étant dans tous les cas de faible importance on peut conclure à l'absence de toute structure en ce qui concerne la fraction hypogée.

2.2.2. — FRACTION ÉPIGÉE

2.2.2.1. — Apport de l'analyse des correspondances

A l'inverse des hypogés, la fraction d'origine épigée présente un nuage de dispersion nettement structuré (fig. 7). Les crues se répartissent le long de l'axe I selon l'ordre 15, 14, 16, 11, 10, 13, 12 au cours duquel le pourcentage de *L. echinatus* décroît régulièrement (44,31 %, 46,37 %, 39,16 %, 36,13 %, 27,62 %, 24,84 % et 18,63 %) ; c'est le cas également d'autres espèces beaucoup moins abondantes telles que *B. typhlops* et *A. crassa*. Corrélativement le pourcentage de *B. zschokkei* et *B. pygmaeus* augmente, ainsi que celui d'une forme qui reste cependant toujours peu abondante, *B. minutus*.

FIG. 7. — HR₁₂₁. Analyse factorielle des correspondances du tableau IV. Seules les sept espèces épigées dominantes ont été prises en compte.

Nous retrouvons donc une structure comparable à celle mise en évidence à Las Hountas qui, pour la période considérée, présente la succession suivante : 15, 13, 16, 11, 10, 14, 12.

Dans les deux cas, les crues se succèdent dans le même ordre à l'exception de la 13 et la 14 qui sont inversées en HR 121 par rapport à Las Hountas. Comme précédemment, on peut analyser cette structure en fonction du ruissellement de surface. La seule crue où celui-ci a fait défaut est la 15 (voir chapitre précédent) ; c'est elle qui présente la plus forte proportion de *L. echinatus* et les valeurs les moins élevées de *B. zschokkei* et *B. pygmaeus*. Au cours de toutes les autres crues au contraire, le ruissellement de surface a toujours atteint la perte de La Peyrère. On sait que l'influence de cette dernière est beaucoup plus grande au printemps qu'en hiver car, à pluviométrie égale, elle absorbe pendant plus longtemps. La crue 12 (mai 1973) qui répond à ce dernier type est celle dont la structure des espèces épigées est la plus profondément modifiée. Elle se situe à l'opposé de la crue 15 sur l'axe I.

Si le nombre de crues étudiées en HR 121 est moins élevé qu'à Las Hountas et, par conséquent, les exemples relatifs à un ruissellement nul ou au contraire extrêmement important plus limités, il semble toutefois que l'on puisse considérer celui-ci comme responsable de la structure mise en évidence pour la fraction épigée du peuplement issue de cet exutoire.

2.2.2.2. — Apport de la méthode des Nuées Dynamiques

Sur les 19 tirages à 3 classes réalisés, 10 types d'associations seulement sont apparus. Quelques structures paraissent assez fortes telles que celles regroupant les crues 10, 12, 13 (13 fois), les crues 11 et 16 (9 fois), les crues 14 et 15 (9 fois) et la crue 15 (6 fois). Les crues sont associées selon leur disposition le long de l'axe I de l'analyse des correspondances. La crue 15, la seule pour laquelle le ruissellement de surface n'a pas joué, se singularise de toutes les autres en raison des six tirages où elle apparaît seule. Elle s'oppose notamment au groupement des crues 10, 12, 13 marquées toutes les trois par un net abaissement du pourcentage de *L. echinatus* au profit de celui de *B. zschokkei* et *B. pygmaeus*.

Ces résultats confirment donc ceux de l'analyse des correspondances.

2.2.3. — ENSEMBLE DU PEUPLEMENT

2.2.3.1. — Apport de l'analyse des correspondance

La figure 8 présente une structure assez nette avec trois zones concentriques. La première regroupe toutes les espèces hypogées et les crues 14 et 16 dont le pourcentage des hypogés est supérieur à 45 %. La deuxième zone rassemble deux espèces épigées, *L. echinatus* et *B. zschokkei*, et les crues 15, 10, 11 et 12 dont la fréquence des espèces souterraines est comprise entre 35 et 45 %. Dans la

troisième zone apparaissent les autres espèces épigées, *A. crassa*, *B. typhlops*, *M. poppei*, *B. pygmaeus* et *B. minutus* et la crue 13 dont le pourcentage en formes souterraines ne représente que 26 %.

Les crues peuvent être ordonnées selon leur projection sur les bissectrices des axes factoriels de la figure 8. Sur la première bissectrice on obtient l'ordre suivant : crues 15, 14, 16, 11, 10, 13 et 12 soit le même ordre que celui défini lors de l'analyse de la fraction d'origine épigée et qui met en évidence le rôle du ruissellement. Sur la seconde bissectrice le classement s'établit ainsi : crues 16, 14, 15, 11, 10, 12 et 13 qui présentent respectivement les pourcentages d'hypogés suivants : 50,35 %, 45,97 %, 37,74 %, 38,28 %, 40,84 %, 38,20 %, 26,10 %. Pour la même période le classement des crues de Las Hountas est sensiblement différent : 11, 14, 10, 13, 12, 16, 15.

FIG. 8. — HR₁₂₁. Analyse factorielle des correspondances du tableau IV regroupant les quatre espèces hypogées et les sept espèces épigées dominantes.

Si l'on essaie de classer les sept crues analysées ici selon la position qu'elles occupent dans leurs cycles hydrologiques respectifs (voir fig. 5) on obtient les groupements suivants : 2 crues sur sept (14 et 16) se situent dans la période où les réserves participent aux écoulements. Une crue (11) est à la limite de cette période, toutes

les autres ont lieu soit en début de cycle, la 10, la 13 et la 15, soit au moment où les réserves sont bloquées, la 12. On peut donc distinguer deux ensembles formés l'un par les crues 14 et 16, l'autre par les crues 10, 11, 12, 13 et 15. Le premier groupe devrait présenter un pourcentage plus élevé d'espèces hypogées que le second, ce qui est effectivement observé.

On notera que la crue 16 qui, au niveau de Las Hountas, était rejetée hors du groupe à fort pourcentage d'hypogés (elle constituait une exception) occupe en HR 121 sa véritable place.

Il semble donc que les réponses fournies par HR 121 dépendent des mêmes facteurs que ceux qui ont été mis en évidence pour Las Hountas. L'époque à laquelle se situent les crues influe sur le pourcentage des hypogés et la structure de la fraction épigée peut être modifiée en fonction de l'importance du ruissellement.

2.2.3.2. — Méthode des Nuées Dynamiques

Parmi les 10 tirages à 3 classes réalisés, trois « formes fortes » apparaissent régulièrement : la crue 15 sortie seule à 8 reprises est caractérisée par l'absence de ruissellement de surface et donc par un fort pourcentage de *L. echinatus*. Les crues 10, 12 et 13 sont regroupées à 6 reprises. Le ruissellement de surface a fortement influencé la structure de leur fraction épigée qui est marquée par un pourcentage élevé de *B. zschokkei* et *B. pygmaeus*. Le dernier groupe rassemble enfin les crues 11, 14 et 16 qui occupent une position moyenne entre les crues très modifiées par le ruissellement et celle qui ne l'est pas.

Les 10 tirages à deux classes confirment ce classement ; ils opposent les crues 14, 15 et 16 les moins modifiées par le ruissellement aux crues 10, 11, 12, 13 qui le sont davantage.

A l'inverse de ce qui avait été observé au niveau de Las Hountas aucune structure ne paraît véritablement influencée par les hypogés. Ce résultat ne doit pas surprendre si l'on considère que, en HR 121, les individus d'origine épigée sont toujours supérieurs en nombre aux hypogés et que c'est à leur niveau qu'apparaît la plus grande hétérogénéité.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Sachant que la communauté des Harpacticides du Baget présente une organisation qui, à l'échelle du cycle hydrologique, est caractérisée par sa stabilité tant sur les plans qualitatif que quantitatif, la question se posait de savoir quels enseignements pouvaient fournir des échantillons limités dans le temps, donc peu importants sur le plan numérique. Après l'étude de 16 crues au niveau de Las Hountas

et de 7 crues en HR 121, survenues entre janvier 1971 et novembre 1974 sur le système du Baget, il est possible d'établir les faits suivants :

1. Les échantillons récoltés lors des crues sont caractérisés par leur grande homogénéité sur le plan qualitatif. Une crue suffit pour capturer 75 % au moins des espèces qui ont été recensées dans le système. Sur le Baget, la notion de constance va de pair avec celle d'abondance ; en effet les espèces qui peuvent ne pas apparaître, ne sont, à aucun moment, abondantes.

On peut donc admettre désormais avec certitude la constance de la composition faunistique des eaux du Baget ; très apparente au niveau du cycle hydrologique, elle demeure évidente à l'échelle d'une crue. Ainsi se confirme l'unité fondamentale du système du Baget puisqu'un échantillonnage très partiel dans le temps (1 crue), ou dans l'espace (1 exutoire), permet de mettre en évidence la plupart des espèces qui colonisent cet aquifère.

Indépendamment de l'aspect fondamental que revêt ce résultat sur le plan de la connaissance des biocénoses aquatiques souterraines, il convient de souligner son intérêt sur le plan méthodologique.

Si les filtrages sont conduits de façon rigoureuse soit au niveau de l'émergence principale d'un système karstique soit sur un exutoire de trop-plein, l'étude d'une crue devrait suffire à faire connaître sinon la totalité, du moins 75 % au moins des espèces soumises à l'entraînement.

Il semble donc que, à l'heure actuelle, la technique de filtrage des exutoires constitue la meilleure approche pour une bonne connaissance qualitative du peuplement des eaux souterraines karstiques.

2. Sur le plan quantitatif et, plus particulièrement, en ce qui concerne la structure du peuplement, les images des différentes crues présentent des différences significatives, ce qui n'apparaissait pas au niveau des cycles. Cette diversité, analysée à plusieurs niveaux selon que l'on envisage les fractions hypogée et épigée ou la totalité du peuplement, peut faire l'objet d'interprétations susceptibles d'améliorer notre connaissance de l'organisation de cette communauté.

a) S'il apparaît des différences significatives entre les listes d'effectifs des hypogés, l'analyse des correspondances pas plus que l'étude des Nuées Dynamiques ne permettent de mettre en évidence des tendances ou des structures qui puissent être liées à un quelconque facteur. La disposition non structurée de la plupart des points-échantillons autour du centre de gravité de la figure de l'analyse des correspondances tendrait à montrer que la diversité observée est inhérente à l'échantillonnage.

b) La fraction d'origine épigée, au contraire, présente des variations qui peuvent être mises en relation avec le fonctionnement du système du Baget. En l'absence d'apports par le ruissellement de surface, l'image de cette fraction est assez constante. Elle montre le développement de *L. echinatus* qui, au niveau du drainage, constitue une forme dominante. Dès que le ruissellement intervient, il modifie, au moins temporairement, la structure de la fraction épigée ; certaines espèces comme *B. zschokkei*, *B. pygmaeus* et *B. minutus*, dont la présence est constante dans le système, augmentent alors dans des proportions notables, faisant baisser parallèlement le pourcentage de *L. echinatus*.

c) Si l'on considère la totalité du peuplement, les affinités entre les crues font apparaître un nouvel aspect du fonctionnement de l'aquifère karstique et de l'influence qu'il a sur les réponses enregistrées. On a vu que les échantillons possédant un fort pourcentage d'hypogés ont tendance à se regrouper à l'inverse de ceux présentant une nette dominance des espèces épigées. Ceci conduit à reconnaître la plus grande homogénéité du peuplement hypogé qui a pour effet d'uniformiser les réponses. Si celles-ci s'avèrent hétérogènes dans leur ensemble, l'explication peut, à nouveau, être recherchée dans le fonctionnement du système et, plus précisément, dans celui du karst noyé. En effet, lorsque les réserves participent aux écoulements (milieu du cycle), les hypogés, expulsés en grand nombre, caractérisent et homogénéisent les échantillons. Dès que les réserves n'interviennent plus, soit qu'elles ne soient pas encore reconstituées (début de cycle), soit qu'elles soient bloquées (fin des hautes eaux), le contingent des épigés est beaucoup plus abondant, le drainage étant alors seul concerné. C'est le moment où le rôle du ruissellement est le plus important, puisque en modulant le pourcentage des différentes espèces épigées, il diversifie la nature des réponses.

3. Du point de vue quantitatif, les échantillons de crue apparaissent donc sous un aspect particulier. Les différences qu'ils présentent n'impliquent pas toujours des modifications de la communauté. Ces échantillons sont l'image d'un « moment du fonctionnement du karst et de la communauté qu'il abrite ».

Il ressort de cette analyse que l'échantillon-crue offre plusieurs types de renseignements.

- Il fournit une image de la fraction hypogée relativement stable et qui permet d'apprécier, en première analyse, les relations inter-spécifiques de cette fraction du peuplement.
- Il permet de comprendre les variations de structure de la fraction épigée en soulignant les différences entre la pénétration dans le milieu, l'implantation et la possibilité de colonisation des diverses espèces.

— Il traduit parfaitement le fonctionnement du système qui est lié à une structure dont l'organisation est tout à fait originale.

4. La diversité des réponses enregistrées permet donc de mieux comprendre la structure de la communauté des Harpacticides du Baget et la façon dont elle est organisée, tout en posant le problème de l'échantillonnage et de sa signification.

Le fait que les différents types de réponses se répètent dans le temps, puisque, en définitive, il existe plusieurs sortes de crues donc de messages, témoigne d'une organisation complexe qui permet de rejeter définitivement toutes les notions tendant à faire du karst un milieu extrême et relativement schématique. Comme il ne fait pas de doute que l'écosystème karstique fait preuve d'une certaine stabilité fonctionnelle (voir travaux antérieurs), les résultats qui viennent d'être énoncés permettent d'envisager le développement des recherches synécologiques.

Remerciements. — Nous remercions bien vivement M^{me} Angèle Descouens pour l'aide qu'elle a apportée dans la réalisation de ce travail, tant sur le terrain lors des échantillonnages en période de crue, qu'au laboratoire pour le tri du matériel. Nous lui devons également l'illustration de cette note.

TRAVAUX CITES

- BONNET (L.). 1976. — Le peuplement thécamoebien édaphique de la Côte d'Ivoire. Sols de la région de Lamto. *Protistologica*, 12, 4, p. 539-554.
- MANGIN (A.). 1974, 1975. — Contribution à l'étude hydrodynamique des aquifères karstiques. *Ann. Spéléol.*, 29, 3, p. 283-332, 29, 4, p. 495-601 et 30, 1, p. 21-124.
- MANGIN (A.). 1978. — Apports de l'hydrogéologie pour une meilleure connaissance des aquifères karstiques. *Journ. Int. Hydrol.*, (sous presse).
- ROUCH (R.). 1972. — Recherches sur les eaux souterraines — 17 — Le système karstique du Baget. II. Etude des Harpacticides rejetés au niveau de Las Hountas au cours de plusieurs crues du cycle hydrologique 1970-1971. *Ann. Spéléol.*, 27, 2, p. 139-176.
- ROUCH (R.). 1974. — Recherches sur les eaux souterraines — 24 — Le système karstique du Baget. III. Etude des sorties d'Harpacticides au niveau de Las Hountas lors de plusieurs crues des cycles hydrologiques 1971-1972 et 1972-1973. *Ann. Spéléol.*, 29, 3, p. 351-372.
- ROUCH (R.) et BONNET (L.). 1976 a. — Recherches sur les eaux souterraines — 28 — Le système karstique du Baget. IV. Premières données sur la structure et l'organisation de la communauté des Harpacticides. *Ann. Spéléol.*, 31, p. 27-41.
- ROUCH (R.) et BONNET (L.). 1976 b. — Recherches sur les eaux souterraines — 29 — Le système karstique du Baget. V. La communauté des Harpacticides. Etude d'échantillons de populations concernant plusieurs cycles successifs. *Ann. Spéléol.*, 31, p. 43-53.