LE SYSTEME KARSTIQUE DU BAGET.

VII. LA COMMUNAUTE DES HARPACTICIDES. STRUCTURE DU PEUPLEMENT HYPOGE PENDANT LES CRUES

par R. ROUCH¹ et L. BONNET²

Des échantillons de la communauté des Harpacticides du système karstique du Baget ont été récoltés de façon synchrone au niveau de quatre exutoires de ce système pendant sept crues qui s'échelonnent sur une période de 23 mois. L'étude de la fraction hypogée de ces échantillons montre plusieurs résultats. 1. Chaque exutoire fournit une image de la communauté qui lui est propre ; 2. Le peuplement des systèmes annexes du drainage diffère sensiblement de celui de l'axe de drainage ; 3. Il existe des affinités profondes entre les images de la communauté fournies par chacun des exutoires qui jalonnent l'axe de drainage ; 4. La constance de ces informations prouve la stabilité de la fraction hypogée de cette communauté.

The Baget karstic system. VII. The harpacticoid community. Structure of the hypogeous population during spates.

Samples of the harpacticoid community from the Baget karstic system have been collected in a synchronous way from four distinct springs during seven floods. The study of the hypogeous part of these samples gives the following notable results. 1. Each spring provides its own image of the community. 2. Populations of auxiliary systems differ from populations of drain passages. 3. Samples from springs situated on drain passages present affinities with each other. 4. The constancy of this information proves the stability of the hypogeous part of this community.

Il existe au sein du système karstique du Baget une communauté d'Harpacticides qui paraît avoir atteint un relatif état d'équilibre puisque, cycle après cycle, l'image qu'en donnent les exutoires se perpétue sans aucun bouleversement important (Rouch et Bonnet, 1976 a et b).

L'analyse des affinités entre les listes d'effectifs cumulés de chaque exutoire conduit notamment à estimer que la fraction hypogée du peuplement présente des structures différentes selon qu'elle est en relation avec le drainage ou avec un système annexe du drainage.

On sait que les données apportées par l'étude des crues peuvent varier significativement dans le temps, mais de façon beaucoup

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.

moins importante pour les espèces hypogées qu'épigées (Rouch et Bonnet, 1977). Dans le présent travail, nous avons tenté, en ne tenant compte que de la fraction hypogée du peuplement, d'analyser quel type de relation pouvait exister entre différents profils faunistiques correspondant chacun à une crue au cours de laquelle quatre exutoires du système du Baget ont été filtrés en même temps.

1. LES DONNEES NUMERIQUES ET LEURS METHODES D'ETUDE

Sept périodes de crues ont été retenues pour cette étude ; elles correspondent aux crues 10 à 16 des travaux antérieurs (Rouch et Bonnet, 1976 a et 1978) pendant lesquelles les différentes émer-

TABLEAU I. — Effectifs des espèces hypogées dominantes récoltées au niveau de quatre exutoires du système du Baget lors des crues n° 10 à n° 16.

Crues n°	Stations	N. subterranea	N. gracilis	E. coiffaiti	C. gallicus	Total
10	Hountas (1)	693	25	113	271	1102
	M. de J (2)	135	5	8	31	179
	HR ₁₂₁ (3)	316	23	23	138	500
11	Hountas (4)	1718	90	293	666	2767
	M. de J (5)	9	1	4	6	20
	HR ₁₂₁ (6)	389	40	51	198	678
	HR ₂₄₁ (7)	164	11	15	287	477
12	Hountas (8)	307	23	103	139	572
	M. de J (9)	35	0	1	14	50
	HR ₁₂₁ (10)	165	27	18	62	272
	HR ₂₄₁ (11)	55	11	4	64	134
13	Hountas (12)	1274	41	243	456	2014
	M. de J (13)	154	9	25	69	257
	HR ₁₂₁ (14)	795	94	95	287	1271
	HR ₂₄₁ (15)	107	12	12	191	322
14	Hountas (16)	823	47	150	410	1430
	M. de J (17)	20	2	5	8	35
	HR ₁₂₁ (18)	517	54	59	216	846
	HR ₂₄₁ (19)	395	31	59	546	1031
15	Hountas (20)	1352	73	235	564	2224
	HR ₁₂₁ (21)	1295	168	129	483	2075
	HR ₂₄₁ (22)	838	93	70	795	1796
16	Hountas (23)	432	25	106	158	721
	M. de J (24)	28	2	6	15	51
	HR ₁₂₁ (25)	1103	113	128	360	1704
	HR ₂₄₁ (26)	671	65	85	553	1374

gences du système ont été surveillées de façon synchrone. Las Hountas, exutoire pérenne du système, le Moulo de Jaur, premier trop-plein et HR₁₂₁ qui appartient à un second groupe de trop-pleins, sont situés sur l'axe de drainage. HR₂₄₁, au contraire, est en relation avec le système annexe de la Hillère¹. L'exutoire HR₂₅ dont les effectifs récoltés étaient peu élevés a été écarté de cette analyse. Des huit espèces hypogées qui peuplent le système du Baget, seules les quatre formes les plus abondantes ont été retenues : *Nitocrella subterranea*, *N. gracilis*, *Elaphoidella coiffaiti* et *Ceuthonectes gallicus* ; elles constituent 99,15 % du total des Harpacticides hypogés capturés sur le Baget. Les données relatives à ces sept crues ont été regroupées dans le tableau I. HR₂₄₁ lors de la crue n° 10 et le Moulo de Jaur lors de la crue n° 15 n'ont pas été filtrés. Dans ce tableau, chaque échantillon est repéré par un nombre qui permet de reconnaître l'exutoire dont il est issu.

Les trois sortes d'analyses utilisées ici ont respectivement pour but : le test de l'égalité des profils faunistiques moyens des crues et des exutoires (analyse de variance multivariée) ; la représentation des crues et des exutoires dans un espace réduit, soit la recherche d'une structure générale à partir des affinités faunistiques (analyse factorielle des correspondances) ; la mise en évidence objective de groupements de crues à partir des profils faunistiques de ces dernières (méthodes des Nuées Dynamiques).

2. TEST DE L'EGALITE DES PROFILS MOYENS DES EXUTOIRES ET DES PROFILS MOYENS DES CRUES

L'égalité des vecteurs des moyennes des différentes crues d'une part et des différents exutoires d'autre part a été testée au moyen d'une analyse de variance multivariée utilisant le test de Wilks (comparaison des matrices de covariance inter et intragroupes au moyen d'une statistique suivant la loi de χ^2). La comparaison des images moyennes des différentes crues peut, à première vue, sembler peu rationnelle à l'inverse de la comparaison des profils moyens des différents exutoires. En effet, on est amené, dans un premier temps, à considérer la somme des données de tous les exutoires au cours d'une même crue et à en déduire la fréquence moyenne de chaque espèce. Cette fréquence ne correspond à aucune réalité biologique. Cependant, il est intéressant de savoir si plusieurs ensembles, en l'occurrence les crues, bien qu'hétérogènes dans leur constitution propre, évoluent et se modifient de façon significative au cours du temps.

1. La position de ces différentes émergences est figurée sur une carte in Rouch et Bonnet 1976 a.

Les données utilisées dans cette analyse ont subi une double transformation :

a) les nombres d'individus des différentes espèces de chaque ligne I du tableau I ont été remplacés par la valeur de leurs fréquences relatives p_i par rapport au total de la I ;

b) ces fréquences relatives p_i ont été ensuite transformées en arc $\sin \sqrt{p_i}$.

2.1. Comparaison des exutoires

Le test d'homogénéité des vecteurs des moyennes montre une différence globale très hautement significative ($\chi^2 = 70,43$ avec 12 degrés de liberté ; $P < 0,001$). On peut donc considérer que chaque exutoire possède un profil faunistique moyen parfaitement individualisé.

2.2. Comparaison des crues

Le test d'homogénéité des vecteurs des moyennes des 7 crues montre qu'il n'existe, entre ces derniers, aucune différence significative ($\chi^2 = 24,50$ avec 24 degrés de liberté ; $P \approx 0,50$). On peut en conclure que le profil faunistique moyen demeure sensiblement constant lors des différentes crues en ce qui concerne les principales espèces hypogées.

3. STRUCTURE GENERALE DU PEUPLEMENT HYPOGE LORS DES SEPT CRUES

L'analyse factorielle des correspondances appliquée aux données du tableau I montre que deux axes suffisent à rendre compte de 95,5 % de l'inertie (fig. 1).

Trois groupements s'individualisent avec netteté, chacun d'eux rassemblant les différents échantillons prélevés sur un même exutoire : ils concernent Las Hountas, HR₁₂₁ et HR₂₄₁. En revanche, le groupement correspondant aux 6 crues du Moulo de Jaur recouvre en grande partie l'aire occupée par celles de Las Hountas. L'importance de cette intersection souligne les affinités faunistiques existant entre ces deux exutoires. Notons cependant que la taille réduite des échantillons provenant du Moulo de Jaur n'est peut être pas étrangère à la dispersion importante des points représentatifs de cette émergence.

Une première conclusion s'impose : le regroupement des crues d'un même exutoire, donc l'existence d'une certaine homogénéité des profils faunistiques fournis par chaque émergence lors des sept crues étudiées, témoigne de l'individualisation faunistique de chacun de ces exutoires pour une période s'étendant de janvier 1973 à novembre 1974.

FIG. 1. — Analyse factorielle des correspondances du tableau I.

En ce qui concerne la configuration des différents groupements, l'ensemble de la figure présente une structure quasi-schématique. Le noyau constitué par les crues de HR₂₄₁ intervient fortement dans la détermination de l'axe I. Les noyaux correspondant aux trois autres exutoires se disposent le long de l'axe II. Cette structure rappelle de façon étonnante la situation des émergences sur le terrain. Elle oppose les exutoires liés au drainage (axe II) à celui qui est en relation avec un système annexe (axe I). Le tableau des crues fournit donc la même structure factorielle que celui des échantillons globaux (Rouch et Bonnet, 1976 a).

Nitocrella subterranea peut être considérée, par sa position sur l'axe II, comme la forme « moyenne » du drainage. Elle constitue 60 % environ du transit total des hypogés au niveau de Las Hountas, du Moulo de Jaur et de HR₁₂₁. *Ceuthonectes gallicus* caractérise par contre le système annexe de la Hillère. Il représente 47 % environ de l'ensemble des individus souterrains récoltés en HR₂₄₁.

Le long de l'axe de drainage se manifeste une double tendance : de l'aval vers l'amont, on assiste à un appauvrissement progressif en *Elaphoidella coiffaiti* qui représente 11,4 % de l'échantillonnage effectué à Las Hountas, 8,2 % de celui du Moulo de Jaur et seulement 6,7 % de celui de HR₁₂₁. Corrélativement apparaît un enrichissement en *Nitocrella gracilis* dont le pourcentage passe de 2,9 % à Las Hountas à 3,2 % au Moulo de Jaur et 7 % en HR₁₂₁.

De ces constatations découle une seconde conclusion : à chaque impulsion que reçoit le karst, l'image de la composition de la fraction hypogée de la communauté traduit une distinction nette entre le peuplement du drainage et le peuplement des systèmes annexes, en même temps que l'existence d'un gradient le long de l'axe de drainage des pourcentages respectifs de *E. coiffaiti* et *N. gracilis*.

4. MISE EN EVIDENCE DE GROUPEMENTS DE CRUES

Pour regrouper d'une façon objective les crues des différents exutoires à partir de la comparaison des profils faunistiques, nous avons utilisé la méthode de classification automatique par Nuées Dynamiques dont on pourra trouver une brève description dans Bonnet 1976. La variante utilisée ici met en jeu, au départ, un tirage au hasard des étalons ; la métrique utilisée dans la fonction d'aggrégation est celle du χ^2 . Différents tirages ont été réalisés.

4.1. Tirages à 4 classes

A. — Deux tirages font apparaître un noyau représentant une « forme forte » particulièrement bien individualisée. Cette classe se compose en effet exclusivement des crues de HR₂₄₁. On peut aussi considérer comme « forme forte » les crues de HR₁₂₁, toujours regroupées ; à cette classe vient cependant s'agréger la crue du Moulo de Jaur n° 2. Les crues de Las Hountas constituent également une excellente association qui incorpore toutefois la crue du Moulo de Jaur n° 17. Une quatrième classe comprend un ensemble hétérogène composé des crues n° 5, 9 et 24 du Moulo de Jaur, n° 16 de Las Hountas et n° 3 et 6 de HR₁₂₁.

B. — Un tirage fournit une structure à trois classes, la quatrième correspondant à un ensemble vide. On observe ainsi un noyau HR₂₄₁, un noyau HR₁₂₁ plus le Moulo de Jaur n° 2 et, enfin un troisième noyau formé de toutes les crues de Las Hountas et du Moulo de Jaur (à l'exception de la n° 2).

4.2. Tirages à 3 classes

Sur les 7 tirages réalisés, 6 s'avèrent identiques et reproduisent la structure tripartite mise en évidence dans le paragraphe précédent. Le septième tirage associe en une première classe HR₁₂₁ n° 6 à l'ensemble HR₂₄₁ ; les autres éléments de HR₁₂₁, les crues du Moulo de Jaur n° 9, 13 et 24 et celles de Las Hountas n° 16 et 20 constituent une deuxième classe. Enfin une troisième classe réunit, dans ce septième tirage, les éléments restants de Las Hountas et du Moulo de Jaur.

4.3. Tirages à 2 classes

Neuf tirages ont été réalisés.

A. — Dans deux tirages, une classe est constituée par les crues de HR₂₄₁, l'autre classe regroupant toutes les crues des autres exutoires.

B. — Dans sept tirages, une classe se compose des crues de HR₂₄₁ auxquelles s'associent la n° 6 (HR₁₂₁), la n° 9 (Moulo de Jaur) et la n° 16 (Las Hountas). La seconde classe comprend toutes les autres crues, c'est-à-dire dans leur quasi-intégralité, les crues de Las Hountas, du Moulo de Jaur et de HR₁₂₁.

4.4. Interprétation

Quel que soit le nombre de classes choisies, HR₂₄₁ manifeste toujours une nette individualité. Dans la mesure où le choix d'un nombre de classes plus élevé le permet, HR₁₂₁ est également bien différencié alors que le Moulo de Jaur et Las Hountas sont étroitement associés. Dans les tirages à deux classes, ces trois derniers exutoires se regroupent.

Les résultats des Nuées Dynamiques confirment et éclairent ceux de l'analyse des correspondances, dans la mesure surtout où la même métrique a été utilisée. Ils opposent nettement le système annexe de La Hillère à l'axe de drainage tout en soulignant les affinités des exutoires situés sur ce dernier.

Certains tirages qui s'écartent sensiblement du schéma général n'en demeurent pas moins intéressants. Ils font en effet apparaître, d'une façon assez régulière, des affinités faunistiques entre certains échantillons provenant d'exutoires différents : c'est le cas de la crue du Moulo de Jaur n° 2 souvent associée à l'ensemble des crues de HR₁₂₁ ; c'est également le cas des crues n° 6 de HR₁₂₁, n° 9 du Moulo de Jaur et n° 16 de Las Hountas fréquemment réunies à l'ensemble HR₂₄₁.

On peut voir sur la représentation graphique de l'analyse des correspondances que ces échantillons se situent à la périphérie de l'aire caractérisant leur exutoire propre et à proximité de celle qui définit l'émergence avec laquelle ils sont affines (*fig. 2*).

L'entité « axe de drainage » évidente dans l'analyse des correspondances, apparaît également dans les résultats des Nuées Dynamiques, au cours des tirages à 4 classes qui associent les crues n° 5, 9 et 24 du Moulo de Jaur, n° 16 de Las Hountas et n° 3 et 6 de HR₁₂₁, toutes figurées par des points alignés selon l'axe II.

FIG. 2. — Figuration sur le schéma général de l'analyse des correspondances, des affinités mises en évidence par la méthode des Nuées Dynamiques entre certains échantillons provenant d'exutoires différents.

5. DISCUSSION ET CONCLUSION

L'étude d'échantillons récoltés de façon synchrone au niveau de quatre exutoires du système du Baget pendant sept crues qui s'échelonnent sur une période de 23 mois, met en évidence plusieurs résultats concernant la structure de la fraction hypogée de la communauté des Harpacticides.

A. — L'analyse de variance multivariée montre, de façon globale, l'existence de différences significatives entre les profils faunistiques moyens de chaque exutoire. L'analyse des correspondances confirme ce résultat en regroupant en autant d'ensembles distincts les échantillons relatifs à chaque exutoire. Seul le Moulo de Jaur fait exception à la règle dont les échantillons offrent une grande similitude avec ceux de Las Hountas comme en témoigne également l'étude des Nuées Dynamiques. Ces résultats prouvent l'hétérogénéité spatiale du peuplement du système karstique du Baget par les Harpacticides hypogés.

B. — L'étude des relations entre ces différents groupements fait apparaître une structure fondamentale parfaitement synthétisée par l'analyse des correspondances. Cette structure oppose les exutoires situés sur l'axe de drainage à celui qui est en relation avec le système annexe de La Hillère. Ce résultat est confirmé par l'étude des Nuées

Dynamiques qui montre la parfaite individualisation de HR₂₄₁ par rapport aux trois autres émergences.

C. — Au niveau du drainage, et bien que deux exutoires sur trois soient parfaitement individualisés, il existe cependant des affinités entre certains échantillons comme l'indique l'analyse des Nuées Dynamiques. C'est le cas notamment de tous ceux qui se distribuent le long de l'axe II de l'analyse des correspondances et à sa proximité. Ainsi est matérialisé l'effet pondérateur de l'axe de drainage sur le peuplement.

D. — On retrouve donc, à l'échelle des crues, le même type d'organisation que celui qui avait été mis en évidence lors de l'étude des échantillons globaux (Rouch et Bonnet, 1976 a). Ce résultat appelle quelques commentaires. Le fait qu'il n'existe pas de différences significatives entre les profils moyens des 7 crues étudiées implique en effet la constance des informations données par l'ensemble du système du Baget. Ce résultat permet de conclure à la stabilité du peuplement hypogé. En effet, seule la pérennité de l'association réalisée par les formes hypogées au sein de la communauté permet de comprendre pourquoi, à toute impulsion que reçoit le système, correspond une réponse qui traduit une organisation dont on a montré qu'elle dépend étroitement de la structure du milieu. En ce sens l'hétérogénéité du peuplement des espèces hypogées du système du Baget diffère profondément de celle mise en évidence pour la fraction d'origine épigée (Rouch et Bonnet, 1977). Dans le premier cas, il s'agit d'une hétérogénéité spatiale, dans le second, cette hétérogénéité est à la fois spatiale et temporelle.

Remerciements. — Cette étude n'aurait pu être réalisée sans l'aide de M^{me} Angèle Descouens, ce dont nous la remercions bien vivement.

TRAVAUX CITES

- BONNET (L.). 1976. — Le peuplement thécamoebien édaphique de la Côte d'Ivoire. Sols de la région de Lamto. *Protistologica*, XII, 4, p. 539-554.
- 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. Spéol.*, 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. Sur la constance du peuplement. *Ann. Spéol.*, 31, p. 43-53.
- ROUCH (R.) et BONNET (L.). 1977. — Le système karstique du Baget. VI. La communauté des Harpacticides. Signification des échantillons récoltés lors des crues au niveau de deux exutoires du système. *Annls. Limnol.*, 13 (2): 227-249.