**LE SYSTEME KARSTIQUE DU BAGET.
X. LA COMMUNAUTE DES HARPACTICIDES.
RICHESSSE SPECIFIQUE, DIVERSITE
ET STRUCTURES D'ABONDANCES DE LA NOMOCENOSE HYPOGEE**

par R. ROUCH¹

La richesse et la diversité spécifiques de même que les structures d'abondances d'échantillons récoltés pendant les crues au niveau de deux exutoires du système karstique du Baget sont décrites. Ces échantillons sont caractérisés par la constante de leur composition taxinomique, par un indice de diversité H' (Shannon Weaver) voisin de 1,5 et par une constante m de Motomura comprise en moyenne, entre 0,300 et 0,400. La stabilité de l'écosystème karstique ainsi que les stratégies adoptées par les espèces hypogées sont discutées en fonction de ces résultats.

**The Baget karstic system. X. The Harpacticoid community.
Species richness, diversity and abundance distributions
of the hypogeous nomocenosis.**

Species richness, diversity and abundance structures of samples collected during flooding of two springs from the Baget karstic system are described. The species richness of these samples was constant; the Shannon-Weaver index, H' , was approximately equal to 1,5; the Motomura constant m ranged between 0,300 et 0,400. The stability of the karstic ecosystem and the strategies of the hypogeous species are discussed in relation to these results.

La communauté des Harpacticides d'un écosystème karstique (Le Baget, Ariège) fait l'objet, depuis de nombreuses années, de recherches intensives qui se fondent sur l'étude d'échantillons récoltés, au moment des crues, grâce à des filtrages réalisés aux différents exutoires de ce système. Ces échantillons sont constitués par deux sortes d'espèces, les unes souterraines, les autres d'origine épigée. Les travaux consacrés à la fraction hypogée de ces prélèvements ont conduit à plusieurs résultats qui peuvent être synthétisés de la façon suivante : une grande uniformité taxinomique caractérise dans l'espace et dans le temps le peuplement de la zone noyée de ce système ; les échantillons récoltés rendent compte de la structure hétérogène du karst noyé (Rouch et Bonnet, 1976) ; si chacun des exutoires fournit une information qui est relativement stable dans le temps, les profils faunistiques moyens qui les caractérisent diffèrent significativement (Rouch et Bonnet 1977 a et b).

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

crues \ espèces	Ns	Ng	Nd	Ec	Eb	Ac	Cg	Mc	T
1	1116	25	3	119	3	1	265	9	1541
6 - 9 I 71	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>6,5</i>	<i>3</i>	<i>6,5</i>	<i>8</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
2	1114	12	2	110	4	1	264	7	1514
20 - 23 I 71	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>6</i>	<i>8</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
3	944	43	4	358	1	1	365	0	1716
17 - 26 II 71	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>3</i>	<i>6,5</i>	<i>6,5</i>	<i>2</i>	<i>8</i>	
4	484	27	3	349	1	0	277	0	1141
24 V - 4 VI 71	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>2</i>	<i>6</i>	<i>7,5</i>	<i>3</i>	<i>7,5</i>	
5	2655	69	6	573	4	1	1230	42	4580
22 XI - 8 XII 71	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>6</i>	<i>3</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
6	710	20	3	216	1	0	342	2	1294
12 - 17 I 72	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>3</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>2</i>	<i>6</i>	
7	684	22	1	161	0	0	351	5	1224
18 - 21 I 72	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>6</i>	<i>3</i>	<i>7,5</i>	<i>7,5</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
8	1148	62	4	255	0	0	525	10	2002
11 - 19 IV 72	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>6</i>	<i>3</i>	<i>7,5</i>	<i>7,5</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
9	265	3	0	60	0	0	49	1	378
1 - 2 XII 72	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>7</i>	<i>2</i>	<i>7</i>	<i>7</i>	<i>3</i>	<i>5</i>	
10	693	25	2	113	2	1	271	6	1113
29 I - 2 II 73	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>6,5</i>	<i>3</i>	<i>6,5</i>	<i>8</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
11	1718	90	9	293	0	1	666	10	2787
24 II - 2 III 73	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>6</i>	<i>3</i>	<i>8</i>	<i>7</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
12	307	23	1	103	0	0	139	0	573
11 - 14 V 73	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>3</i>	<i>7</i>	<i>7</i>	<i>2</i>	<i>7</i>	
13	1274	41	4	243	0	5	456	10	2033
30 XI - 4 XII 73	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>7</i>	<i>3</i>	<i>8</i>	<i>6</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
14	823	47	4	150	3	1	410	6	1444
5 - 8 II 74	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>6</i>	<i>3</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
15	1352	73	4	235	0	3	554	13	2250
17 - 20 IX 74	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>6</i>	<i>3</i>	<i>8</i>	<i>7</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
16	432	25	3	106	0	1	158	18	745
27 - 30 XI 74	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>6</i>	<i>3</i>	<i>8</i>	<i>7</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
Total	15719	607	53	3444	19	16	6330	145	26353
Σ Ri	<i>16</i>	<i>64</i>	<i>96</i>	<i>46</i>	<i>113,5</i>	<i>118</i>	<i>34</i>	<i>88,5</i>	

TABLEAU I. — Las Hountas. Liste des effectifs capturés au cours de 16 crues. Le rang des espèces de la plus abondante à la plus rare est indiqué en italique.

Afin de pousser plus avant cette analyse du peuplement des formes troglobies, cette note sera plus spécialement consacrée à l'étude de la richesse spécifique, de la diversité et des structures d'abondances qui caractérisent une série d'échantillons relatifs à différentes crues auxquelles a été soumis le système du Baget.

1. — LES DONNEES UTILISEES

Les échantillons étudiés proviennent de 2 émergences du système du Baget, l'une pérenne, Las Hountas, l'autre qui fonctionne en trop-plein, HR₁₂₁. 16 crues ont été étudiées entre janvier 1971 et novembre 1974 au niveau de Las Hountas (numérotées de 1 à 16 dans le tableau I) ; 7 l'ont été en HR₁₂₁ dans le même temps où étaient récoltés les échantillons de Las Hountas numérotés de 10 à 16 (tableau II). Ces données ont déjà fait l'objet d'une étude préliminaire (Rouch et Bonnet, 1977 a).

espèces crues	Ns	Ng	Nl	Ec	Eb	Ac	Cg	Mc	T
10	516	25	1	25	0	0	138	4	505
29 I-31 I 73	<i>1</i>	<i>3,5</i>	<i>0</i>	<i>3,5</i>	<i>2,5</i>	<i>2,5</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
11	589	40	4	51	0	0	198	6	688
24 II-2 III 73	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>0</i>	<i>3</i>	<i>2,5</i>	<i>2,5</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
12	165	27	0	18	0	0	62	3	275
11-12 V 73	<i>1</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>4</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
13	795	94	8	95	1	1	287	13	1294
30 XI-3XII 73	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>0</i>	<i>3</i>	<i>2,5</i>	<i>2,5</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
14	517	54	5	59	1	0	216	3	855
5-8 II 74	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>0</i>	<i>2</i>	<i>0</i>	
15	1295	168	7	129	0	0	483	12	2094
17-20 IX 74	<i>1</i>	<i>3</i>	<i>0</i>	<i>4</i>	<i>2,5</i>	<i>2,5</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
16	1103	113	13	128	0	3	360	14	1734
27-30 XI 74	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>0</i>	<i>3</i>	<i>0</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>5</i>	
Total	4580	519	38	503	2	4	1744	55	7445
Σ Ri	<i>7</i>	<i>25,5</i>	<i>42</i>	<i>23,5</i>	<i>52</i>	<i>52</i>	<i>14</i>	<i>30</i>	

TABLEAU II. — HR₁₂₁. Liste des effectifs capturés lors de 7 crues. Le rang des espèces de la plus abondante à la plus rare est indiqué en italique.

Chaque échantillon correspond au cumul de prélèvements, d'une durée d'une heure en général, poursuivis plusieurs heures par jour pendant un ou plusieurs jours selon l'importance de la crue.

2. — LA RICHESSE SPECIFIQUE

Les espèces hypogées récoltées sont au nombre de huit : *Nitocrella subterranea*, *Nitocrella gracilis*, *Nitocrella delayi*, *Elaphoidella coiffaiti*, *Elaphoidella bouilloni*, *Antrocamptus catherinae*, *Ceuthonectes gallicus*, *Moraria catalana*.

La grande homogénéité qui existe sur le plan faunistique entre les divers échantillons récoltés au niveau de chacun des deux exutoires a déjà été soulignée. En effet, hormis *E. bouilloni* et *A. catherinae* qui ne sont pas capturées systématiquement (encore que présentes dans 50 % au moins des relevés de Las Hountas et 25 % de ceux de HR₁₂₁), toutes les autres espèces sont pratiquement constantes. C'est pourquoi la relation entre le nombre d'espèces dénombrées (S) et le nombre d'individus récoltés exprimé par $(\log N)^2$ (fig. 1 a et b) n'est pas très bonne ($r = 0,583$ pour 14 ddl à Las Hountas et $r = 0,598$ pour 5 ddl en HR₁₂₁). En fait, dès que la taille des échantillons atteint 600 individus, les six formes dominantes sont présentes.

FIG. 1. — Nombres d'espèces capturées en fonction de la taille des échantillons exprimée par $(\log N)^2$ au niveau de Las Hountas (a) et de HR₁₂₁ (b).

3. — LA DIVERSITE SPECIFIQUE

3.1. — La Hountas

Les valeurs de l'indice de diversité H' (Shannon Weaver) sont comprises entre 1,173 et 1,703 (tableau III), la moyenne s'établissant à 1,492 et l'écart-type à 0,152. Cette valeur moyenne diffère peu de celle de H' correspondant à la somme des échantillons (1,521). L'équitabi-

crues	N	S	H'	J'	D ²	Motomura			Preston		
						m	r	χ^2	m'	r	χ^2
1	1541	8	1,241	0,414	89,6	0,369	0,986	64,9	0,053	0,983	17,3
2	1514	8	1,173	0,391	91	0,367	0,977	84,4	0,052	0,975	30,6
3	1716	7	1,587	0,565	76,3	0,268	0,969	887,3	0,038	0,954	1338,4
4	1141	6	1,703	0,659	73	0,257	0,958	1115,4	0,045	0,948	1407,8
5	4580	8	1,518	0,506	84,8	0,311	0,991	387,6	0,038	0,985	1180,2
6	1294	7	1,549	0,552	81,3	0,294	0,976	303,9	0,044	0,963	533
7	1224	6	1,516	0,586	84,5	0,258	0,985	282,3	0,045	0,981	444
8	2002	6	1,556	0,602	83,5	0,304	0,988	200,9	0,058	0,982	332,4
9	378	5	1,241	0,534	85,9	0,242	0,971	64,1	0,054	0,969	67,7
10	1113	8	1,462	0,487	86,6	0,368	0,982	11,2	0,053	0,972	63,6
11	2787	7	1,485	0,529	85,5	0,293	0,986	172,7	0,043	0,983	441,6
12	573	5	1,625	0,700	77,8	0,265	0,925	238,1	0,060	0,931	267,8
13	2033	7	1,463	0,521	85,1	0,348	0,983	52,5	0,059	0,972	134,7
14	1441	8	1,560	0,520	85,4	0,365	0,984	39,2	0,052	0,976	172,6
15	2250	7	1,530	0,545	85,1	0,333	0,992	56,1	0,054	0,984	195,2
16	743	7	1,670	0,595	79,4	0,369	0,987	38,1	0,065	0,987	71,3
Total	26333	8	1,521	0,507	83,7	0,338	0,989	524,8	0,045	0,977	1563,3

TABLEAU III. — Las Hountas. Nombres d'individus (N) et d'espèces (S) capturés. Valeurs de l'indice de diversité de Shannon Weaver (H'), de l'équitabilité (J'), de la dominance D₂, des constantes de Motomura (m) et de Preston (m'), des coefficients de corrélation (r) et du χ^2 .

lité J' exprimée par $\frac{H'}{\log_2 S}$ a pour valeurs extrêmes 0,391 et 0,700,

pour moyenne 0,544 et pour écart-type 0,078. Il existe une bonne corrélation entre ces deux variables ($r = 0,811$ pour 14 ddl), alors que la liaison entre H' et $\log_2 S$ est mauvaise (fig. 2 a), ce qui prouve le peu d'influence qu'exercent les espèces peu abondantes sur la valeur de H'. La dominance D₂ (somme des fréquences relatives des deux espèces les plus abondantes) est élevée et comprise entre 73 % et 91 %.

Il existe également une bonne corrélation entre D_2 et H' ($r = -0,823$ pour 14 ddl). La taille des échantillons $(\log N)^2$, ne paraît pas influencer sur les valeurs de H' (fig. 2 b).

FIG. 2. — Relations entre la diversité spécifique H' et le nombre d'espèces ($\log_2 S$) ou le nombre d'individus $(\log N)^2$, au niveau de Las Hountas (a et b) et de HR_{121} (c et d).

3.2. — HR_{121}

H' (tableau IV) varie entre 1,414 et 1,602 ($\bar{H}' = 1,545$ et écart-type = 0,059) ; la moyenne est très voisine de la valeur de H' calculée pour l'échantillon global (1,552).

J' varie entre 0,531 et 0,682 (moyenne = 0,581 et écart-type = 0,054). Pour HR_{121} , la corrélation entre ces deux variables n'est pas bonne ($r = 0,393$ pour 5 ddl), de même que la liaison entre H' et $\log_2 S$ (fig. 2 c). La dominance D_2 traduit également des valeurs élevées qui sont situées entre 82,5 % et 89,9 %. Elle est bien corrélée avec H' ($r = -0,875$). Comme pour Las Hountas, la liaison entre H' et $(\log N)^2$ est mauvaise (fig. 2 d).

Malgré les différences qui existent entre les valeurs moyennes de H' de Las Hountas et de HR_{121} , l'hypothèse nulle que les deux séries d'échantillons appartiennent à une même « population » ne peut être rejetée. En effet, si l'on applique le test de Fisher, on obtient $F = 0,727$; or, au seuil de 5 %, $F = 4,325$ avec respectivement 1 et 21 degrés de liberté.

crues	N	S	H'	J'	D ₂	Motomura			Preston		
						m	r	χ^2	m'	r	χ^2
10	505	6	1,414	0,547	89,9	0,324	0,983	10,47	0,064	0,985	17,33
11	688	6	1,602	0,620	85,3	0,383	0,984	10,58	0,089	0,979	18,46
12	275	5	1,584	0,682	82,5	0,396	0,977	1,37	0,124	0,984	1,26
13	1294	8	1,593	0,531	83,6	0,366	0,983	23,66	0,052	0,977	43,49
14	855	7	1,542	0,549	85,7	0,345	0,985	16,20	0,057	0,981	32,31
15	2094	6	1,527	0,591	84,9	0,343	0,978	33,61	0,071	0,976	48,92
16	1734	7	1,545	0,550	84,3	0,387	0,983	25,62	0,071	0,983	23,15
Total	7445	8	1,552	0,517	84,9	0,324	0,985	195,2	0,041	0,981	442,2

TABLEAU IV. — HR_{121} . Nombres d'individus (N) et d'espèces (S) capturés. Valeurs de l'indice de diversité de Shannon Weaver (H'), de l'équitabilité (J'), de la dominance D_2 , des constantes de Motomura (m) et de Preston (m'), des coefficients de corrélation (r) et du χ^2 .

3.3. — Les variations de H'

Les valeurs de H' observées au niveau de Las Hountas se rapportent à une période qui s'étend sur 47 mois. Elles sont relativement stables, le coefficient de variation $\frac{\text{écart-type}}{\text{moyenne}} \times 100$ étant égal à 10 %.

Comme les prélèvements sont réalisés au moment des crues, l'information recueillie concerne essentiellement la période de hautes eaux de chaque cycle hydrologique soit, globalement, l'automne, l'hiver et le printemps. Si l'on classe les prélèvements selon cette distinction, il apparaît trois types d'échantillons, ceux d'automne (5, 9, 13, 15 et 16), ceux d'hiver (1, 2, 3, 6, 7, 10, 11 et 14) et ceux de printemps (4, 8, 12). L'hypothèse nulle consistant à considérer que ces trois groupes appartiennent à un même ensemble a été soumise au test de Fisher. La valeur de F obtenue (1,708) étant inférieure à celle de F 5 % (3,806 pour 2 et 13 ddl), cette hypothèse ne peut être rejetée. Il n'existe donc pas de différences significatives entre ces trois groupements, ce qui tendrait à prouver la stabilité du peuplement réalisé par les hypogés. Ce résultat confirme une observation réalisée par Rouch et Bonnet (1977 a).

Cependant, les échantillons peuvent être classés de façon différente si l'on considère non plus les saisons mais les cycles hydrologiques. Chaque cycle est caractérisé par un étiage estival qui se poursuit plus

ou moins longtemps, de sorte que les premières crues du cycle hydrologique suivant peuvent apparaître dès l'automne ou, plus tardivement, en hiver.

Dans un travail antérieur (Rouch et Bonnet, 1977 a), les crues de début de cycle ont été définies comme celles se produisant au cours des deux premiers mois pendant lesquels les écoulements présentent à nouveau un débit moyen mensuel élevé. Les échantillons 1, 2, 3, 5, 9, 10, 13 et 15 proviennent de telles crues : ce mode de classement a pour effet de regrouper des crues ayant lieu dès le mois de septembre avec d'autres qui n'apparaissent qu'en février.

Le second groupe rassemble des crues postérieures à ces deux premiers mois de reprise des écoulements. Si l'on y retrouve bien évidemment tous les échantillons de printemps (4, 8, 12), des crues d'hiver y figurent également (6, 7, 11, 14) de même qu'une crue d'automne (16), le cycle 1974-1975 ayant débuté très tôt (21 août 1974).

L'hypothèse nulle selon laquelle ces deux groupes d'échantillons ne diffèreraient pas a été soumise au test de Fisher. La valeur de F obtenue (8,509), supérieure à celle de F 5 % (4,600 avec 1 et 14 degrés de liberté), montre alors qu'il existe des différences significatives entre les valeurs de H' du début et du milieu du cycle. Ainsi, si l'on envisage le fonctionnement du système, il apparaît que la diversité spécifique tendrait à augmenter au fur et à mesure que les échanges avec l'extérieur s'accroissent. Toutefois, cette augmentation de la diversité demeure de faible importance puisque la moyenne des valeurs de H' pour les échantillons de début de cycle s'établit à 1,402 et celle des autres à 1,583.

Les données relatives à $HR_{1,21}$ sont moins nombreuses et concernent une période de 23 mois seulement. Le coefficient de variation de H' est égal à 3,8 % ce qui traduit la très forte stabilité de ce paramètre.

Les crues de début de cycle sont au nombre de 3 (10, 13, 15), celles de milieu de cycle au nombre de 4 (11, 12, 14, 16). Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre ces deux groupes, la valeur F du test de Fisher (1,461) étant nettement inférieure à celle au seuil de 5 % (6,608 avec 1 et 5 degrés de liberté).

4. — LES DISTRIBUTIONS D'ABONDANCES

4.1. — Les modèles utilisés

Deux modèles ont été employés, l'un log-linéaire (modèle de Motomura), l'autre log-normal (modèle de Preston) selon la méthodologie proposée par Daget (1976).

Avec le modèle de Motomura, les effectifs des différentes espèces se distribuent selon une progression géométrique. Graphiquement, si l'on place en ordonnées les logarithmes des effectifs et en abscisses le rang des espèces de la plus abondante à la plus rare, les points obtenus s'alignent sur une droite dont l'antilogarithme de la pente, le nombre m , est considéré comme une constante du milieu.

Dans le modèle de Preston, les effectifs des différentes espèces se distribuent au hasard autour de leur moyenne. Graphiquement, si l'on opère de la même façon que pour le modèle de Motomura, on obtient une courbe intégrale de Gauss qui peut être transformée en droite de probits de pente σ , la valeur $\frac{1}{\sigma^2}$ étant également considérée comme une constante du milieu.

La valeur du coefficient de corrélation r permet d'apprécier la qualité de la régression obtenue dans les deux modèles précités. Pour le modèle de Motomura notamment, Inagaki (1967) a proposé les valeurs suivantes : avec $r \geq 0,95$ la loi est approximativement vérifiée ; avec $r \geq 0,98$ l'ajustement est satisfaisant ; avec $r \geq 0,99$ l'ajustement est rigoureux. Une autre approche consiste à considérer que le meilleur modèle est celui qui donne la plus faible somme d'écarts quadratiques réduits entre les valeurs observées et celles fournies par le modèle (cela revient à calculer la distance entre les échantillons et le modèle au moyen du χ^2).

4.2. — Structure des échantillons de Las Hountas

Les résultats concernant les échantillons de Las Hountas sont rassemblés dans le tableau III. 15 échantillons sur 16 offrent un meilleur coefficient de corrélation dans le cas d'un ajustement selon le modèle de Motomura. En outre les valeurs du χ^2 relatives à ce modèle, exceptées celles concernant les échantillons 1 et 2, sont toujours inférieures à celles obtenues avec le modèle de Preston.

Un seul échantillon, le 12 ($r = 0,925$), n'est pas ajusté au modèle de Motomura (mais celui de Preston n'est pas mieux vérifié) ; cinq le sont de façon approximative (2, 3, 4, 6, 9), huit de façon satisfaisante (1, 7, 8, 10, 11, 13, 14, 16) et deux de façon rigoureuse (5 et 15). On peut donc en conclure que le modèle de Motomura est bien adapté aux échantillons collectés (fig. 3 et 4). L'échantillon global s'ajuste d'ailleurs mieux au modèle de Motomura ($r = 0,989$) qu'à celui de Preston (0,977). Les valeurs de m sont comprises entre 0,242 et 0,369, la moyenne s'établissant à 0,313 et l'écart-type à 0,047. Cette valeur valeur moyenne diffère peu de celle qui caractérise l'échantillon global (0,338).

FIG. 3. — Las Hountas. Droites de Motomura pour les échantillons 1 à 8.

FIG. 4. — Las Hountas. Droites de Motomura pour les échantillons 9 à 16.

4.3. — Structure des échantillons de HR_{121}

Les résultats relatifs à HR_{121} sont rassemblés dans le tableau IV. Cinq échantillons sur sept ont un meilleur coefficient de corrélation r lorsqu'ils sont ajustés à un modèle de Motomura. De même, les valeurs du χ^2 avec ce modèle sont inférieures dans cinq cas sur sept. Deux échantillons sont ajustés de façon approximative (12 et 15), les cinq autres le sont de façon satisfaisante (10, 11, 13, 14 et 16). L'échantillon global est légèrement mieux ajusté au modèle de Motomura (0,985) qu'à celui de Preston (0,981).

Les valeurs de m sont comprises entre 0,324 et 0,396 avec une valeur moyenne de 0,363 et un écart-type de 0,027. Cette valeur moyenne diffère peu de celle établie pour l'échantillon global (0,324).

L'hypothèse nulle selon laquelle les deux séries de données relatives aux valeurs de m de Las Hountas et de HR_{121} appartiennent à un même ensemble doit être rejetée au seuil de 5 %, $F = 6,932$ étant supérieur à la valeur critique 4,325 pour 1 et 21 degrés de liberté. Ce résultat serait conforme au fait que les profils faunistiques moyens qui caractérisent chaque exutoire diffèrent significativement (Rouch et Bonnet, 1977 b). Cependant, ces différences de structure entre les deux exutoires sont de faible amplitude. Rappelons qu'elles n'ont pas été mises en évidence lors de l'étude de l'indice de diversité. En outre, si l'on ne compare que les valeurs de m concernant les crues 10 à 16 qui ont été étudiées de façon synchrone sur les deux exutoires, l'hypothèse nulle que ces deux séries de valeurs appartiennent à une même population ne peut être rejetée ($F = 2,471$ avec $F 5 \% = 4,747$ pour 1 et 12 degrés de liberté).

4.4. — Les rangs des espèces

Les échantillons étant caractérisés par une structure relativement homogène, le rang de chacune des espèces qui les composent est-il variable ou, au contraire, très stable ? Afin de répondre à cette question, le coefficient de concordance de rang de Kendall (Siegel 1956) a été utilisé. Ce coefficient, W , permet d'exprimer le degré d'association entre K échantillons de N objets classés selon leur rang. Il représente donc un index de divergence entre l'ordre observé des espèces dans chacun des échantillons et l'ordre parfait où chacune des espèces aurait toujours le même rang, de la plus abondante à celle qui l'est le moins.

$$W = \frac{S}{\frac{1}{12} k^2 (N^3 - N) - k \sum \frac{(t^3 - t)}{12}}$$

avec S = somme des carrés des écarts par rapport à la moyenne de la somme des rangs de chaque espèce,

$$S = \sum \left(Ri - \frac{\sum Ri}{N} \right)^2$$

k = nombre des échantillons,

N = nombre des espèces.

$k \sum \frac{(t^3 - t)}{12}$ représente un facteur de correction qui intervient lors-

que dans un échantillon plusieurs valeurs sont égales et doivent être classées avec le même rang. t égale le nombre de valeurs identiques pour un rang donné dans chaque groupe.

L'hypothèse nulle que les échantillons sont indépendants sera rejetée si la valeur de $\chi^2 = k(N-1)W$ avec $N-1$ ddl est égale ou supérieure à celle attendue pour le niveau de signification choisi.

Pour les 16 échantillons de Las Hountas (voir rang des espèces dans le tableau I), $W = 0,941$. La valeur du coefficient de concordance est très élevée et la concordance de rang hautement significative puisque la valeur du $\chi^2 = 105,3$ ($\chi^2_{0,001} = 24,32$ pour 7 ddl).

Pour les échantillons de HR₁₂₁ (voir rang des espèces dans le tableau II) $W = 0,976$. Ici encore, W est extrêmement élevé et la concordance de rang hautement significative puisque $\chi^2 = 47,82$.

On notera que l'ordre des espèces tel qu'il apparaît après le cumul des rangs qu'occupe chacune d'entre elles pour les échantillons de Las Hountas et ceux de HR₁₂₁ est rigoureusement le même pour l'un et l'autre exutoires.

5. — DISCUSSION ET CONCLUSION

La fraction hypogée des échantillons collectés au niveau de deux exutoires du système karstique du Baget présente les caractères suivants :

1. La composition taxinomique des deux séries de prélèvements est identique. 6 des 8 espèces qui constituent le peuplement hypogé sont pratiquement constantes dans tous les échantillons partiels ; les deux espèces les plus rares apparaissent dans 50 % au moins des prélèvements réalisés à Las Hountas et dans 25 % de ceux issus de HR₁₂₁. Au-delà de 600 individus, la richesse en espèces des échantillons n'est plus liée à leur taille.

2. En moyenne, la diversité spécifique H' est voisine de 1,5 et l'équabilité comprise entre 0,500 et 0,600. Le nombre d'espèces et la taille des échantillons influent peu sur les valeurs de H' . Les valeurs rela-

tivement basses de la diversité et de l'équitabilité indiquent un milieu assez contraignant (ou rigoureux) dont le peuplement, mal équilibré, serait caractérisé par la dominance d'une ou deux espèces, ce que confirme l'indice D_2 supérieur en moyenne à 80 %.

3. La diversité varie peu dans le temps, traduisant la stabilité de la structure du peuplement hypogé. Cependant, les données relatives à Las Hountas semblent indiquer que ce paramètre évolue, s'accroissant faiblement au cours de la période de hautes eaux. Ce léger réajustement de la diversité pourrait être mis en relation avec le fait que les ressources énergétiques au sein du système augmentent avec les apports dus aux crues successives. Ce résultat, s'il se vérifiait, prouverait que les structures du peuplement hypogé sont affectées par les variations cycliques dont le système karstique fait l'objet.

4. Les différents échantillons collectés peuvent être ajustés à un modèle log-linéaire, celui de Motomura, dont la constante m a pour valeur moyenne 0,313 à Las Hountas et 0,363 en HR₁₂₁. La plupart des valeurs instantanées de m s'écartent peu de cette moyenne.

5. Le rang des espèces dans cette structure est particulièrement stable d'une crue à l'autre pour les deux séries d'échantillons étudiés ; en outre, l'ordre observé est le même pour les deux exutoires considérés.

6. En raison de l'organisation dont ils font preuve, les échantillons collectés peuvent être considérés comme les témoins de l'état du peuplement au moment où la crue se produit, chacun d'entre eux étant représentatif de la structure de la communauté à un instant donné du fonctionnement du système.

**
**

L'ensemble de ces résultats conduit à reconnaître l'existence d'une nomocénose des Harpacticides hypogés au sein de l'aquifère du Baget, nomocénose dont les huit espèces peuvent être ajustées à un modèle de Motomura.

Les valeurs relativement basses de la constante m confirment celles obtenues pour l'indice de diversité. Dans l'un et l'autre cas, elles sont nettement inférieures à celles qui ont été définies pour la nomocénose des Harpacticides épigés qui occupe l'aire d'alimentation du système du Baget : on sait que cette dernière comprend 13 espèces et que les valeurs moyennes de m et de H' y sont respectivement égales à 0,603 et 2,36 (Rouch, 1980). Il existe donc, dans le cadre de l'entité fonctionnelle que représente ce système, deux types de peuplement bien distincts, l'un hypogé, l'autre épigé, le premier étant nettement moins diversifié que le second. Toutefois, les valeurs des paramètres qui définissent cette nomocénose hypogée ne paraissent pas anormalement

basses si l'on considère que les naturalistes s'accordent souvent à reconnaître un caractère extrême au milieu « cavernicole » *sensu lato*.

Quelques comparaisons peuvent être établies avec d'autres types de milieux également contraignants.

Castel (1979) a étudié le peuplement par les Copépodes de différentes stations du système lagunaire du Bassin d'Arcachon. Alors que dans une station qui reçoit périodiquement des apports marins, la population autochtone peut être ajustée à un modèle de Motomura dont la constante $m = 0,583$, une autre station, isolée de ces apports et soumise par conséquent à des variations importantes de la salinité dues à l'évaporation en été et à l'importance des pluies en hiver, est caractérisée par des valeurs très basses de la constante m (0,185 en été et 0,120 en hiver) pour les espèces autochtones non-benthiques.

Pour une communauté saumâtre de Copépodes dans le Dievengat, Heip (1976) signale une progression géométrique moyenne des différentes espèces dont la raison est de 4,98, ce qui donnerait à la constante m de Motomura la valeur de 0,200.

Itis (1974), étudiant la structure des peuplements phytoplanctoniques de mares temporaires et de lacs permanents natronés du Kanem (Tchad), montre que la constante m est d'autant plus faible que la concentration en sel dissous est forte : $0,08 < m < 0,100$ pour les milieux « polycarbonatés » et $0,150 < m < 0,170$ pour les milieux « mésocarbonatés ». En revanche, les valeurs de l'indice de diversité de Shannon relevées par Amanieu *et al.* (1978) sur la macrofaune benthique de l'étang de Prévost (Languedoc) sont voisines de celles observées sur le Baget dès lors que l'on considère des stations qui s'écartent de la zone d'échange avec la mer ; ces auteurs observent en effet des valeurs qui sont, en moyenne, comprises entre 1,43 et 1,83. Toujours selon ces auteurs, 10 des 17 stations étudiées sur l'ensemble des étangs palavasiens possèdent une macrofaune benthique dont les valeurs de m au mois de mai sont inférieures à 0,4.

Ainsi, si la richesse et la diversité spécifiques de même que les structures de peuplement des Harpacticides hypogés du Baget traduisent bien l'existence d'un milieu contraignant, elles ne reflètent jamais les tendances extrêmes qu'un environnement très rigoureux engendrerait.

Un autre point mérite d'être discuté. L'impression générale qui se dégage des résultats obtenus, c'est la stabilité de cette nomocénose tant du point de vue de sa diversité que de ses structures d'abondance. Les différences significatives qui ont été mises en évidence au niveau des profils faunistiques moyens des différents exutoires (Rouch et Bonnet, 1977 b) et de leurs constantes de Motomura, l'évolution de la diversité qui se dessine à Las Hountas, ne se fondent jamais sur des variations de grande envergure. L'hétérogénéité spatiale incontes-

table du peuplement hypogé (Rouch et Bonnet, 1976) se manifeste dans le cadre d'une diversité et de structures d'abondances presque constantes. Ainsi, contrairement aux milieux lagunaires cités ci-dessus, on n'assiste jamais à des états de crise qui provoquent l'effondrement de ces paramètres.

Cette stabilité du peuplement doit être considérée comme une des caractéristiques du milieu souterrain karstique.

Il est classique de distinguer les milieux dont l'environnement physique est sensiblement constant et par conséquent hautement prévisible de ceux, au contraire, dont les paramètres abiotiques fluctuent largement et ne sont pas prévisibles. Slobodkin et Sanders (1969) ajoutent à cette distinction les milieux rigoureux (sévéres, contraignants) qui peuvent être soit prévisibles (sources chaudes par exemple), soit imprévisibles (zones anoxiques de certains estuaires). Si l'environnement physique du milieu souterrain peut être considéré comme constant donc prévisible, il n'en offre pas moins un caractère plutôt rigoureux en raison essentiellement de la pauvreté relative des ressources nutritives dont il dispose. A l'inverse, dans les milieux lagunaires mentionnés plus haut, la nourriture est surabondante mais l'environnement est soumis à des fluctuations extrêmement importantes.

Sur le Baget, les faibles variations observées au niveau de la diversité impliquent une stabilité du peuplement que l'on peut logiquement rattacher au caractère prévisible de l'environnement souterrain karstique. Comme la richesse et la diversité spécifiques de cette nomocénose hypogée sont peu élevées, elles traduisent également les tendances de cet environnement qui sont plutôt celles d'un milieu contraignant.

A ce niveau de la discussion, il est intéressant de rappeler que sur le plan démographique, les animaux souterrains ont développé une stratégie de type K (Vandel 1964), les Harpacticides y compris (Rouch 1968), qui se fonde sur une faible fécondité, un développement lent, une reproduction étalée dans le temps, une longévité accrue qui, selon Mac-Arthur et Wilson (1967) puis Pianka (1970), caractérisent des conditions d'environnement constantes et prévisibles. La stratégie K des formes hypogées paraît donc en parfait accord avec ce point de vue.

Cependant, lorsqu'il envisage les paramètres biotiques, Pianka (*loc. cit.*) ajoute que la sélection K est « densité-dépendante » et intervient là où la pression de compétition est intense, où les abondances relatives des espèces tendent à s'ajuster à un modèle de Mac-Arthur et, par conséquent, là où la diversité et la richesse spécifique sont élevées. Or, aucun de ces caractères ne permet de définir la nomocénose des Harpacticides hypogés du Baget. Récemment, Blandin, Barbault

et Lecordier (1976) ont proposé le concept de stratégie cénotique. Selon ces auteurs, il existe deux types extrêmes d'écosystèmes. Le premier est caractérisé par une grande richesse spécifique et une diversité élevée. Dans de tels écosystèmes, il existerait une redondance potentielle des différentes espèces de sorte que, si les conditions environnementales changent, certaines espèces peuvent se substituer à d'autres pour occuper une fonction précise : cette stratégie, liée aux potentialités des espèces a été nommée stratégie « s » (*species*). Le second, au contraire, serait caractérisé par une grande pauvreté spécifique et une diversité très faible. La survie de tels systèmes serait liée à celle de toutes les espèces puisque chacune d'entre elles occupe une fonction très stricte. Il faudrait donc qu'elles puissent se transformer rapidement en cas de changement de l'environnement, donc qu'elles puissent se reproduire abondamment pour augmenter la possibilité de fabriquer des génotypes individuels nouveaux. Les chances de survie de tels écosystèmes seraient alors liées à des stratégies démographiques « r », la stratégie cénotique étant de type « i » (individu).

La diversité et la richesse spécifique peu élevées qui caractérisent les Harpacticides hypogés du Baget indiquent que la stratégie cénotique qui s'est développée dans ce système est de type i (comme vraisemblablement dans tous les milieux souterrains karstiques des zones tempérées).

Le paradoxe qui apparaît et qui avait été déjà soulevé à propos de la stratégie démographique des animaux souterrains, réside dans le fait que sont regroupées une stratégie cénotique i et une stratégie démographique K.

Il semble donc que, pour le milieu souterrain, le caractère prévisible soit plus important que l'aspect contraignant en ce qui concerne la stratégie démographique et que, inversement, la rigueur prenne le pas sur la prévisibilité pour ce qui est de la richesse spécifique et de la diversité. Ce serait également la constance, donc la prévisibilité du milieu souterrain qui serait à l'origine de la stabilité de ces deux derniers paramètres. On rejoint ici une observation de Blandin *et al.*, selon laquelle un écosystème à stratégie cénotique i peut comprendre des populations avec une stratégie démographique K « d'autant plus que son environnement sera plus longtemps resté le même » (p. 397), soit que ces populations puissent modifier leur stratégie démographique, soit qu'elles aient acquis des stratégies étho-physiologiques suffisamment élaborées. Il semble bien que par leurs nombreux caractères adaptatifs les animaux souterrains répondent à cette deuxième éventualité.

Ainsi apparaît le facteur temps. En effet, si l'on veut comprendre les écosystèmes souterrains, on ne saurait se limiter aux faits qu'ils

sont prévisibles ou non (*paramètre d'état*), rigoureux ou non (*résultat d'un fonctionnement*), mais prendre également en considération leur « dimension historique... pour que même leur propriétés d'un moment puissent être correctement comprises » (Blandin *et al.*, *loc. cit.*, p. 394) (*évolution*).

Dans ce contexte historique, on peut envisager deux hypothèses sur l'évolution qu'ont subie les écosystèmes karstiques.

1) Ce milieu a toujours été caractérisé par une stratégie de type i qui s'est orientée de façon originale en raison de la constance de l'environnement et de ses faibles ressources trophiques vers le développement d'une stratégie étho-physiologique particulière et, parallèlement, d'une stratégie démographique K. On rejoindrait là une conception assez générale de l'origine des troglobies. Que certains d'entre eux aient été pré-adaptés et d'autres non n'intervient que fort peu dans le fait que le milieu souterrain est alors considéré comme un milieu refuge.

2) Avant les glaciations quaternaires, le milieu souterrain possédait un peuplement dont la richesse spécifique et la diversité étaient beaucoup plus élevées (ce qui paraît être le cas dans les karsts tropicaux actuels, si l'on prend en compte tous les animaux qui y vivent) ; il tendait alors vers une stratégie de type s au sein d'un environnement constant et non rigoureux qui conduit normalement à une stratégie démographique K et à une stabilité des structures du peuplement. Les glaciations intervenant à l'échelle géologique comme une modification profonde de l'environnement, non pas sur le plan de sa constance mais sur celui de sa rigueur en raison d'un appauvrissement des ressources énergétiques, auraient provoqué la disparition de la plupart des espèces redondantes, ne laissant en place qu'un squelette du peuplement ancien.

A l'heure actuelle, constance et prévisibilité demeurent les caractères fondamentaux de l'environnement souterrain karstique. Le problème de sa rigueur demanderait à être repris selon une optique nouvelle. En effet, le peuplement du karst n'est pas limité aux seules formes hypogées. Il renferme également des espèces d'origine épigée qui représentent une nouvelle phase de colonisation post-glaciaire, sans doute loin d'être achevée au plan de la stratégie étho-physiologique des individus, mais dont on ne peut ignorer l'existence si l'on envisage le peuplement global de l'écosystème karstique. Traiter du milieu souterrain en fonction du seul peuplement hypogé ne représenterait alors qu'un aspect de son évolution et de ses potentialités. La stabilité qui est à l'origine de cette discussion ne concerne, on l'a vu, que les formes hypogées. Elle ne serait pas liée à la robustesse des espèces et à l'élasticité (Orsini 1974) de l'écosystème — il ne s'agit pas d'une stabilité par ajustement dans le sens proposé par Margalef

(1969) — mais, au contraire, cette stabilité serait due au fait qu'elle est le fruit d'une longue évolution et que, en l'état actuel, « rien ne peut survenir à quoi son organisation ne soit déjà préparée » (Margalef, *loc. cit.* p. 29). Selon la terminologie proposée par Oriens, la stabilité de cette nomocénose hypogée serait due à la constance et sans doute davantage à l'inertie du système. En ce sens, le milieu souterrain ne devrait pas être considéré comme un milieu refuge, mais comme un milieu conservateur.

REMERCIEMENTS

Je remercie bien vivement A. Descouens et A. Mangin pour l'aide qu'ils m'ont apportée dans la réalisation de cette note ainsi que J. Daget pour les précieux conseils dont il m'a fait bénéficier.

TRAVAUX CITÉS

- AMANIEU (M.), FERRARIS (J.) et GUELORGET (O.). 1978. — Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens. Séminaire Ecol. Lab. Zool. ENS Paris, 23 p.
- BLANDIN (P.), BARBAULT (R.) et LECORDIER (C.). 1976. — Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bull. Ecol.*, 7 (4) : 391-410.
- CASTEL (J.). 1979. — Description des peuplements de Copépodes meiobenthiques dans un système lagunaire du bassin d'Arcachon. Utilisation de modèles de distributions d'abondance. *Cah. Biol. mar.*, (sous presse).
- DAGET (J.). 1976. — *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris, 172 p.
- HEIP (C.). 1976. — On the relative abundance of natural populations. *Biol. Jb. Dodonaea*, 44 : 210-216.
- ILTIS (A.). 1974. — Phytoplankton des eaux natronées du Kanem (Tchad). VII. Structure des peuplements. *Cah. ORSTOM, Hydrobiol.*, 8 (1) : 51-76.
- INAGAKI (H.). 1967. — Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu*, 18 (1) : 153-166.
- MAC ARTHUR (R. H.) et WILSON (E. O.). 1967. — *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, 203 p.
- MARGALEF (R.). 1969. — Diversity and stability : a practical proposal and a model of interdependance. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22 : 25-27.
- ORIENTS (G. H.). 1974. — Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. *Proc. 1st intern. Congr. Ecol.*, 64-65.
- PIANKA (E. R.). 1970. — On « r » and « K » - selection. *Amer. Natur.*, 104 : 592-597.
- ROUCH (R.). 1968. — Contribution à la connaissance des Harpacticides hypogés (Crustacés Copépodes). *Ann. Spéléol.*, 23 (1) : 5-165.
- ROUCH (R.). 1980. — Le système karstique du Baget. IX. La communauté des Harpacticides. Richesse spécifique, diversité et structures d'abondance des échantillons de dérive au niveau du ruissellement de surface. *Vie et Milieu* (sous presse).
- ROUCH (R.) et BONNET (L.). 1976. — Le système karstique du Baget. IV. Premières données sur la structure et l'organisation de la communauté des Harpacticides. *Ann. Spéléol.*, 31 : 27-41.

- ROUCH (R.) et BONNET (L.). 1977 a. — 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 (3) : 227-249.
- ROUCH (R.) et BONNET (L.). 1977 b. — Le système karstique du Baget. VII. La communauté des Harpacticides. Structure du peuplement hypogé pendant les crues. *Annls Limnol.*, 13 (3) : 251-259.
- SIEGEL (S.). 1956. — *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. International student ed., Mc Graw-Hill Kogakusha, LTD, 312 p.
- VANDEL (A.). 1964. — *Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles*. Gauthier-Villars, Paris, 619 p.
-