**LE SYSTEME KARSTIQUE DU BAGET.
XI. LA COMMUNAUTE DES HARPACTICIDES.
SUR L'EVOLUTION DE LA NOMOCENOSE EPIGEE
AU SEIN DE L'AQUIFERE**

par R. ROUCH¹

L'étude de la richesse et de la diversité spécifiques et celle des structures d'abondances d'échantillons récoltés pendant les crues à Las Hountas, exutoire pérenne du système du Baget, montrent que les espèces épigées ont créé une nomocénose au sein de l'aquifère. Cette nomocénose est caractérisée par la constance de sa composition taxinomique ; ses valeurs de l'indice de diversité H' et de la constante m de Motomura, au contraire, présentent des différences significatives selon l'époque de l'année et le fonctionnement du système. L'influence du milieu souterrain sur les structures de peuplement et le concept d'écosystème karstique sont discutés en fonction de ces résultats.

**The Baget karstic system. XI. The Harpacticoid community.
About the evolution of epigeous nomocenose within the aquifer.**

The perennial Las Hountas outflow of the Baget system was studied during floods. The species richness and diversity, and the abundance structures showed that a nomocenose was established among epigeous species within the aquifer. The stability of taxinomic composition characterises the nomocenose. However, the diversity index and the Motomura constant display significant differences according to periods of year and dynamic of the karst system.

The influence of the subterranean biotope on population structures and the understanding of the karstic ecosystem are discussed according to these results.

L'étude d'échantillons récoltés pendant les crues aux différents exutoires de l'aquifère karstique du Baget a déjà fourni de nombreuses données sur le peuplement de celui-ci par les Harpacticides (Rouch et Bonnet 1976 a et b, 1977 a et b, Rouch 1980 b) et permis de proposer une définition rationnelle de l'écosystème karstique (Rouch 1977).

La fraction d'origine épigée de ce peuplement est caractérisée par son homogénéité sur le plan qualitatif ; du point de vue quantitatif, au contraire, elle offre des réponses différentes dans le temps, selon que les crues à l'origine de la dérive des Harpacticides sont ou non influencées par le ruissellement de surface (Rouch et Bonnet 1977 a) qui vient se perdre au niveau de la perte de la Peyrière. En effet, en

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

l'absence de ruissellement, les échantillons collectés présentent une forte dominance de l'espèce *Bryocamptus (Limocamptus) echinatus* ; en sa présence, la fréquence d'autres espèces telles *Bryocamptus zschokkei* et *B. pygmaeus* croît sensiblement.

Afin de mettre en évidence l'évolution dans le temps de ce peuplement par les formes épigées de l'aquifère du Baget, le travail qui suit est consacré plus particulièrement à l'étude de la richesse spécifique, de la diversité et des structures d'abondances qui caractérisent la composante d'origine épigée d'une série d'échantillons relatifs à 23 crues qui ont fait l'objet de filtrages à Las Hountas, exutoire pérenne du système.

1. — LES DONNEES UTILISEES

Ces 23 crues ont trait à une période qui s'étend du mois de janvier 1971 au mois de novembre 1979 (tableau I) soit 22 crues pendant les 7 cycles hydrologiques successifs de 1971 à 1977 et une crue au début du cycle 1980. Schématiquement, chaque cycle peut être divisé en deux époques, l'une de hautes eaux et l'autre de basses eaux, cette dernière débutant le plus souvent avec la saison estivale ; la durée de chaque étiage est très variable si bien que la reprise des écoulements du cycle suivant peut intervenir soit dès le mois d'août (cycle 1974-1975), soit en automne (cycles 1971-1972 et 1973-1974), soit plus tardivement encore en hiver (cycles 1970-1971 et 1972-1973).

C'est pendant la période de hautes eaux de chacun de ces cycles qu'ont eu lieu les échantillonnages, les crues d'étiage étant rares et de faibles amplitudes (seule la crue 9 entre dans cette dernière catégorie).

Les débits moyens du système, pour chacune de ces crues, ont été très divers (0,490 m³/s pour le plus faible et 3,650 m³/s pour le plus fort). On a vu que (Rouch et Bonnet 1977 a), en général, au-dessous d'un débit moyen de 1 200 l/s, le ruissellement de surface n'atteint pas la perte de La Peyrère¹ : crues 1, 2, 4, 5, 6, 7 et 9. Au-dessus de 1 200 l/s, au contraire, le ruissellement est généralement abondant et la perte fonctionnelle : crues 8, 10, 11, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 21 et 22.

Toutefois, certaines crues se singularisent par rapport à ce fonctionnement habituel. Ainsi la perte peut être absorbante pour des débits moyens inférieurs à 1 200 l/s : en effet, lorsque plusieurs crues se succèdent, un ruissellement résiduel persiste ; c'est le cas assez sou-

1. La topographie de la partie en aval du système du Baget figure dans plusieurs travaux antérieurs et notamment in Rouch 1979.

CYCLES	n° crue	dates	Q max. m ³ /s	Q moyen m ³ /s	ruissellement
1970-71 6 I 71	1 d	6 - 9 I 71	1,160	0,560	-
	2 d	20 - 23 I 71	1,100	0,680	-
	3 d	17 - 26 II 71	9,400	3,430	++
	4	24 V - 4 VI 71	2,000	0,845	-
1971-72 9 XI 71	5 d	22 XI - 8 XII 71	3,100	1,030	-
	6	12 - 17 I 72	1,240	0,710	-
	7	18 - 21 I 72	1,690	1,025	-
	8	11 - 19 IV 72	4,650	2,440	+
	9	1 - 2 XII 72 étiage	0,640	0,490	-
1972-73 25 I 73	10 d	29 I - 2 II 73	5,150	1,545	+
	11 d	24 II - 2 III 73	8,000	3,355	+
	12	11 - 14 V 73	1,860	0,995	+
1973-74 29 XI 73	13 d	30 XI - 4 XII 73	3,550	1,430	+
	14	5 - 8 II 74	4,700	2,995	+
1974-75 21 VIII 74	15 d	17 - 20 IX 74	4,500	3,210	-
	16	27 - 30 XI 74	4,700	3,650	+
1975-76 17 XI 75	17 d	17 - 19 XI 75	4,000	1,445	+
	18	14 - 15 II 76	2,740	1,640	+
1976-77 12 X 76	19 d	18 - 19 X 76	3,100	1,655	+
	20 d	3 - 5 XII 76	4,800	1,905	+
	21	12 - 15 IV 77	2,490	1,650	+
	22	4 - 6 V 77	2,830	1,390	+
1980 27 X 79	23 d	10 XI 79	0,740	0,625	+

TABLEAU I. — Dates, débits maximal et moyen des 23 crues étudiées à Las Hountas. Les dates qui figurent dans la première colonne indiquent le premier jour du cycle considéré. Les crues dont le numéro est suivi de la lettre d ont eu lieu au cours des deux premiers mois du cycle. Signe — : ruissellement nul ou faible n'atteignant pas la perte de la Peyrère ; signe + : ruissellement abondant, perte absorbante ; signe ++ : ruissellement très abondant, perte émissive.

vent au printemps (crue 12) et plus rarement en automne (crue 23). Inversement, immédiatement après l'étiage, une impulsion très forte et isolée peut déclencher une crue importante sans que le ruissellement de surface atteigne la perte de La Peyrère (crue 15). Enfin, pour quelques crues dont les débits sont très élevés, la perte fonctionne en émergence et le ruissellement suit l'axe de la vallée sans pénétrer sous terre (crue 3).

Le détail de la composition des 23 échantillons est figuré dans le tableau II. Chacun d'entre eux correspond au cumul de filtrages d'une durée d'une heure en général, poursuivis plusieurs heures par jour pendant un ou plusieurs jours. Les 16 premières crues ont déjà fait l'objet d'une étude préliminaire (Rouch et Bonnet 1977 a).

sp. crues	L. e.	B. z.	B. p.	B. m.	B. t.	A. c.	M. p.	M. v.	M. pe.	P. s.	E. r.	M. ve.	P. v.	T
1	1732	289	7	35	102	50	25	1		4				2245
2	1675	214	6	21	50	29	6			6	1		1	2009
3	971	62	5	36	8	57	6		2	5		4	2	1158
4	443	133	11	10	9	18	4	2		5				635
5	1248	888	155	85	125	35	20	4		21	2	3	2	2588
6	500	176	22	16	10	12	4			8	1	3		752
7	298	192	36	23	7	6	3	3		6		4	1	579
8	238	423	165	70	29	21	12	11		5	5	20	1	1000
9	188	90	10	11	16	7	5			1				328
10	364	224	126	73	33	15	15	3		4	1	27		885
11	676	397	201	130	54	73	35	35		3	17	54	2	1677
12	156	214	126	47	9	12	12	6		1	2	3		588
13	808	380	238	78	135	35	43	14		2	7		3	1743
14	369	205	152	56	57	40	19	15	5	5	37	47	6	1013
15	2737	1310	300	127	236	406	71	17	1	9	6		1	5221
16	339	245	79	68	73	25	11	1		1	5	12	2	861
17	662	223	144	35	162	49	20	10		1	3	2	5	1316
18	141	87	61	16	35	19	9	1	1	2	1	10	3	386
19	219	77	47	9	57	22	3	4		1	1	1	1	442
20	183	62	15	7	34	23	7	4		1	4	8	1	349
21	149	176	96	14	21	5	15	4		1	12	28	3	524
22	86	114	87	8	12	8	11	8			13	12	1	360
23	270	95	36	22	8	11	11	3						456
T	14452	6276	2125	997	1282	978	367	146	9	92	118	238	35	27115

TABLEAU II. — Liste des effectifs de chaque espèce pour les 23 échantillons provenant de Las Hountas.

2. — LA RICHESSE SPECIFIQUE

Les espèces épigées qui peuplent l'aquifère du Baget sont au nombre de treize : *Bryocamptus* (*Limocamptus*) *echinatus*, *B. zschokkei*, *B. pygmaeus*, *B. minutus*, *B. typhlops*, *Attheyella crassa*, *Moraria poppei*, *M. varica*, *M. pectinata*, *Paracamptus schmeili*, *Epactophanes richardi*, *Maraenobiotus vej dovskyi*, *Phyllognathopus viguieri*.

Les sept espèces les plus abondantes sont présentes dans tous les échantillons ; les cinq suivantes apparaissent dans au moins 70 % des crues étudiées (tableau II). Seule *M. pectinata* dont les quelques exemplaires recueillis ont été récoltés lors de 4 crues est vraiment rare.

La présence de la plupart des espèces dans chaque échantillon fait que la relation entre la richesse spécifique S et le nombre d'individus récoltés exprimé par $(\log N)^2$ est très mauvaise ainsi que le montre la figure 1 a ($r = 0,150$ pour 21 degrés de liberté).

3. — LA DIVERSITE SPECIFIQUE, L'EQUITABILITE

Les valeurs de l'indice de diversité de Shannon-Weaver (H') sont comprises entre 0,939 et 2,753 (tableau III) ; leur moyenne, égale à 2,015 (écart-type : 0,514), diffère peu de la valeur calculée pour la tota-

lité des échantillons (2,079). L'équitabilité $J' = \frac{H'}{\log_2 S}$ a pour valeurs

extrêmes 0,283 et 0,744 et pour moyenne 0,580 (écart-type = 0,132. La corrélation entre H' et J' (fig. 1 b) est très significative ($r = 0,978$ pour 21 d.d.l.). En revanche, la liaison entre H' et $\log_2 S$ est nettement moins bonne (fig. 1 c) : la corrélation entre ces deux paramètres, compte tenu de la confiance apportée sur r , n'est pas significative au seuil de 5 % ($r = 0,627$ pour 21 d.d.l.) ; ainsi les espèces peu abondantes n'exercent qu'une faible influence sur les valeurs de H' .

La dominance D_2 (somme des fréquences relatives des deux espèces les plus abondantes) est généralement élevée et varie entre 55,8 % pour la plus faible et 94 % pour la plus forte. La corrélation entre H' et D_2 (fig. 1 d) est très significative ($r = -0,955$ pour 21 d.d.l.). La taille des échantillons, $(\log N)^2$, n'influe pas sur les valeurs de H' (fig. 1 e), la corrélation entre ces deux paramètres étant très mauvaise ($r = -0,272$ pour 21 d.d.l.).

FIG. 1. — a : nombre d'espèces capturées (S) en fonction de la taille des échantillons exprimée par $(\log N)^2$. b : relation entre H' et J' . c : relation entre H' et $\log_2 S$. d : relation entre H' et D^2 . e : relation entre H' et $(\log N)^2$.

4. — LES VARIATIONS DE L'INDICE DE DIVERSITE

L'information recueillie à Las Hountas montre que la diversité H' de la fraction hypogée du peuplement est beaucoup plus stable que celle de la fraction d'origine épigée : dans le premier cas, le coefficient de variation de H' ($\frac{\text{écart-type}}{\text{moyenne}} \times 100$) est égal à 10 % (Rouch 1980 b)

alors que, dans le second, il atteint 25,5 %.

De façon générale, lors de chaque cycle, les valeurs de H' sont moins élevées au début que vers la fin de la période des hautes eaux (voir tableau III).

Si l'on définit les crues de début de cycle comme étant celles qui se produisent au cours des deux premiers mois pendant lesquels les écoulements présentent à nouveau un débit moyen mensuel élevé, deux ensembles peuvent être distingués. Le premier regroupe les échantillons dont la diversité caractérise l'état du peuplement avant que les apports par le ruissellement aient été importants : crues 1, 2, 3, 5, 10, 11, 13, 15, 17, 19, 20 et 23 auxquelles il faut rattacher la crue 9 (crue d'étiage) dont la diversité traduit la nature du peuplement épigé avant tout apport. Le second rassemble tous les échantillons qui caractérisent des périodes beaucoup plus tardives dans la saison des hautes eaux, donc beaucoup plus influencés : crues 4, 6, 7, 8, 12, 14, 16, 18, 21, 22.

L'hypothèse nulle selon laquelle ces deux groupes d'échantillons ne différeraient pas a été soumise au test de Fisher, rapport de la variance factorielle entre les deux groupes sur la variance résiduelle ou intra-groupes.

La valeur de F obtenue (2,506) inférieure à celle de $F_{5,70}$ (4,325 avec 1 et 21 d.d.l.) ne permet pas de rejeter cette hypothèse. Ce résultat surprenant doit être rattaché au fait que, bien que la diversité tende à croître pendant les hautes eaux de chaque cycle, ses valeurs initiales sont très différentes d'une année à l'autre : ainsi les crues étudiées au début du cycle 1970-1971 donnent des valeurs de H' extrêmement basses au contraire de celles échantillonnées au commencement des cycles 1973-1974, 1975-1976 et 1976-1977.

On sait que, lorsque le ruissellement n'intervient pas, les échantillons récoltés à Las Hountas sont caractérisés par la forte dominance de *L. echinatus*. Au contraire, lorsque la perte de La Peyrère est absorbante, la fréquence relative de certaines espèces croît notablement (*B. zschokkei* et *B. pygmaeus*) et la dominance de *L. echinatus* est moins prononcée.

Si l'on distingue les échantillons provenant des crues où le ruissel-

crues	N	S	H'	J'	D ₂	Motomura			Preston		
						m	r	χ^2	m'	r	χ^2
1 d	2245	9	1,207	0,381	90	0,444	0,982	435,75	0,063	0,993	156,08
2 d	2009	10	0,939	0,283	94	0,480	0,958	804,02	0,066	0,967	386,73
3 d	1158	11	1,025	0,296	89,2	0,595	0,915	903,24	0,112	0,925	557,19
4	635	9	1,390	0,439	90,7	0,559	0,923	197,53	0,123	0,936	123,27
5 d	2588	12	1,889	0,527	82,5	0,542	0,984	242,30	0,071	0,978	345,93
6	752	10	1,482	0,446	89,8	0,562	0,945	201,49	0,105	0,961	110,59
7	579	11	1,813	0,524	84,6	0,600	0,946	109,03	0,116	0,954	89,01
8	1000	12	2,328	0,649	66,1	0,618	0,980	30,77	0,113	0,987	42,89
9	328	8	1,738	0,579	84,7	0,528	0,953	31,42	0,124	0,967	22,87
10 d	885	11	2,330	0,674	66,4	0,574	0,990	9,68	0,099	0,992	47,71
11 d	1677	12	2,517	0,702	63,9	0,626	0,965	70,43	0,118	0,977	65,17
12	588	11	2,278	0,658	62,9	0,580	0,985	37,84	0,105	0,981	97,35
13 d	1743	11	2,232	0,645	68,1	0,552	0,996	15,48	0,088	0,994	62,07
14	1013	13	2,753	0,744	56,6	0,705	0,981	48,97	0,189	0,982	23,63
15 d	5221	12	1,988	0,554	77,5	0,485	0,989	213,22	0,051	0,985	584,46
16	861	12	2,353	0,656	67,8	0,574	0,990	44,44	0,087	0,983	109,35
17 d	1316	12	2,188	0,610	67,2	0,564	0,996	65,25	0,082	0,992	79,69
18	386	13	2,578	0,697	59,1	0,640	0,990	3	0,119	0,979	16,88
19 d	442	12	2,186	0,610	66,9	0,586	0,976	22,43	0,097	0,960	20,25
20 d	349	12	2,260	0,630	70,2	0,656	0,975	51,93	0,147	0,985	15,59
21	524	12	2,494	0,696	62	0,647	0,981	28,66	0,139	0,986	52,89
22	360	11	2,558	0,739	55,8	0,686	0,906	46,19	0,210	0,923	60,45
23 d	456	8	1,829	0,610	80	0,564	0,971	48,71	0,156	0,979	25,82
Total	27115	13	2,079	0,562	76,4	0,593	0,984	2502,09	0,083	0,994	563,37

TABLEAU III. — Caractéristiques des 23 échantillons. N = nombre d'individus récoltés. S : richesse spécifique H' : indice de diversité de Shannon-Weaver. J' : équitabilité. D₂ : indice de dominance. m : constante de motomura. m' : constance de Preston. r : coefficient de corrélation. χ^2 : somme des écarts quadratiques réduits.

lement de surface n'a joué aucun rôle, soit qu'il n'arrive pas à la perte de La Peyrère (crues 1, 2, 4, 5, 6, 7, 9, 15) soit qu'il ait emprunté l'axe de la vallée sans se perdre (crue 3), et ceux récoltés pendant des crues où la perte de la Peyrère a été absorbante (crues 8, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23), on obtient deux séries de valeurs de H'. Le test de Fisher indique une différence très significative entre ces deux

séries de données ($F = 45,356$ avec $F_{1,99} = 8,017$ pour 1 et 21 degrés de liberté). La valeur moyenne de H' pour les crues non influencées par le ruissellement est de 1,497, celle pour les crues influencées atteignant 2,349. Le rôle du ruissellement paraît donc déterminant quant aux valeurs de la diversité observées à Las Hountas.

On peut également revenir sur la distinction entre crues de début de cycle et crues plus tardives dès lors que l'on élimine de cette comparaison les 9 crues où le ruissellement de surface n'intervient pas. Parmi les 14 crues où le ruissellement a joué, 7 d'entre elles se produisent au cours des deux premiers mois de reprise des écoulements (crues 10, 11, 13, 17, 19, 20 et 23) ; les 7 autres apparaissent plus tardivement dans leurs cycles respectifs (crues 8, 12, 14, 16, 18, 21 et 22). Les valeurs de H' diffèrent significativement pour ces deux séries de données, $F = 6,496$ avec $F_{5,99} = (4,747$ pour 1 et 12 d.d.l.

L'hypothèse nulle selon laquelle les indices de diversité concernant les 9 crues où le ruissellement n'intervient pas (groupe 1) ainsi que ceux des 7 crues de début de cycle (groupe 2) et des 7 autres plus tardives (groupe 3) influencées par le ruissellement, constituent un même ensemble a été également soumise au test de Fisher. Il existe une différence globale très significative entre ces trois séries de données ($F = 26,140$ avec $F_{1,99} = 5,848$ pour 2 et 20 d.d.l.) de même que entre les groupes 1 et 2 ($F = 20,043$ avec $F_{1,99} = 8,862$ pour 1 et 14 d.d.l.) et 1 et 3 ($F = 39,181$ avec $F_{1,99} = 8,862$ pour 1 et 14 d.d.l.). Comme indiqué plus haut, les groupes 2 et 3 présentent une différence significative au seuil de 5 %.

Ainsi l'indice de diversité varie significativement selon la période de chaque cycle et le fonctionnement du système passant, en valeur moyenne, de 1,497 lorsque le ruissellement n'intervient pas à 2,20 lors des crues de début de cycle avec ruissellement pour atteindre 2,477 en fin de période de hautes eaux.

5. — LES DISTRIBUTIONS D'ABONDANCES

Deux modèles ont été utilisés, l'un log-linéaire (modèle de Motomura), l'autre log-normal (modèle de Preston), selon la méthode proposée par Daget (1976). Chacun de ces modèles conduit à définir une constante du milieu (m pour le modèle de Motomura, m' pour celui de Preston) qui est liée à la diversité du peuplement.

La qualité de l'ajustement peut être appréciée grâce au coefficient de corrélation linéaire r obtenu à partir de la régression entre les données réelles et les valeurs théoriques fournies par le modèle. Une autre méthode consiste à considérer que le meilleur modèle est celui qui donne la plus faible somme d'écarts quadratiques réduits entre

les fréquences des données observées et celles, théoriques, indiquées par le modèle (χ^2).

L'ensemble des résultats relatifs à ces distributions d'abondances est regroupé dans le tableau III.

Contrairement à la fraction hypogée du peuplement (Rouch 1980 b) où le modèle de Motomura est mieux vérifié que celui de Preston, dans le cas de la fraction épigée, seules 8 crues sur 23 présentent un meilleur coefficient de corrélation pour le modèle log-linéaire. On retrouve ainsi un résultat comparable à celui observé dans l'étude de la dérive en surface (Rouch 1980 a). Si l'on se réfère à la distance du χ^2 , le modèle de Motomura est mieux adapté que celui de Preston dans 11 cas sur 23. Toutefois, lorsque l'ajustement au modèle log-linéaire est mauvais, il n'est guère meilleur avec le modèle log-normal. C'est pourquoi il a paru préférable de retenir le modèle de Motomura, déjà utilisé pour la nomocénose hypogée et pour les échantillons de dérive en surface, afin de faciliter les comparaisons entre ces différentes communautés ainsi que le préconise Daget (*loc. cit.*, p. 76).

Selon Inagaki (1967), l'ajustement au modèle de Motomura est approximativement vérifié si $0,95 < r < 0,98$, il est satisfaisant si $0,98 < r < 0,99$ et il est rigoureux si $r > 0,99$.

Le modèle est mal vérifié pour les échantillons 3, 4, 6, 7 et 22 ; il l'est approximativement pour les prélèvements 2, 9, 11, 19, 20 et 23 et de façon satisfaisante pour les crues 1, 5, 8, 12, 14, 15 et 21. Les échantillons 10, 13, 16, 17 et 18 s'ajustent de façon rigoureuse (*fig. 2*).

Les valeurs de m sont comprises entre 0,444 et 0,705, la moyenne s'établissant à 0,581 (écart-type = 0,064). Il existe une différence très significative entre les valeurs de m relatives aux crues influencées par le ruissellement et celles qui ne le sont pas ($F = 13,446$ pour $F_{1,21} = 8,017$ avec 1 et 21 d.d.l.). Le m moyen des premières est de 0,533, celui des secondes de 0,612. Il faut enfin noter que pour les crues de début de cycle ne faisant l'objet d'aucun ruissellement et qui apparaissent suffisamment tôt pour que le système n'ait encore reçu aucun apport (crues 1, 2, 5, 9 et 15), la valeur moyenne de m n'atteint que 0,496.

6. — LES RANGS DES ESPECES

Le coefficient de concordance de rang de Kendall (*in* Siegel 1956) a été utilisé afin d'établir le degré d'association entre les 23 échantillons en fonction du classement des espèces selon leur rang. Compte tenu du facteur de correction qui intervient lorsque, dans un prélèvement, plusieurs espèces présentent le même rang, la valeur de ce coefficient $W = 0,850$. Il s'agit là d'une valeur élevée. L'hypothèse nulle que les rangs des espèces dans ces échantillons sont indépendants, doit être

FIG. 2. — Droites de Motomura (modèle log-linéaire) pour les échantillons 5, 10, 12, 13, 15, 16, 17 et 18.

rejetée, la valeur de $\chi^2 = 234,6$ étant supérieure à $\chi^2_{0,001} = 32,91$ pour 12 d.d.l.

Ainsi malgré les variations de la diversité, le rang des espèces varie peu au cours des cycles.

7. — DISCUSSION ET CONCLUSION

La fraction épigée des échantillons collectés à Las Hountas, exutoire pérenne du système karstique du Baget, présente les caractères suivants.

1. Les 23 échantillons étudiés sont caractérisés par la constance de leur composition taxinomique ; leur richesse spécifique n'est pas liée à leur taille.

2. Les valeurs moyennes de la diversité spécifique H' et de l'équitabilité J' sont respectivement égales à 2 et à 0,580. La faible valeur de l'équitabilité montre qu'il s'agit d'un peuplement mal équilibré, caractérisé par une ou deux espèces à très forte dominance (l'indice D_2 a pour valeur moyenne 73,7 %).

3. Les indices de diversité des échantillons varient de façon notable dans le temps, croissant, lors de chaque cycle, du début à la fin de la période des hautes eaux. En outre, statistiquement, il existe des différences très significatives entre les indices de diversité concernant les crues non affectées par le ruissellement ($\bar{H}' = 1,497$) et celles qui le sont ($\bar{H}' = 2,349$). Enfin, les échantillons relatifs aux crues influencées par le ruissellement présentent des différences significatives de leur diversité selon qu'ils ont été recueillis en début de cycle ($H = 2,220$) ou en fin de période de hautes eaux ($\bar{H}' = 2,477$).

4. Les échantillons peuvent être ajustés au modèle de Motomura dont la constante m a pour valeur moyenne 0,581. Les valeurs de m comme celles de H' , présentent des différences très significatives selon qu'elles caractérisent des prélèvements réalisés lors de crues influencées ou non par le ruissellement ($\bar{m} = 0,612$ et 0,533).

5. Malgré ces variations des caractéristiques intrinsèques du peuplement, le rang des espèces varie peu dans le temps.

L'ensemble de ces résultats conduit à reconnaître que les Harpacticides d'origine épigée ont formé un ensemble hiérarchisé au sein de l'aquifère du Baget qui abrite par conséquent deux nomocénoses, l'une hypogée (Rouch 1980 b), l'autre créée par des espèces importées depuis la surface.

La nomocénose hypogée se différencie de celle des épigés non seulement par sa composition taxinomique, mais aussi par sa diversité H'

et sa constante m de Motomura dont les valeurs sont, en moyenne, nettement inférieures puisque respectivement égales à 1,5 et 0,313. En revanche, la nomocénose épigée possède rigoureusement la même richesse spécifique que celle qui caractérise l'impluvium (bassin versant) du système du Baget, telle, du moins, que celle-ci apparaît à travers l'étude de la dérive en surface en amont de la perte de La Peyrère (Rouch 1980 a). Cependant, sur le plan de la diversité, il existe une différence significative entre les séries de valeurs relatives aux échantillons de Las Hountas d'une part et ceux concernant la dérive en surface d'autre part (*in* Rouch 1980 a) : $F = 5,930$ avec $F_{5\%, 9} = 4,085$ pour 1 et 37 d.d.l. Les prélèvements concernant le ruissellement de surface ont un H' moyen supérieur (2,369).

Ainsi, les données obtenues conduisent à reconnaître que, de façon globale, l'information à la sortie de l'aquifère se traduit par un abaissement de la diversité par rapport au signal d'entrée.

L'analyse peut être poussée plus loin. On a vu que, au niveau des sorties, la diversité croissait lors de chaque cycle depuis la reprise des écoulements jusqu'à la fin de la période des hautes eaux et que, de plus, ses valeurs étaient plus basses en l'absence de ruissellement de surface. Pendant l'étiage, le système ne reçoit pas d'apport. Au cours de la saison des hautes eaux, au contraire, une vingtaine de crues environ se succèdent dont beaucoup sont caractérisées par la présence d'un important ruissellement de surface qui atteint la perte de La Peyrère. Sept à quatorze millions d'Harpacticides sont ainsi introduits chaque année au sein de l'aquifère (Rouch 1979). Ainsi, plus on avance dans la période des hautes eaux, plus le peuplement de l'aquifère par les espèces épigées est influencé par les apports dus au ruissellement ; l'indice de diversité atteint alors ses valeurs les plus élevées il est égal, en moyenne, à 2,477 soit une valeur sensiblement égale à celle qui caractérise les échantillons de dérive en surface ($H' = 2,369$).

Pendant l'étiage qui suit, la partie du matériel importé qui persiste au sein de l'aquifère connaît une période de calme relatif pendant laquelle elle fait l'objet d'une profonde réorganisation marquée notamment par le développement de *B. (L.) echinatus* (rappelons que cette espèce ne représente jamais la forme dominante de la dérive en surface). Les premières crues du cycle suivant, surtout si l'information qu'elles fournissent n'est pas modifiée par les apports dus au ruissellement, rendent parfaitement compte de cette réorganisation. En effet, l'indice de diversité de ces crues de début de cycle (crues 1, 2, 5, 9 et 15) a une valeur moyenne (1,552) très inférieure à celle mise en évidence au printemps : elle est alors très voisine de celle de la nomocénose hypogée (1, 5).

Avec la reprise des écoulements, les apports par le ruissellement

recommencent, modifiant à nouveau, les réponses enregistrées à Las Hountas. Bien que celles-ci soient marquées par l'organisation qui a prévalu durant tout l'étiage (*B. (L.) echinatus* demeure la forme dominante), la valeur moyenne de l'indice de diversité croît sensiblement et atteint 2,220. Plus tard encore l'indice de diversité connaît ses valeurs maximales... le cycle peut recommencer. On remarquera que lors des crues 8, 12 et 22 qui sont des crues de printemps, c'est *B. zschokkei* qui devient la forme dominante dans les échantillons recueillis.

Ainsi, l'organisation de la nomocénose épigée est caractérisée par des fluctuations saisonnières liées au fonctionnement du système.

Les structures d'abondances de cette nomocénose illustrent également bien ce phénomène. Les valeurs de la constante de Motomura sont plus basses en début de cycle qu'en fin de période de hautes eaux, notamment pour les échantillons provenant de crues non influencées par le ruissellement de surface (1, 2, 5, 9 et 15), dont la valeur moyenne s'établit à 0,496 ; le peuplement est alors assez bien structuré (r est toujours supérieur à 0,95) et la pente élevée de la droite d'ajustement traduit la forte dominance de *B. (L.) echinatus*. Les crues de début de cycle avec ruissellement (10, 11, 13, 17, 19, 20, 23) ont un m moyen égal à 0,589, la pente de la droite de Motomura est donc moins forte et la dominance de *B. (L.) echinatus* moins marquée ; le peuplement est également bien structuré (le coefficient de corrélation est toujours supérieur à 0,95). Les crues de la fin de la période de hautes eaux (8, 12, 14, 16, 18, 21 et 22) sont caractérisées par un m moyen égal à 0,636 (celui des échantillons de dérive en surface est égal à 0,600). Le peuplement est très bien structuré ($r > 0,980$) avec une seule exception, la crue 22, où le modèle n'est absolument pas vérifié.

Les échantillons (si l'on excepte le 22) qui ne s'ajustent pas au modèle de Motomura correspondent aux crues 3, 4, 6 et 7. Elles sont toutes les quatre caractérisées par le fait que les réponses qu'elles fournissent n'ont pas été directement influencées par le ruissellement de surface (absent ou inopérant au moment où elles ont lieu) ; toutefois, elles apparaissent à des époques de l'année où celui-ci a déjà fourni des apports importants. Il est curieux de noter que de tels échantillons sont alors nettement moins bien structurés ($r < 0,95$) ce qui tendrait à prouver que la nomocénose épigée est alors en phase de réorganisation au sein de l'aquifère.

L'ensemble de ces résultats permet d'apprécier le rôle du « milieu souterrain » sur l'organisation d'un peuplement réalisé par des espèces importées de la surface. A partir d'une information d'entrée structurée, l'environnement souterrain provoque une diminution de la diversité qui tend vers des valeurs proches de celles qui caractérisent la nomocénose hypogée. Mais à la fin de chaque étiage, cet équilibre

est rompu par les apports issus de l'extérieur, les crues de fin d'époque de hautes eaux donnant, de façon globale, une information proche de celle de la dérive en surface.

Le peu d'intérêt qu'a suscité l'étude des espèces troglodites et troglodites dans la plupart des travaux consacrés au domaine souterrain, tient sans doute au fait que n'étant pas considérées comme des hôtes exclusifs de ce milieu, elles ont été souvent négligées au profit des espèces troglodites. Leurs modalités d'entrée, leur devenir, la façon dont elles s'intègrent au peuplement souterrain sont encore mal connus. En ce qui concerne les Harpacticides, les résultats de cette note ainsi que ceux exposés précédemment (Rouch 1979 et 1980 a) apportent quelques éléments de réponse. Ils conduisent notamment à revenir sur la notion d'écosystème karstique. Il est évident que l'on ne peut comprendre l'évolution saisonnière de la nomocénose épigée qui vit au sein de l'aquifère du Baget si l'on ne tient pas compte de l'unité fonctionnelle que représente le système karstique du Baget. Seul le cadre de cette unité fonctionnelle permet de comprendre que les formes non troglodites qui peuplent l'aquifère reflètent de façon précise les potentialités de production du bassin versant (zone subaérienne du système) et que l'évolution saisonnière des paramètres caractérisant ce peuplement résulte directement des mécanismes cycliques et réguliers qui régissent les échanges entre la surface et la profondeur de tout système karstique. C'est à ce niveau d'échelle enfin qu'apparaissent très clairement les contraintes globales sur les structures de peuplement qu'implique le milieu souterrain karstique. Ainsi se vérifie, une fois encore, que le système karstique constitue la seule entité non-équivoque qui permet de poser dans leur généralité tous les problèmes relatifs à l'écologie souterraine dans les karsts.

Un autre aspect concerne l'intérêt de l'étude de ces formes épigées, envahisseurs potentiels de l'environnement souterrain ; plus malléables que les espèces hypogées fixées dans leurs structures et leurs adaptations, elles donnent un bon exemple de la façon dont un environnement contraignant modèle un peuplement. De ce point de vue, l'influence du milieu souterrain sur les structures d'abondances, constitue une réponse pratiquement immédiate : les échanges avec l'extérieur rythment le fonctionnement naturel du système (écosystème) karstique et le milieu souterrain intervient dans la façon dont il régule ces échanges.

Quelles sont les interactions entre les nomocénoses hypogée et épigée ? Quelles sont les caractéristiques des réponses instantanées du système au signal d'entrée que représente chaque épisode de dérive en surface ? Ces questions seront abordées ultérieurement.

Remerciements : Je remercie A. Descouens qui a réalisé les dessins définitifs de cette note, pour l'aide qu'elle m'a apportée lors des récoltes et du tri du matériel, ainsi que A. Mangin pour les nombreux renseignements qu'il m'a fournis.

Je remercie bien vivement J. Daget, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, des précieuses remarques dont, à plusieurs reprises, il m'a fait bénéficier.

TRAVAUX CITES

- DAGET (J.). 1976. — Les modèles mathématiques en Ecologie. Masson, Paris, 172 p.
- INAGAKI (H.). 1967. — Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu*, 18, 1, p. 153-166.
- ROUCH (R.). 1977. — Considérations sur l'écosystème karstique. *C. R. Acad. Sci.* Paris, 284, p. 1101-1103.
- ROUCH (R.). 1979. — Le système karstique du Baget. VIII. La communauté des Harpacticides. Les apports au sein du système par dérive catastrophique. *Annls. Limnol.*, 15, 3, p. 243-274.
- ROUCH (R.). 1980 a. — Le système karstique du Baget. IX. La communauté des Harpacticides. Richesse spécifique, diversité et structures d'abondances des échantillons de dérive au niveau du ruissellement de surface. *Vie et Milieu* (sous presse).
- ROUCH (R.). 1980 b. — Le système karstique du Baget. X. La communauté des Harpacticides. Richesse spécifique diversité et structures d'abondances de la nomocénose hyponhe. *Annls. Limnol.*, 16, 1, p. 1-20.
- ROUCH (R.) et BONNET (L.). 1976 a. — 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. — Le système karstique du Baget. V. La communauté des Harpacticides. Sur la constance du peuplement. *Ann. Spéléol.*, 31, p. 43-53.
- 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, 2, p. 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, p. 251-259.
- SIEGEL (S.). 1956. — Nonparametric statistics for the behavioral sciences. International student ed., Mc Graw-Hill, Kogakusha, LTD, 312 p.