

**LE SYSTEME KARSTIQUE DU BAGET.  
XII. LA COMMUNAUTE DES HARPACTICIDES.  
SUR L'INTERDEPENDANCE  
DES NOMOCENOSSES EPIGEE ET HYPOGEE**

par R. ROUCH<sup>1</sup>

Les deux nomocénoses d'Harpacticides, l'une hypogée, l'autre d'origine épigée qui vivent dans l'aquifère du Baget, paraissent former un seul peuplement équilibré mixte, dont la richesse et la diversité spécifiques offrent des valeurs stables et relativement élevées. Ces résultats servent de base à une discussion sur la façon dont le milieu souterrain a été colonisé et sur la diversité de son peuplement.

**The Baget karstic system. XII. The Harpacticoid community.  
On the interdependence of hypogeous and epigeous nomocenoses**

The epigeous and hypogeous nomocenoses of the Baget karstic system seem to form a single balanced community with a very constant and rather high species richness and diversity. Discussion on the origin of troglobites and diversity in a subterranean environment are discussed on the basis of these results.

Deux travaux récents (Rouch 1980 a et b) ont permis de définir les principales caractéristiques de la structure et de l'évolution des nomocénoses d'Harpacticides, hypogée et épigée, qui peuplent les eaux souterraines du système karstique du Baget dans les Pyrénées. Le fait que ces deux groupes d'origine différente coexistent au sein de l'aquifère pose le problème de savoir s'ils sont totalement indépendants l'un de l'autre ou, au contraire, en compétition.

**1. — LES DONNEES UTILISEES**

Les échantillons étudiés dans ce travail proviennent de filtrages réalisés à Las Hountas, exutoire pérenne du système, lors de 23 crues réparties sur la période allant du mois de janvier 1971 au mois d'octobre 1979. La liste des effectifs de la fraction épigée de ces échantillons figure *in* Rouch 1980 b. En ce qui concerne la fraction hypogée, seules les seize premières crues ont fait l'objet d'une étude détaillée

---

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

(Rouch 1980 a). C'est pourquoi, dans ce travail, ne sont indiqués que les effectifs des espèces troglobies relatifs aux crues 17 à 23 (tableau I).

TABLEAU I. — Liste des effectifs des espèces hypogées dans les échantillons récoltés lors des crues 17 à 23.

sp Crue	N. S	N. G	N. D	E. C	E. B	A. C	C. G	M. C	Total
17	920	25	1	175		1	282	10	1 414
18	267	12		71			98	2	450
19	413	18	2	65			109		607
20	649	28	4	123			262	8	1 074
21	499	23	3	113		1	229	5	873
22	449	33	6	98			168	2	756
23	105	5		16			35	1	162
Total	3 302	144	16	661		2	1 183	28	5 336

Toutes espèces rassemblées, ces 23 échantillons représentent un total de 58 784 individus.

## 2. — LA RICHESSE SPECIFIQUE

On sait que les eaux du Baget sont caractérisées par la présence de 21 espèces d'Harpacticides : 8 sont des formes troglobies : *Nitocrella subterranea*, *Nitocrella gracilis*, *Nitocrella delayi*, *Elaphoidella coiffaiti*, *Elaphoidella bouilloni*, *Antrocamptus catherinae*, *Ceuthonectes gallicus*, *Moraria catalana*. 13 espèces sont d'origine épigée : *Bryocamptus (Limocamptus) echinatus*, *B. zschokkei*, *B. pygmaeus*, *B. minutus*, *B. typhlops*, *Attheyella crassa*, *Moraria poppei*, *M. varica*, *M. pectinata*, *Paracamptus schmeili*, *Epactophanes richardi*, *Maraenobiotus vejdoskyi*, *Phyllognathopus viguieri*. 19 échantillons sur 23 possèdent 80 % au moins de ces 21 espèces ( $S > 17$ ), les 4 autres n'en présentent que 60 à 76 % ( $13 < S < 16$ ) (voir tableau II). Les 11 espèces les plus abondantes sont présentes dans tous les échantillons. Les 5 suivantes apparaissent dans 70 % au moins des relevés. Seules *Elaphoidella bouilloni* et *Antrocamptus catherinae* chez les espèces hypogées et *Moraria pectinata* chez les épigées, sont à la fois peu abondantes et peu fréquentes dans les récoltes réalisées.

TABLEAU II. — Caractéristiques des 23 échantillons. N : nombre d'individus récoltés. S : nombre d'espèces dans l'échantillon. H' : indice de diversité de Shannon-Weaver. J' : équitabilité. m : constante de Motomura. r : coefficient de corrélation. Dans la colonne relative aux crues, d indique les crues de début de cycle et r la présence d'un ruissellement de surface.

CYCLES	CRUES	N	S	H'	J'	MOTOMURA	
						m	r
1970-1971	1 d	3 786	17	2,196	0,537	0,637	0,991
	2 d	3 523	18	2,025	0,486	0,654	0,974
	3 d	2 874	18	2,333	0,560	0,659	0,971
	4	1776	15	2,532	0,648	0,631	0,978
1971-1972	5. d	7 168	20	2,596	0,601	0,662	0,992
	6	2 046	17	2,473	0,605	0,656	0,976
	7	1 803	17	2,517	0,616	0,665	0,975
	8 r	3 002	18	2,731	0,655	0,694	0,989
	9	706	13	2,468	0,667	0,627	0,991
1972-73	10 dr	1 998	19	2,837	0,668	0,691	0,996
	11 dr	4 464	19	2,828	0,666	0,695	0,987
	12 r	1 161	16	2,956	0,739	0,666	0,990
73-74	13 dr	3 776	18	2,814	0,675	0,682	0,997
	14 r	2 457	21	3,030	0,690	0,746	0,987
74-75	15 d	7 471	19	2,733	0,643	0,645	0,993
	16 r	1 604	19	3,033	0,714	0,699	0,993
75-76	17 dr	2 730	19	2 783	0,655	0,671	0,994
	18 r	836	18	3,004	0,720	0,710	0,992
1976-1977	19 dr	1 049	17	2,682	0,656	0,668	0,987
	20 dr	1 423	18	2,500	0,600	0,713	0,978
	21 r	1 397	19	2,871	0,676	0,721	0,989
	22 r	1 116	17	2,807	0,687	0,729	0,967
79-80	23 dr	618	13	2,550	0,689	0,678	0,981

Cette constance remarquable de la plupart des espèces rend la liaison entre la richesse spécifique et le nombre d'individus récoltés, exprimés respectivement par  $\log_2 S$  et  $(\log N)^2$ , non significative au seuil de 5 %, compte tenu de la confiance apportée sur  $r$  ( $r = 0,619$  avec 21 ddl, devrait être supérieur ou égal à 0,741).

### 3. — LA DIVERSITE SPECIFIQUE, L'EQUITABILITE

Les valeurs de l'indice de diversité de Shannon Weaver ( $H'$ ) relatives aux échantillons globaux (tableau II), sont comprises entre 2,025 et 3,033 bits. Elles ont pour valeur moyenne 2,665 et pour écart-type 0,264. L'équitabilité  $J'$  a pour valeurs extrêmes 0,486 et 0,739, pour moyenne 0,646 et pour écart-type 0,060. La corrélation entre  $H'$  et  $J'$  est très significative ( $r = 0,901$  pour 21 ddl). Celle entre  $H'$  et  $\log_2 S$  n'est pas significative ( $r = 0,344$  pour 21 ddl) ce qui montre, une fois encore, que les espèces les moins abondantes n'exercent qu'une faible influence sur les valeurs de  $H'$ . La taille des échantillons  $(\log N)^2$  ne joue pas sur les valeurs de  $H'$  ( $r = -0,178$  pour 21 ddl).

Le coefficient de variation de  $H'$  est égal à 9,90 %. Il est très inférieur à celui établi pour la fraction épigée (25,5 % *in* Rouch, 1980 b) et voisin de celui caractérisant la fraction hypogée (10 % *in* Rouch, 1980 a). L'information globale fournie par les crues paraît donc relativement stable.

Comme pour les fractions épigée et hypogée, les valeurs de la diversité ont été comparées selon qu'elles caractérisent :

- a) des crues de début de cycle (1, 2, 3, 5, 9, 10, 11, 13, 15, 17, 19, 20, 23) ou de fin de la période de hautes eaux (mars à mai) (4, 6, 7, 8, 12, 14, 16, 18, 21, 22) ;
- b) des crues sans ruissellement important (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 15) ou avec un ruissellement très abondant (8, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23).

Dans les deux cas, l'hypothèse nulle selon laquelle les deux groupes d'échantillons considérés ne diffèreraient pas, a été soumise au test de Fisher (rapport de la variance factorielle entre les groupes sur la variance résiduelle ou intra-groupes). Il existe une différence significative entre les valeurs des indices de diversité des crues de début de cycle ( $\bar{H}' = 2,565$ ) et celles de la fin de la période de hautes eaux ( $\bar{H}' = 2,795$ ) :  $F = 5,112$  pour  $F 5 \% = 4,325$  avec 1 et 21 ddl. La différence est très significative entre les valeurs des indices de diversité des crues sans ruissellement ( $\bar{H}' = 2,430$ ) et celles des crues avec ruissellement ( $\bar{H}' = 2,816$ ) :  $F = 23,875$  pour  $F 1 \% = 8,017$  pour 1 et 21 ddl.

L'hypothèse nulle selon laquelle les indices de diversité concernant les 9 crues où le ruissellement n'intervient pratiquement pas (groupe 1), les 7 crues de début de cycle (groupe 2) et les 7 autres plus tardives (groupe 3) qui sont, au contraire, affectées par un ruissellement important, appartiennent à un même ensemble a été également soumise au test de Fisher. Il existe une différence globale très significative entre ces 3 séries de données ( $F = 16,911$  avec  $F 1\% = 5,849$  pour 2 et 20 ddl) de même qu'entre les groupes 1 et 2 ( $F = 9,101$  avec  $F 1\% = 8,862$  pour 1 et 14 ddl) et 1 et 3 ( $F = 29,047$  avec  $F 1\% = 8,862$  pour 1 et 14 ddl). Les groupes 2 et 3 présentent une différence significative au seuil de 5 % ( $F = 8,831$  avec  $F 5\% = 4,747$  pour 1 et 12 ddl).

Ainsi, malgré sa stabilité apparente, le peuplement du Baget montre des variations significatives de sa diversité globale selon que le ruissellement intervient ou pas et que les échantillons proviennent du début ou de la fin de la période de hautes eaux. Ces variations vont dans le sens d'un accroissement de la diversité au fur et à mesure que les apports au sein du système augmentent, les phénomènes de dominance tendant à baisser légèrement.

Ces résultats sont en accord avec ceux concernant la fraction épigée du peuplement qui avaient montré le rôle prépondérant joué par le ruissellement de surface sur la diversité de celle-ci (Rouch 1980 b). En outre, ils intègrent un résultat relatif au peuplement hypogé. Celui-ci n'est pas directement influencé par le ruissellement de surface : il n'y a donc pas de différence significative entre les crues affectées ou non par ce ruissellement ( $F = 1,171$  avec  $F 1\% = 8,017$  pour 1 et 21 ddl). Cependant, il existe une différence très significative entre les crues de début de cycle et celles de la fin des hautes eaux ( $F = 15,096$  avec  $F 1\% = 8,017$  pour 1 et 21 ddl), les valeurs moyennes de  $H'$  pour les hypogés passant de 1,414 à 1,586. Ainsi serait confirmé le fait que les structures du peuplement hypogé sont affectées par les variations saisonnières que connaît le système du Baget (Rouch 1980 a).

#### 4. — LES DISTRIBUTIONS D'ABONDANCES ET LE RANG DES ESPECES

Etant le mieux adapté pour rendre compte de la structure du peuplement hypogé, le modèle de Motomura a été également appliqué aux 23 échantillons globaux issus de Las Hountas (voir *fig. 1* et tableau II). Selon la proposition de Inagaki (1967), il serait vérifié de façon approximative dans 7 cas ( $0,950 < r < 0,980$ ), de façon satisfaisante dans 6 cas ( $0,980 < r < 0,990$ ) et de façon rigoureuse dans 10 cas ( $r > 0,990$ ).

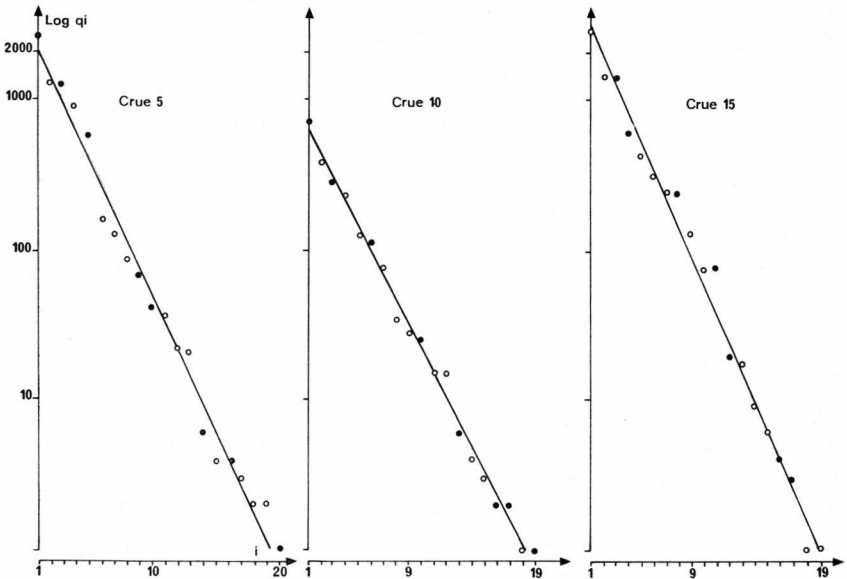


Fig. 1. — Droites de Motomura (modèle log-linéaire) relatives aux échantillons 5, 10 et 15. Cercles noirs : espèces hypogées. Cercles blancs : espèces épigées.

Les 15 échantillons correspondant aux crues 1, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18 et 19 sont caractérisés par une amélioration des valeurs du coefficient de corrélation par rapport à celles caractérisant les fractions hypogée et épigée de ces échantillons.

Les valeurs de  $m$  sont comprises entre 0,627 et 0,746 ; elles ont pour moyenne 0,678 et pour écart-type 0,032. Le coefficient de variation de  $m$  est extrêmement faible (4,71 %) comparé à celui des hypogées (13,01 %) et des épigées (11,01 %).

Le degré d'association des 23 échantillons en fonction du classement des espèces selon leur rang a été estimé à l'aide du coefficient de concordance de rang de Kendall. Ce coefficient a pour valeur 0,888 et l'hypothèse nulle que les rangs des espèces de ces échantillons sont indépendants doit être rejetée ( $\chi^2 = 408,4$  et  $\chi^2_{0,001} = 45,32$  pour 20 ddl).

## 5. — SUR L'EXISTENCE D'UN PEUPEMENT EQUILIBRE MIXTE

Puisque chaque échantillon global peut être ajusté à une structure log-linéaire, il semble que les deux nomocénoses précédemment reconnues constituent un nouveau peuplement équilibré mixte.

En effet, le fait qu'un ensemble d'espèces soit organisé en une struc-

ture unique implique, selon Daget, Lecordier et Lévêque (1973), qu'elles forment une association soumise aux mêmes facteurs biotiques et abiotiques, leur hiérarchisation résultant d'une concurrence interspécifique.

Inversement, dans un milieu donné, la mise en évidence de plusieurs structures log-linéaires au sein d'un même groupe prouverait l'existence de nomocénoses indépendantes. C'est ainsi que Boucher (1979) observant deux relations log-linéaires dans le peuplement par des Nématodes de sédiments infra-littoraux, en déduit que ces Nématodes n'occupent pas la même niche écologique et qu'ils ne sont pas en concurrence. Dinet (1980), à partir de données pondérales, remarque également une double distribution des Nématodes de l'étage abyssal qu'il attribue à l'existence de deux microbiotopes distincts. Castel (1980) a montré que, dans le système lagunaire du bassin d'Arcachon, l'immigration de Copépodes due à des apports marins, se traduit par une distribution log-linéaire très différente de celle relative au peuplement autochtone. Dans les trois exemples cités ci-dessus, la distinction de plusieurs nomocénoses dans un même habitat résulte du fait que leurs effectifs sont très différents (l'espèce la moins abondante d'une nomocénose ayant un effectif supérieur à celui de l'espèce dominante de l'autre nomocénose) et que chacune d'entre elles a une loi de distribution différente.

On sait que le peuplement en Harpacticides de l'aquifère du Baget comprend deux contingents d'espèces n'ayant pas la même origine et qui, considérés séparément, ont une constante  $m$  qui diffère sensiblement :  $m = 0,581$  pour les épigés et  $\bar{m} = 0,313$  pour les hypogés.

Que ces deux contingents puissent créer une structure unique pose donc un problème. En fait, il convient de revenir sur la façon dont est appréciée la validité du modèle de Motomura.

Le test de  $\chi^2$  étant très sensible à la taille des échantillons est rarement utilisé ; c'est pourquoi la plupart des auteurs se bornent à tester l'ajustement à la loi de distribution à l'aide des valeurs du coefficient de corrélation linéaire. Or, ces dernières permettent uniquement de juger la façon dont les logarithmes des effectifs sont alignés lorsque les espèces sont classées selon leur rang d'abondance et non pas de vérifier que les intervalles entre ces logarithmes sont égaux comme ce doit être le cas pour une progression géométrique. Ainsi, en se fondant sur le coefficient de corrélation, teste-t-on une hypothèse moins contraignante, à savoir que les logarithmes des effectifs sont uniformément répartis sur un intervalle compris entre le logarithme des effectifs de l'espèce la plus rare et celui de l'espèce la plus abondante. De ce fait, si l'on mélange deux « populations » différentes, à condition que leurs effectifs maximum et minimum soient du même ordre de grandeur et qu'elles obéissent toutes deux à la propriété d'uniforme

répartition des logarithmes des effectifs, les éléments de ces deux populations vont être répartis sur un même intervalle et approximativement alignés. C'est ce que l'on observe pour les échantillons obtenus à Las Houtas (fig. 2). En effet, que ce soit pour les espèces épigées

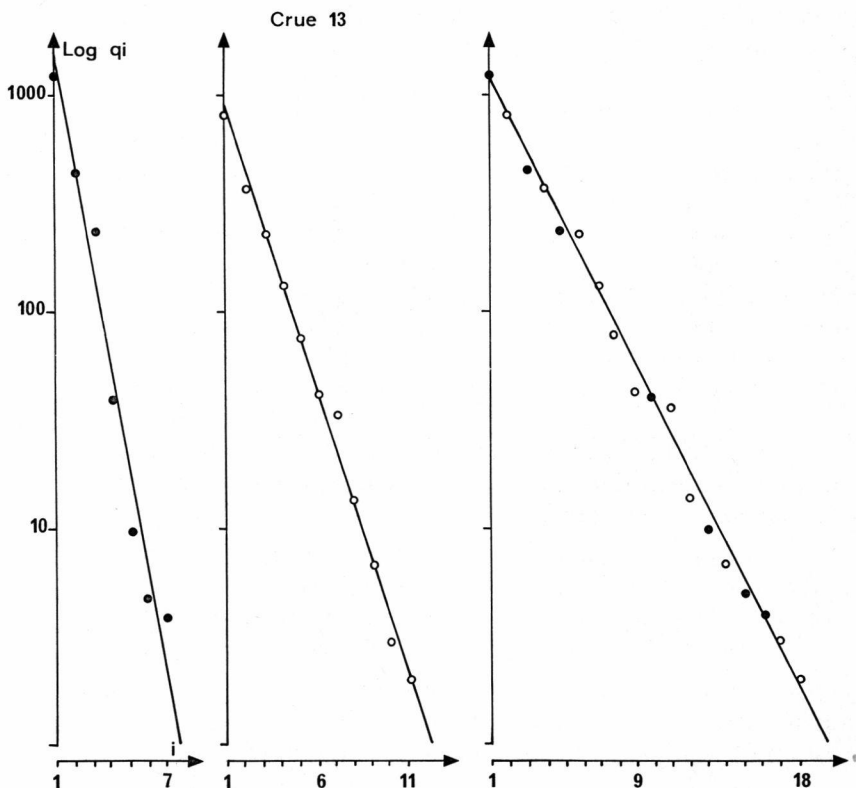


FIG. 2. — Droites de Motomura relatives à l'échantillon 13. Pour la fraction hypogée (cercles noirs)  $m = 0,348$  et  $r = 0,983$ . Pour la fraction épigée (cercles blancs)  $m = 0,552$  et  $r = 0,996$ . Pour l'échantillon global  $m = 0,682$  et  $r = 0,997$ .

ou hypogées, la borne inférieure des intervalles représentée par les espèces les plus rares est en général inférieure à 10 individus, la borne supérieure ne dépassant généralement pas 1 500 individus. Ainsi, l'intervalle sur lequel se répartissent ces espèces est-il sensiblement le même : les fractions hypogée et épigée du peuplement sont donc du même ordre de grandeur. Quelle hypothèse peut être formulée à ce sujet ? On sait que la fraction épigée (Rouch 1980 b) présente une évolution cyclique se traduisant notamment par le développement de certaines espèces telle *Bryocamptus (L.) echinatus* et par un abaissement de la diversité pendant la période de basses eaux : il existe donc

une modification profonde du signal d'entrée. Il semble que cette réorganisation a non seulement trait aux relations interspécifiques des formes épigées, mais qu'elle s'exerce également dans le sens d'une régulation des densités entre les catégories épigée et hypogée. C'est ce que l'on peut logiquement déduire du fait de la linéarité des logarithmes des effectifs.

Un autre point doit être souligné. Daget (1976) a insisté sur le fait qu'une nomocénose log-linéaire est entièrement déterminée par la constante  $m$  qui caractérise les potentialités du milieu. Dans un environnement stable, ce paramètre doit donc être relativement constant même si les « espèces constituantes (de la nomocénose) peuvent changer de rang et, à la limite, disparaître momentanément » (Daget, *loc. cit.*, p. 71). Comme on l'a vu, les variations de  $m$  concernant la totalité du peuplement sont faibles (coefficient de variation = 4,71 %) et très inférieures à celles de chacune des fractions considérée séparément.

Tous ces éléments concourent donc à reconnaître que les Harpacticides de l'aquifère du Baget constituent un peuplement équilibré mixte, dont toutes les espèces sont interdépendantes et, par conséquent, en concurrence.

## 6. — DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans l'approche globale qui a été retenue pour analyser le peuplement par les Harpacticides du système karstique du Baget, chaque échantillon obtenu lors de l'expulsion des animaux au moment des crues, peut être considéré comme une information fournie par ce système sur l'état de son peuplement.

Ces échantillons sont caractérisés par la constance de leur composition taxinomique, une diversité et une équitabilité supérieures à celles qui caractérisent chacune de leurs deux composantes, épigée et hypogée. La diversité, apparemment stable, est néanmoins soumise à des variations cycliques, ses valeurs augmentant légèrement mais significativement à la fin de la période de hautes eaux. En outre, chaque échantillon peut être ajusté au modèle de Motomura, le rang des espèces variant très peu dans le temps. L'ensemble de ces caractères incite à penser que les nomocénoses épigée et hypogée constituent un nouveau peuplement équilibré mixte dont les différentes espèces sont interdépendantes.

Ainsi, l'image actuelle du peuplement par les Harpacticides d'un système karstique fonctionnel ne peut être limitée aux seules espèces troglobies qui le colonisent ; il faut, au contraire, concevoir cette image à travers l'ensemble des espèces qui, indépendamment de leur origine, participent à l'exploitation de ce milieu.

Ces résultats impliquent un certain nombre de conséquences quant à l'origine et la diversité de la faune souterraine.

### a) Sur l'origine du peuplement du milieu souterrain

La plupart des auteurs (voir, entre autres, les travaux synthétiques de Racovitza 1907, Chappuis 1927, Jeannel 1943, Delamare Deboutteville 1960, Poulson 1964, Vandel 1964, Barr 1968, Poulson et White 1969, Delamare Deboutteville et Botosaneanu 1970, Ginet et Decou 1977) s'accordent pour reconnaître que beaucoup de troglobies sont des relictés qui n'ont survécu aux grands bouleversements climatiques et géologiques, que dans l'environnement stable représenté par le milieu souterrain. La présence, sous terre, de nombreuses espèces qui n'ont plus, sous les mêmes latitudes, de proches parents en surface, rend le fait incontestable. Ce qui est plus contestable, c'est l'hypothèse assez souvent exprimée selon laquelle la pénétration du milieu souterrain se serait faite sous la pression de ces changements, climatiques notamment ; dans l'impossibilité de vivre dans un milieu devenu trop rigoureux, les animaux auraient émigré en profondeur pour y trouver refuge. Or, la plupart de ces grands bouleversements se font à l'échelle des temps géologiques, donc très progressivement par rapport à celle de la vie des individus. Dans ces conditions, il est difficile d'imaginer que des animaux, à un instant donné, aient choisi, pour survivre, d'émigrer dans un milieu totalement nouveau pour eux, soit parce que leur environnement était devenu trop rigoureux, soit parce qu'ils « prévoyaient » qu'il allait le devenir. En effet, dans ce cas, la migration ne consiste pas en un déplacement progressif destiné à suivre des conditions de vie favorables ; il s'agit d'un véritable saut dans l'inconnu.

Il semble donc difficile de voir dans des bouleversements comme les glaciations du Pléistocène, l'événement qui va déclencher la colonisation du milieu souterrain. Il faut d'ailleurs rappeler que des régions comme les pays tropicaux qui n'ont jamais été soumises aux glaciations n'en sont pas moins riches en formes troglobies. Danielopol, à propos de l'histoire des genres d'Ostracodes *Darwinula* (1980 a) et *Candonopsis* (1980 b) a excellemment discuté et montré les limites du « modèle refuge » tel qu'il fut exposé par Chappuis (1927, 1953) et Stammer (1936).

De la même façon, il est difficile d'imaginer que c'est au moment où les mers se sont retirées que des formes marines se sont adaptées, pour survivre, aux conditions de vie en eau douce souterraine.

C'est pourquoi, peut-on plus simplement penser que, à toutes les époques et en tous lieux, quel que soit le climat, le milieu souterrain a représenté et représente encore un milieu de vie potentiel pour un certain nombre d'espèces, soit parce que leurs caractéristiques en font

des ubiquistes, soit parce qu'elles présentent un certain nombre de caractères favorisant la vie sous terre. Si l'on se réfère aux seuls Crustacés, les données sont nombreuses (voir notamment Danielopol 1980 a pour les Ostracodes, Schminke 1974 pour les Syncarides, Stock 1976 pour les Thermosbaenacés, Birstein et Ljovuschkin 1965, Coineau 1971, Stock 1977 pour les Microparasellides, Hubault 1938 pour les Spheromiens, Magniez 1976 pour les Stenasellidae, Stock 1979 pour les Ingolfiellidae, Holsinger 1978 pour les Stygobromidae) qui permettent de penser que la colonisation du milieu souterrain s'est faite à toutes les époques.

C'est ce que l'on observe sous nos latitudes tempérées où les troglobies actuels appartiennent à des lignées qui ont pénétré sous terre à des époques très différentes depuis la fin du Paléozoïque jusqu'au Pléistocène. En ce sens, chaque époque avec la faune qui lui est attachée est génératrice de troglobies en puissance.

Un autre point vaut d'être discuté dans la notion de refuge, si l'on considère les glaciations du Pléistocène. Comme Racovitza 1907, Jeannel 1943, Chappuis et Delamare Deboutteville 1957 l'ont déjà souligné, on peut penser que, le plus souvent, les glaciations ont « eu pour résultat la destruction des faunes cavernicoles » (Jeannel, *loc. cit.*, p. 305). En effet, rien ne permet d'estimer que le milieu souterrain n'a pas été affecté par les glaciations quaternaires : on sait que les espèces troglobies sont très mal représentées dans les régions septentrionales. Elles ont été certainement très diminuées qualitativement et quantitativement dans les zones plus méridionales.

C'est pourquoi, plutôt que d'envisager les glaciations du Pléistocène comme un facteur favorisant la colonisation du milieu souterrain, il conviendrait peut être davantage de les considérer comme un crible très sélectif au travers des mailles duquel seules certaines espèces vivant dans le milieu souterrain seraient passées.

De façon plus générale, on peut considérer que les périodes de bouleversements climatiques ou géologiques vont se traduire, là où elles interviennent, par une diminution voire une disparition de la faune que ce soit en surface ou en profondeur. Lors du repeuplement de la surface, pendant les périodes de stabilité, de nouvelles vagues de colonisateurs potentiels peuvent alors tenter d'occuper le milieu souterrain.

Si, dans le système du Baget, les Harpacticides hypogés et épigés forment une seule nomocénose, alors il faut admettre que les espèces troglobies ayant survécu aux glaciations quaternaires n'occupent pas toutes les niches disponibles et qu'un contingent d'espèces épigées tente de coloniser ces niches.

Daget (*in litteris*) suggère à ce propos que, plutôt que de concevoir des niches ayant une existence propre, indépendamment des espèces

qui les occupent ou non, on peut envisager qu'une niche n'existe qu'à partir du moment où une espèce l'occupe. « Le nombre de niches d'un milieu serait égal à la richesse spécifique de ce milieu qui ne serait pas limitée. Par le jeu des immigrations ou des introductions (processus rapide) et des spéciations ou différenciations de populations sur place (processus lent), la richesse spécifique tendrait toujours à augmenter jusqu'à ce qu'une catastrophe (comme les glaciations) vienne la ramener à une valeur faible. »

Ainsi peut-on penser que le milieu souterrain des zones tempérées doit être considéré comme n'étant pas saturé, si l'on n'envisage que les seules formes troglobies.

A l'heure actuelle, nous serions dans une phase de colonisation de ce milieu par une faune post-glaciaire qui, ayant occupé les différents biotopes de la surface, envoie certains de ses éléments sous terre. Rien n'indique que cette colonisation se fasse sous la pression d'un quelconque événement actuel ou à venir. C'est pourquoi, davantage que la notion de refuge, celle de milieu conservateur de formes relictives (terme également utilisé par Delamare Deboutteville 1960 et Delamare Deboutteville et Botosaneanu 1970) paraît convenir davantage aux biotopes souterrains (Rouch 1980 a).

### **b) La diversité dans le milieu souterrain**

La saturation en espèces du milieu souterrain constituerait donc un processus à long terme, fondé sur l'équilibre entre l'immigration et l'extinction des espèces, conformément au modèle théorique sur le peuplement des îles développé par MacArthur et Wilson (1967) et appliqué aux grottes par Culver (1970, 1971).

Sur le Baget, cet équilibre entre les formes les plus anciennes et les néo-colonisateurs de l'aquifère se traduit par des valeurs de l'indice de Shannon-Weaver qui sont de l'ordre de 2,6 bits. Elles sont comparables à ce qui a été rapporté pour des milieux marins de faibles profondeurs : 2 à 2,5 pour des fonds vaseux (Marcotte et Coull 1974) ; 2,3 pour des sables coralliaires (Hartzband et Hummon 1974) ; 2,0 à 2,5 pour des peuplements d'algues (Hicks, 1980) ; elles sont supérieures à celles enregistrées dans des sables grossiers : 1,5 (Coull et Fleeger 1977, Ivester 1980, Fleeger 1980).

Un tel résultat est en contradiction apparente avec le fait que le milieu souterrain étant plutôt contraignant, il devrait être peu diversifié. On retrouve ainsi, toute proportion gardée, le même paradoxe que celui soulevé par Hessler et Sanders (1967), lorsqu'ils ont montré que les grands fonds océaniques, malgré une nourriture peu abondante, étaient parmi les milieux marins les plus diversifiés. C'est ainsi que Coull (1972) indique une valeur de  $H'$  atteignant 4,54 bits pour des Harpacticides récoltés à 3 000 m de profondeur. Comme le remar-

quent Hessler et Jumars (1974) : « the high diversity of the fauna combined with the low food level contradicts theories that relate diversity directly with productivity ».

Il apparaît donc clairement que si l'abondance des ressources nutritives intervient directement sur la densité, elle aurait un impact beaucoup moins important sur la diversité des milieux stables et prévisibles.

REMERCIEMENTS. — Je remercie A. Descouens pour l'aide qu'elle m'a apportée lors de la récolte du matériel ; elle en a assuré le tri et a réalisé les dessins définitifs de cette note. Je remercie également A. Carlier du laboratoire de Statistique de l'Université Paul-Sabatier à Toulouse pour ses nombreux conseils ainsi que J. Daget, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, pour les remarques judicieuses dont il m'a fait bénéficier.

#### TRAVAUX CITÉS

- BARR (T. C.). 1968. — Cave ecology and the evolution of Troglodites. *In* Evolutionary Biology, 2, North Holland publishing Company, Amsterdam, p. 35-102.
- BIRSTEIN (J. A.) et LJOVUSCHKIN (S. I.). 1965. — Faune des eaux souterraines saumâtres de l'Asie Centrale. *Int. Journ. Speleol.*, 1 : 307-320.
- BOUCHER (G.). 1979. — Les Nématodes libres des sables fins infralittoraux. Thèse Univ. Paris-Sud, 236 p.
- CASTEL (J.). 1980. — Description des peuplements de Copépodes méiobenthiques dans un système lagunaire du bassin d'Arcachon. Utilisation de modèles de distributions d'abondance. *Cah. Biol. mar.*, 21 : 73-89.
- CHAPPUIS (P. A.). 1927. — Die Tierwelt der Unterirdischen Gewässer. Die Binnengewässer, Stuttgart, 175 p.
- CHAPPUIS (P. A.). 1953. — Sur certaines reliques marines dans les eaux souterraines. 1<sup>er</sup> Congrès int. Spéléol., 3 : 47-53.
- CHAPPUIS (P. A.) et DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.). 1957. — Recherches sur la faune interstitielle littorale du lac Érié. Le problème des glaciations quaternaires. *Vie et Milieu*, 8 : 366-376.
- COINEAU (N.). 1971. — Les Isopodes interstitiels. Documents sur leur écologie et leur biologie. *Mém. Mus. Nat. Hist. nat.*, 64 : 1-170.
- COULL (B. C.). 1972. — Species diversity and faunal affinities of meiobenthic Copepoda in the deep sea. *Mar. Biol.*, 14 : 48-51.
- COULL (B. C.) et FLEEGER (J. W.). 1977. — Long-term temporal variation and community dynamics of meiobenthic copepoda. *Ecology*, 58 : 1136-1143.
- CULVER (D. C.). 1970. — Analysis of simple cave communities. I. Caves as islands. *Evolution*, 24 : 463-474.
- CULVER (D. C.). 1971. — Caves as archipelagoes. *Bull. Natl. Speleol. Soc.*, 33 : 97-100.
- DAGET (J.). 1976. — Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 172 p.
- DAGET (J.), LECORDIER (C.) et LÉVÉQUE (C.). 1973. — Notion de nomocénose : ses applications en écologie. *Bull. Soc. Ecol.*, 3 : 448-462.
- DANIELOPOL (D. L.). 1980 a. — An essay to assess the age of the freshwater interstitial ostracods of Europe. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 50 (2) : 243-291.
- DANIELOPOL (D. L.). 1980 b. — Sur deux espèces hypogées du genre *Candonopsis* (Ostracoda, Candoninae) du Sud de la France et de Cuba. *Vie et Milieu* (sous presse).
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.). 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann, Paris, 740 p.

- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.) et BOTOSANEANU (L.). 1970. — Formes primitives vivantes. Hermann, Paris, 232 p.
- DINET (A.). 1980. — Répartition quantitative et écologie du méiobenthos de la plaine abyssale atlantique. Thèse Univ. Aix-Marseille, 180 p.
- FLEEGER (J. W.). 1980. — Community structure of an estuarine meiobenthic Copepod assemblage. *Estu. Coast. Mar. Sci.*, 10 : 107-118.
- GINET (R.) et DECOU (V.). 1977. — Initiation à la biologie et à l'écologie souterraines. Delarge, Paris, 345 p.
- HARTZBAND (D. J.) et HUMMON (W. D.). 1974. — Sub-community structure in subtidal meiobenthic Harpacticoida. *Oecologia*, 14 : 37-51.
- HESSLER (R. R.) et SANDERS (H. L.). 1967. — Faunal diversity in the deep sea. *Deep-Sea Res.*, 14 : 65-78.
- HESSLER (R. R.) et JUMARS (P. A.). 1974. — Abyssal community analysis from replicate box cores in the central North Pacific. *Deep-Sea Res.*, 21 : 185-209.
- HICKS (G. R.). 1980. — Structure of phytal Harpacticoid Copepod assemblages and the influence of habitat complexity and turbidity. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 44 : 157-192.
- HOLSINGER (J. R.). 1978. — Systematics of the subterranean Amphipod genus *Stygobromus* (Crangonyctidae), Part II : Species of the Eastern United States. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 266 : 1-144.
- HUBAULT (E.). 1938. — *Sphaeromicola sphaeromicola*, nov. sp., commensal de *Sphaeromides virei* Valle, en Istrie et considérations sur l'origine de diverses espèces cavernicoles périméditerranéennes. *Archiv. Zool. expér. gén.*, 80 : 11-24.
- IVESTER (M. S.). 1980. — The distribution of meiobenthic Copepods along a sediment gradient : factor and niche analyses. *Bull. mar. Sci.*, 30 : 634-645.
- JEANNEL (R.). 1943. — Les fossiles vivants des cavernes. Gallimard, Paris, 321 p.
- MAC ARTHUR (R. H.) et WILSON (E. O.). 1967. — The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press., 203 p.
- MAGNIEZ (G.). 1976. — Contribution à la connaissance de la biologie des Stenaselidae. Thèse Univ. Dijon, 287 p.
- MARCOTTE (B. M.) et COULL (B. C.). 1974. — Pollution, diversity and meiobenthic communities in the North Adriatic (Bay of Piran, Yugoslavia). *Vie et Milieu*, 24 B : 281-300.
- RACOVITZA (E. G.). 1907. — Essai sur les problèmes biospéologiques. *Biospéologica, Archiv. Zool. expér. gén.*, 6 : 371-488.
- ROUCH (R.). 1980 a. — Le système karstique du Baget. X. La communauté des Harpacticides. Richesse spécifique, diversité et structures d'abondances de la nomocénose hypogée. *Annl. Limnol.*, 16 (1) : 1-20.
- ROUCH (R.). 1980 b. — Le système karstique du Baget. XI. La communauté des Harpacticides. Sur l'évolution de la nomocénose épigée au sein de l'aquifère. *Annl. Limnol.*, 16 (3) : 299-314.
- SCHMINKE (H. K.). 1974. — Mesozoic intercontinental relationship as evidenced by Bathynellid Crustacea (Syncarida : Malacostraca). *Syst. Zool.*, 23 : 157-164.
- STAMMER (H. J.). 1936. — Alter und Herkunft der Tierwelt der Höhlengewässer Europas. C. R. 12<sup>e</sup> Congrès int. Zool., Lisbonne, p. 1051-1056.
- STOCK (J. H.). 1976. — A new genus and two new species of the crustacean order Thermosbaenacea from the West Indies. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 46 (1) : 47-70.
- STOCK (J. H.). 1977. — Microparasellidae (Isopoda, Asellota) from Bonaire. *Stud. Fauna Curaçao*, 51 : 69-91.
- STOCK (J. H.). 1979. — New data on taxonomy and zoogeography of Ingolfiellid Crustacea. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 49 (1) : 81-96.
- VANDEL (A.). 1964. — Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles. Gauthier-Villars, Paris, 619 p.