



**HAL**  
open science

**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**

R Rouch

► **To cite this version:**

R Rouch. 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 / Life & Environment*, 1980, 30, pp.229 - 241. hal-03008372

**HAL Id: hal-03008372**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03008372v1>**

Submitted on 16 Nov 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# 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

**R. ROUCH**

*Laboratoire Souterrain,  
CNRS - Moulis - 09200 Saint-Girons*

DÉRIVE  
HARPACTICIDES  
STRUCTURES D'ABONDANCES  
DIVERSITÉ

**RÉSUMÉ.** - 16 échantillons de dérive ont été récoltés entre novembre 1975 et mai 1978 dans un ruisseau temporaire de surface qui alimente le karst noyé du système du Baget (Ariège, France). Ces échantillons sont caractérisés par la constance de leur richesse spécifique; au contraire, les fréquences relatives des espèces sont très variables dans le temps, dépendant notamment de facteurs climatiques et, à un degré moindre, de l'importance du ruissellement. Malgré leur hétérogénéité, ces échantillons montrent une diversité et des structures d'abondances relativement stables dans le temps qui prouvent l'existence d'une nomocénose au niveau de l'aire d'alimentation de ce système. Ces résultats sont discutés dans le cadre d'une définition rationnelle de l'écosystème karstique.

**ABSTRACT.** - From november 1975 to may 1978, 16 drift samples have been gathered from an intermittent stream which supplies the saturated zone of the Baget karstic system (Ariège, France). These samples are characterized by a constant species richness; on the contrary, the proportions of each species change with time, depending mainly on climatic factors, and secundarily on the quantity of runoff. Despite that heterogeneity, diversity and abundance distributions of these samples are very stable. These results are discussed in search of rational definition of the karstic ecosystem.

La présence de nombreuses espèces d'Harpacticides d'origine épigée au sein des eaux souterraines du système karstique du Baget (Rouch et Bonnet, 1976 a et b, 1977) conduisait à étudier les modalités selon lesquelles ces Copépodes envahissent la zone noyée de cet aquifère karstique. Le ruissellement de surface joue un rôle fondamental dans ces apports vers la profondeur (Rouch, 1979). En effet, il prend naissance sur des zones imperméables et non karstifiées de l'aire d'alimentation du système où les eaux superficielles déterminent de nombreux habitats pour les espèces aquatiques épigées, au contraire des zones karstifiées. Après de forts épisodes

pluvieux, le ruissellement croît notablement et, après avoir lessivé les biotopes de surface, entraîne par le biais d'une perte massive, un important matériel exogène vers la profondeur.

La dérive des Harpacticides, au sein de ce ruissellement temporaire, diffère sensiblement de celle qui a été observée dans les cours d'eau pérennes. Il s'agit d'un phénomène structuré qui, par son déroulement, rappelle ceux mis en évidence pour les transports solides dans les eaux continentales. Sur le Baget, 7 à 14 millions d'individus seraient ainsi introduits à l'intérieur du karst lors de chaque cycle hydrologique.

Le présent travail, qui fait suite à l'étude des modalités de cette dérive, traite plus particulièrement des caractéristiques des échantillons récoltés, tant du point de vue de leur composition que de leur structure.

## I. DONNÉES UTILISÉES

Nous ne reviendrons pas ici sur les techniques de récolte employées, ni sur les valeurs de la densité de dérive et de la dérive totale observées au niveau de la station P<sub>3</sub> située 200 m en amont de la perte de La Peyrère; elles ont été déjà indiquées (Rouch, 1979). Seules figurent donc (Tabl. I), les listes d'effectifs correspondant aux 14 crues étudiées dans ce précédent travail (numérotées alors comme ici de 3 à 16), auxquelles ont été ajoutés les résultats relatifs à deux crues (la 1 et la 2) pour lesquelles les données sur le volume filtré faisaient défaut. Ces listes représentent donc un résultat global puisqu'elles donnent, espèce par espèce, les effectifs cumulés des différents échantillons prélevés au cours d'une même crue. Ainsi la liste concernant la crue 3 correspond à la somme de cinq échantillons du 15 mars 1976 et de 7 échantillons du 16 mars 1976 (le nombre d'individus capturés pour chacun de ces 12 prélèvements est indiqué in Rouch, 1979).

De ce fait, la taille des effectifs de ces 16 échantillons est extrêmement variable puisqu'elle dépend à la fois des densités de dérive observées (1 individu par m<sup>3</sup> pour la plus faible, 133 individus par m<sup>3</sup> pour la plus élevée), de la durée des prélèvements et de leur nombre selon que la crue a été suivie pendant un ou plusieurs jours.

## II. RICHESSE SPÉCIFIQUE DES ÉCHANTILLONS

Le matériel de dérive comprend 19 espèces d'Harpacticides, d'origine fort différente, puisque les unes sont hypogées et les autres épigées.

### a) Espèces hypogées

Elles sont au nombre de 6 : *Nitocrella subterranea*, *Nitocrella gracilis*, *Elaphoidella coiffaiti*, *Elaphoidella bouilloni*, *Ceuthonectes gallicus* et *Moraria catalana*. Parmi les huit espèces hypogées mises en évidence sur le système de Baget, seules deux d'entre elles font défaut, *Antrocamptus catherinae* et *Nitocrella delayi*.

Ces espèces hypogées ont vraisemblablement pour origine l'aquifère épikarstique drainé par la Source de Gers; celle-ci alimente un petit ruisseau qui, au niveau de La Hille (carte in Rouch, 1979), rejoint en période de crue les écoulements issus de Lachein et de Cayssau pour former un tronç commun qui se perd au niveau de la perte de La Peyrère.

Au total, ces espèces hypogées ne représentent qu'une faible partie du transit global observé en amont de la perte puisqu'elles ne constituent que 1,69% des individus capturés.

Elles participent pour moins de 2% dans la dérive de 10 crues sur 16, et entre 2 et 3,5% pour 4 autres. Seules les crues 1 et 4 (6,34% et 7,85%) indiquent que leur présence peut être non négligeable.

Tabl. I. - Liste des effectifs des crues 1 à 16.  
List of the standing crop of the floods 1 to 16.

Espèces	Crues																Total
	1 19/11 1975	2 14-15/02 1976	3 15-16/03 1976	4 07/04 1976	5 23-24/04 1976	6 28-30/04 1976	7 11-14/05 1976	8 18/10 1976	9 03-04/12 1976	10 12-15/04 1977	11 18-19/04 1977	12 04-06/05 1977	13 29-30/06 1977	14 03-04/02 1978	15 30-31/03 1978	16 02-03/05 1978	
<i>N. subterranea</i>	10	1	1	1	10	5	9	2	2	5	3	5	16	5	3	4	82
<i>N. gracilis</i>					1		1										2
<i>E. coiffaiti</i>		2	11	4	2	9	4	2	1	7	8	3	2	12		1	68
<i>E. bouilloni</i>	2		1		1	1	3	2		1		2		7	4		24
<i>C. gallicus</i>	3	1	6	1	6	5	2	3	2	7		1	11	8	4	4	64
<i>M. catalana</i>	17	13	22	131	10	16	7	6	18	18	5	2	92	18	12		392
Total	32 6,34%	17 2,63%	41 2,55%	137 7,85%	30 1,77%	36 1,41%	26 1,08%	15 3,13%	23 2,47%	38 1,24%	16 0,73%	16 0,76%	31 1,02%	124 1,30%	29 1,16%	21 0,89%	632 1,69%
<i>L. echinatus</i>	86	120	55	11	521	426	162	13	166	380	43	127	57	1847	261	136	4411
<i>B. zschokkei</i>	174	245	1052	805	635	818	1208	25	165	1010	895	509	1408	3560	1005	1033	14547
<i>B. pygmaeus</i>	64	78	146	228	203	650	596	14	51	528	201	434	872	1382	721	839	7007
<i>B. minutus</i>	4	5	4	6	28	51	46	2	11	8	6	5	50	166	22	10	424
<i>B. typhlops</i>	31	9	19	16	49	111	55	36	14	51	15	41	123	142	105	135	952
<i>A. crassa</i>	24	2	2	3	57	32	18	12	9	18	6	29	25	53	25	11	326
<i>M. poppei</i>	8	4	3	9	43	54	36	15	29	74	11	55	49	147	51	32	620
<i>M. varica</i>	24	17	91	369	74	199	125	60	45	376	454	267	164	521	117	83	2986
<i>M. pectinata</i>						2					2	1		11			16
<i>P. schmeili</i>	2		1	2	3	3		1	1	1		1	2	5	4		26
<i>E. richardi</i>	23	11	20	17	17	51	18	174	94	270	354	513	227	190	39	21	2039
<i>M. vejovskiyi</i>	27	138	167	139	128	107	96	95	317	290	162	89	3	1353	99	12	3122
<i>P. viguieri</i>	5		2	3	1	11	3	17	4	4	8	10	7	16	7	6	104
Total	472 93,65%	629 97,36%	1562 97,44%	1608 92,14%	1659 98,22%	2515 98,58%	2363 98,91%	464 96,86%	906 97,52%	3012 98,75%	2156 99,26%	2080 99,23%	2987 98,97%	9393 98,69%	2456 98,83%	2318 99,10%	36580 98,30%

b) *Espèces épigées*

Elles sont au nombre de 13 : *Bryocamptus (L.) echinatus*, *Bryocamptus zschokkei*, *Bryocamptus pygmaeus*, *Bryocamptus minutus*, *Bryocamptus typhlops*, *Attheyella crassa*, *Moraria poppei*, *Moraria varica*, *Moraria pectinata*, *Paracamptus schmeili*, *Epactophanes richardi*, *Maraenobiotus vej dovskiyi* et *Phyllognathopus viguieri* et représentent 98,30% du matériel de dérive capturé.

Ce sont là les 13 espèces qui ont été dénombrées au niveau des différents exutoires du système situés en aval de la perte de la Peyrière (Rouch et Bonnet, 1976 a et b, 1977).

## III. CONSTANCE DES ESPÈCES

La quasi-totalité de la dérive étant assurée par des espèces épigées issues de biotopes subaériens, seules ces dernières seront prises désormais en considération.

Parmi les 13 espèces dénombrées en P<sub>3</sub>, 10 sont présentes dans tous les échantillons bien qu'existent parmi elles des formes toujours peu abondantes comme *B. minutus*, *A. crassa* et *P. poppei* qui constituent, le plus souvent, moins de 2% du transit observé lors de chaque crue. *P. viguieri*, récolté lors de 15 crues sur 16, dépasse à deux reprises seulement 1% du matériel capturé. *Paracamptus schmeili*, présent dans 12 crues sur 16, demeure toujours inférieur à 0,5% du total des individus dénombrés. Ces deux espèces peuvent néanmoins être considérées comme constantes.

Seule *Moraria pectinata* est vraiment rare puisqu'elle n'apparaît que dans 25% des échantillons et que, dans ces cas-là, elle demeure toujours très peu abondante. Au total, trois crues ont fourni les 13 espèces, 10 crues 12 espèces, 2 crues 11 espèces et une crue 10 espèces seulement.

Dans le tableau II ont été rassemblés, pour chaque crue, le débit maximal ainsi que le nombre d'individus et d'espèces capturés. On peut constater (Fig. 1) qu'il n'existe pas de bonne corrélation entre la richesse en espèces et la taille des échantillons ou l'importance du

ruissellement. Quelle que soit l'ampleur de la crue, le nombre d'espèces récoltées est pratiquement constant dès lors que la taille des échantillons est de l'ordre de 500 individus. Bien que les densités de dérive observées (Rouch, 1979) soient très variables d'un jour à l'autre, d'une crue à l'autre, elles ne jouent donc aucun rôle dans la richesse observée.

Ainsi, quelles que soient les modalités qui l'affectent, le ruissellement de surface étudié est caractérisé par la constance de l'information qu'il fournit sur le plan taxinomique.

## IV. AFFINITÉS ENTRE LES DIFFÉRENTS ÉCHANTILLONS

Alors que les échantillons recueillis traduisent une grande uniformité taxinomique, il n'en est pas de même en ce qui concerne la fréquence relative des différentes espèces qui les composent; en effet, le pourcentage de certaines d'entre elles varie largement dans le temps.

On peut distinguer globalement les espèces qui demeurent toujours peu abondantes (*B. minutus*, *B. typhlops*, *A. crassa*, *M. poppei*, *P. viguieri*, *M. pectinata*, *P. schmeili*) de celles qui, à un moment ou à un autre, représentent un fort pourcentage du matériel de dérive : *L. echinatus* (0,68 à 31,40%), *B. zschokkei* (5,38 à 67,34%), *B. pygmaeus* (3,10 à 36,19%), *M. varica* (2,70 à 22,94%), *E. richardi* (0,76 à 37,50%) et *M. vej dovskiyi* (0,10 à 34,98%).

Afin de caractériser les principales tendances manifestées par ces 16 échantillons, une analyse des correspondances (réalisée au Laboratoire de Statistique de l'Université Paul-Sabatier à Toulouse) a été réalisée à partir des données du tableau I relatives aux espèces épigées.

Les deux premiers facteurs rendent compte de 70,2% de l'inertie totale du nuage. Les crues qui contribuent le plus à cette inertie sont la 8 (11,6% de l'inertie), la 11 (10,2%), la 12 (13,7%), la 14 (10,8%) et, à un degré moindre, la 5 (7,1%), la 9 (8,3%) et la 16 (7,1%).

Tabl. II. — Débit maximal des crues étudiées; nombres d'individus et d'espèces capturés.  
Maximal flow of the floods studied; number of individuals and species collected.

Crues	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
QP <sub>3</sub> <sub>1/s</sub> max	165	165	195	26	335	390	315	74	510	335	47	390	350	1000 (+)	295	165
nb. ind.	472	629	1562	1608	1659	2515	2363	464	906	3012	2156	2080	2987	9393	2456	2318
nb. sp.	12	10	12	12	12	13	11	12	12	13	12	12	12	13	12	11

Les espèces les plus influentes sont, dans l'ordre, *E. richardi* (28,5% de l'inertie du nuage), *M. vej dovskiyi* (16,9%), *L. echinatus* (16,4%), *M. varica* (10,6%) et *B. pygmaeus* (10,3%).

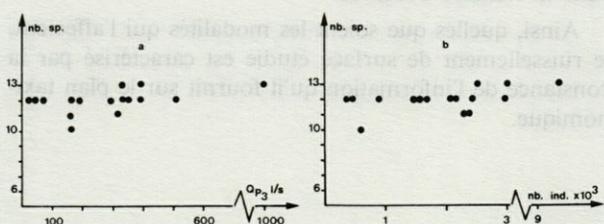


Fig. 1. - a : Nombre d'espèces capturées en fonction des débits du ruissellement de surface. b : Nombre d'espèces capturées en fonction de la taille des échantillons.

The number of species captured as a function of : a) the runoff at the surface. b) the sample size.

Dans le plan  $F_1 F_2$ , l'axe I est essentiellement déterminé par *E. richardi* et *M. varica* dont les contributions relatives à la détermination de cet axe représentent

67,4% et 12,7%, et par les crues 8, 11 et 12 dont les contributions respectives sont de 22%, 20% et 29,6%. L'axe II est déterminé par *B. pygmaeus* (20,5%), par *L. echinatus* (26,2%) et par *M. vej dovskiyi* (43,3%) ainsi que par les crues 9 (23,5%), 14 (21,3%), 16 (15,6%) et 13 (18,1%).

La figure 2 indique clairement cette organisation. Il existe trois noyaux assez bien individualisés : celui des crues riches à la fois en *E. richardi* et *M. varica* (crues 8, 11, 12), celui formé par les crues 9, 14 et 2 où abondent *L. echinatus* et *M. vej dovskiyi* et celui, enfin, composé des crues 13 et 16 où la pauvreté en *L. echinatus* et *M. vej dovskiyi* s'accompagne d'un fort pourcentage de *B. pygmaeus*.

Entre ces trois noyaux, et à proximité du centre de gravité, on retrouve les crues 1, 3, 4, 5, 6, 7, 10 et 15.

*E. richardi* ne représente qu'une faible partie du transit lors des crues étudiées pendant les cycles 1976 et 1978. Il en est pratiquement de même pour *M. varica*, si l'on excepte la crue 4. En revanche, pendant le cycle 1977, ces deux espèces sont le plus souvent abondantes, notamment *E. richardi*. L'axe I a donc pour effet de séparer les crues 8, 11 et 12 qui diffèrent sensiblement de toutes les autres par la fréquence élevée de ces deux

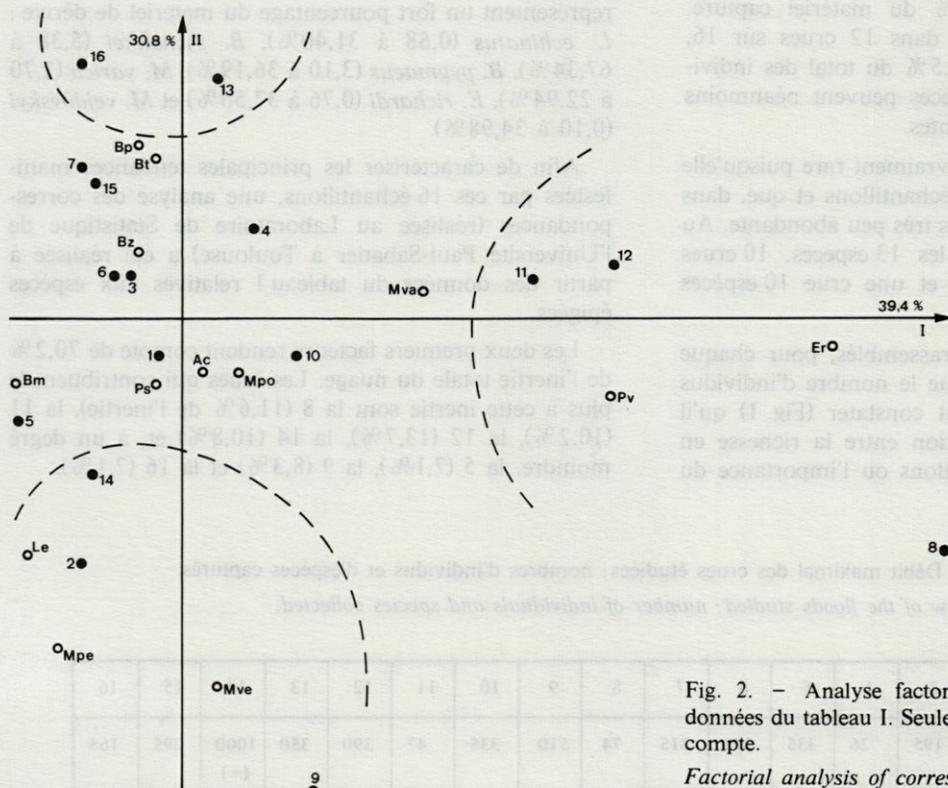


Fig. 2. - Analyse factorielle des correspondances sur les données du tableau I. Seules les espèces épigées sont prises en compte.

Factorial analysis of correspondences from data presented in table 1. Only the epigeous species have been considered.

espèces. Ce phénomène est d'autant plus curieux qu'il affecte aussi bien des crues de faible débit (la 8 et la 11 avec  $Q_{\max} < 100$  l/s) que des crues à fort débit (la 12 avec  $Q_{\max} > 300$  l/s). En outre, il semble indépendant des saisons puisque la crue 8 a lieu en octobre 1976, la 11 en avril 1977 et la 12 en mai 1977.

Les crues 9, 10 et 13 qui appartiennent également au cycle 1977 possèdent un pourcentage relativement élevé en *E. richardi*; de ce fait, elles apparaissent dans la partie droite de la figure de même que la 4 (cycle 1976) très riche en *M. varica*.

Cependant, ces quatre dernières crues, comme celles des cycles 1976 et 1978 sont essentiellement décrites par l'axe II qui oppose, comme on l'a vu, les échantillons riches en *M. vej dovskyi* et *L. echinatus* d'une part (crues 9, 2 et 14) et ceux abondamment pourvus en *B. pygmaeus* d'autre part (crues 13 et 16).

Les crues 9, 2 et 14 sont hivernales (décembre et février) alors que les crues 16 et 13 datent de la fin du printemps ou du début de l'été (mai et juin).

Il semble donc que l'on puisse interpréter le facteur II de cette analyse comme un facteur temporel qui rendrait compte du développement cyclique de certaines espèces.

Ceci est particulièrement net pour *M. vej dovskyi*, toujours rare en mai (crues 7, 12 et 16) et en juin (crue 13), alors qu'il est au contraire très abondant en hiver et notamment en décembre et février (crues 2, 9 et 14).

*L. echinatus* suit une évolution comparable avec des pourcentages qui, lors de chaque cycle, décroissent notablement en mai et en juin alors qu'ils sont relativement élevés en hiver.

Les crues 1, 3, 4, 5, 6, 7, 10 et 15 sont situées entre ces deux pôles de l'axe II. La 1 (novembre) la 5 et la 10 (avril), possèdent un faible pourcentage de *M. vej dovskyi* mais des valeurs élevées de *L. echinatus* d'où leur affinité avec des crues hivernales. La 7 (mai) et la 15 (fin mars) présentent au contraire des % élevés de *B. pygmaeus* qui permettent de les rattacher au groupe des crues de printemps.

La 3 (mars) avec un faible effectif de *L. echinatus*, la 4 (avril) avec un fort pourcentage de *B. pygmaeus* montrent également un caractère intermédiaire entre les crues d'hiver et celles de la fin du printemps.

Les crues de mars et d'avril témoignent donc de variations assez grandes, certaines affichant encore des tendances hivernales, d'autres, au contraire, des tendances déjà printanières.

La structure générale du nuage est ainsi assez complexe et traduit l'hétérogénéité des divers échantillons. Si un cycle se distingue nettement des deux autres par la présence de deux espèces habituellement peu abondantes, l'ensemble des crues peut toutefois être classé par

rapport à deux pôles, l'un caractérisant l'époque hivernale avec *M. vej dovskyi*, l'autre la fin du printemps et le début de l'été avec *B. pygmaeus* : ainsi, si l'on suit la chronologie des crues du premier cycle (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7), celle du deuxième (8, 9, 10, 11, 12, 13) et celle du troisième (14, 15, 16) toutes passent de la partie inférieure à la partie supérieure de la figure.

Toutefois, l'évolution de certaines espèces parmi celles qui sont abondantes, demeure difficile à interpréter.

Il en est ainsi de *B. zschokkei* dont la contribution sur les deux premiers axes de l'analyse n'est pas très importante. C'est l'espèce de loin la plus abondante de la dérive et ses fluctuations ne paraissent pas avoir une origine cyclique.

*L. echinatus*, s'il est toujours peu abondant en mai-juin au contraire des mois de décembre et février, est lui aussi soumis à des fluctuations au début du printemps que l'on ne peut attribuer à un cycle éventuel.

Ces variations brusques sont particulièrement nettes lors des crues du mois d'avril 1976.

La crue 4 a lieu le 7 avril. Alors que le pourcentage de *L. echinatus* y est très faible et celui de *M. vej dovskyi* en régression, celui de *B. pygmaeus* augmente notablement, ce qui indique une tendance printanière.

Or la crue 5 (23-24 avril) qui lui succède, est caractérisée par une recrudescence de *L. echinatus* et une stagnation de *B. pygmaeus*. Avec la crue 6 qui survient quelques jours plus tard, *L. echinatus* demeure abondant, même si l'on note un accroissement de *B. pygmaeus*. Ces trois crues ne traduisent donc pas une évolution continue de certaines espèces ce qui conduit à rechercher ailleurs que dans des facteurs cycliques les causes éventuelles de ces changements brutaux.

Du point de vue des écoulements, la crue 4 diffère par ses faibles débits ( $Q < 100$  l/s) de la 5 et de la 6 ( $Q > 300$  l/s). Or toutes les crues dont le débit est inférieur à 100 l/s (3, 4, 8 et 11) ont en commun d'avoir de très faibles effectifs de *L. echinatus*. De même, les deux crues où *M. varica* a été la plus abondante, si elles ont lieu en avril, correspondent également à des crues de faible débit.

Il semblerait donc que la fréquence de certaines espèces soit également sous la dépendance du ruissellement qui, ayant pour origine trois zones bien différenciées, et selon l'ampleur des débits qui l'affectent, peut modifier sensiblement l'information recueillie en  $P_3$ .

Au total, entre les deux pôles bien marqués par la reproduction cyclique de certaines espèces et où l'importance du ruissellement ne jouerait que fort peu, il existe une période de transition située au début du printemps dont l'hétérogénéité des réponses pourrait dépendre à la fois de la nature de ce ruissellement et de l'instabilité du peuplement entre formes estivales et hivernales.

## V. DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE

Les valeurs de l'indice de diversité de Shannon Weaver  $H'$  (Tabl. III) sont le plus souvent, comprises entre 2,1 et 2,7. Trois crues font exception : la 3 (1,686), la 4 (1,995) et la 16 (1,980). L'équitabilité  $J'$  ( $H'/\log_2 S$ ) varie entre 0,600 et 0,770 dans le premier cas et entre 0,470 et 0,570 dans le second. La liaison entre ces deux paramètres (Fig. 3), est excellente (le coefficient de corrélation  $r = 0,980$  pour 14 dl), résultat qui rejoint notamment ceux exprimés par Dessier (1979) et Boucher (1979).

En revanche, la relation entre  $H'$  et  $\log_2 S$  est mauvaise (Fig. 3). Les valeurs de la diversité observées dépendent donc beaucoup plus des relations d'abondance entre les espèces que du nombre de celles-ci, résultat que les deux auteurs précités, pour du zooplancton marin d'une part, pour des nématodes des sables fins infralittoraux d'autre part, ont également signalé.

En ce sens, la dominance  $D_2$ , définie comme la proportion que représentent les 2 espèces les plus abondantes d'un échantillon, permet, comme le remarque Dessier (*loc. cit.*), de bien apprécier la diversité spécifique (Fig. 3) : en effet, le coefficient de corrélation entre  $H'$  et  $D_2$  pour les 16 crues étudiées est égal à  $-0,900$ . Ajoutons enfin que la taille des échantillons (Fig. 3) exprimée par  $(\log N)^2$  ne paraît guère influencer sur les valeurs de  $H'$ .

Au cours des crues du premier cycle (1 à 7)  $H'$  semble suivre une certaine évolution : les crues hivernales (1,2) présentent un indice élevé; celui-ci décroît ensuite vers la fin de mars et le début d'avril pour croître à nouveau à la fin d'avril et au début de mai. La crue 7 montre ensuite un léger abaissement de  $H'$ . Ces résultats paraissent confortés par ceux du second cycle où, aussi bien en octobre et en novembre qu'en avril et en mai, on retrouve des indices élevés, la crue 13 à la fin de juin traduisant une légère baisse. Cependant, en 1978, la crue 15 (fin mars) possède un  $H'$  beaucoup plus fort que celui des crues 3 et 4, une diminution de  $H'$  n'apparaissant qu'au début de mai.

Afin de mettre en évidence des différences éventuelles entre les indices de diversité hivernaux et printaniers, le test de Mann-Withney (*in* Snedecor et Cochran, 1971) a été utilisé en considérant d'une part les 6 crues hivernales (1, 2, 3, 8, 9 et 14) et, d'autre part, les 10 crues printanières (4, 5, 6, 7, 10, 12, 13, 15 et 16). La valeur  $T_2$  obtenue (42) étant supérieure à celle du seuil de  $T$  à 5% (32) on ne peut rejeter l'hypothèse d'identité des deux distributions. Ainsi la variabilité de  $H'$  ne semble pas obéir à des effets amples et saisonniers. Tout au plus peut-on envisager que, entre les crues d'hiver et celles de printemps, il existe une courte période, variable dans le temps, pendant laquelle les indices de diversité diminuent traduisant peut être une période de réajustement. En effet, les crues 3, 4 et 16 offrent des indices de

Tabl. III. — 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  $\chi^2$  pour les 16 échantillons étudiés.

Values of Shannon-Weaver's diversity index  $H'$ , equitability  $J'$ , dominance  $D_2$ , Motomura ( $m$ ) and Preston ( $m'$ ) constants, coefficient of correlation ( $r$ ) and  $\chi^2$  for the sixteen samples studied.

Crues	$H'$	$J'$	$D_2$	Motomura			Preston		2
				$m$	$r$	$\chi^2$	$m'$	$r'$	
1	2,774	0,774	55,08	0,700	0,972	31,2	0,206	0,982	16,4
2	2,298	0,692	60,89	0,577	0,984	36,1	0,121	0,975	79
3	1,686	0,470	78,04	0,549	0,982	336,4	0,074	0,978	113,9
4	1,995	0,556	73,01	0,576	0,966	97,3	0,088	0,960	99,1
5	2,369	0,661	69,68	0,609	0,953	133,8	0,104	0,970	187,4
6	2,629	0,710	58,36	0,626	0,972	117,8	0,104	0,979	306,1
7	2,122	0,613	76,34	0,613	0,968	250,2	0,124	0,983	99,6
8	2,715	0,757	57,97	0,681	0,946	30,4	0,173	0,965	9,9
9	2,655	0,741	53,31	0,630	0,981	30,7	0,123	0,986	82,1
10	2,679	0,724	51,06	0,557	0,976	1052,8	0,069	0,968	1873
11	2,311	0,645	62,56	0,557	0,982	98,9	0,078	0,977	335,6
12	2,687	0,750	49,13	0,589	0,969	322,6	0,094	0,971	724,9
13	2,132	0,595	76,33	0,572	0,982	188,7	0,084	0,987	190,3
14	2,510	0,678	57,56	0,592	0,983	683,6	0,084	0,983	1796,9
15	2,359	0,658	70,27	0,632	0,983	149,5	0,124	0,991	139
16	1,980	0,572	80,75	0,594	0,969	332,5	0,115	0,964	382,1

dominance  $D_2$  parmi les plus élevés (78,04% ; 73,01% et 80,75%) qui montrent que 1 ou 2 espèces constituent, à ce moment là, l'essentiel de la communauté. Les crues 7 et 13 dont l'indice  $D_2$  est également élevé, se situent, au contraire des crues 3, 4 et 16, après le pic de diversité printanier.

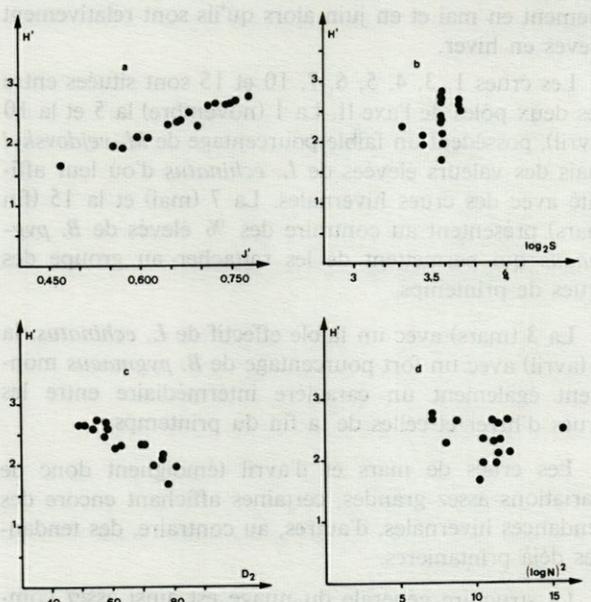


Fig. 3. — a : Relation entre  $H'$  et  $J'$ . b : relation entre  $H'$  et  $\log_2 S$ . c : relation entre  $H'$  et  $D_2$ . d : relation entre  $H'$  et  $(\log N)^2$ .

The relationships between : a)  $H'$  and  $J'$ . b)  $H'$  and  $\log_2 S$ . c)  $H'$  and  $D_2$ . d)  $H'$  and  $(\log N)^2$ .

## VI. DISTRIBUTIONS D'ABONDANCE

Comme le remarque Daget (1976) si l'indice de diversité permet de « caractériser globalement par un seul nombre... la structure du peuplement » la connaissance précise de cette structure nécessite « l'emploi, pour représenter celle-ci, d'un modèle mathématique approprié » (p. 29).

Parmi les modèles proposés ceux de Motomura (*in* Inagaki, 1967) de Preston (1948) et de Mac-Arthur (1957-1960) ont été les plus fréquemment utilisés.

Ils ont été ajustés sur des peuplements très divers, tant terrestres (voir notamment Cancela da Fonseca, 1969; Daget et Lecordier, 1970 et 1971; Lecordier, 1975; Girard et Lecordier, 1978) qu'aquatiques, en milieu marin, saumâtre ou d'eau douce (avec, parmi les travaux récents, ceux de Levêque, 1972; Iltis, 1974; Devaux, 1976; Daget, *loc. cit.*; Frontier, 1976 et 1977; Ferraris, 1978; Dessier, 1979).

Dans ce travail, seuls deux modèles ont été testés, celui de Motomura et celui de Preston selon la méthodologie proposée par Daget (1976); le modèle de Mac-Arthur (broken-stick) est en général mal ajusté aux données et, souvent, il est considéré comme une distribution de référence lors de l'étude de l'équitabilité.

### a) Modèles utilisés

#### 1. Le modèle log-linéaire de Motomura

Dans ce modèle, les effectifs des différentes espèces d'une communauté se distribuent suivant une progression géométrique de raison  $m$ , ce paramètre étant considéré comme une constante pour le milieu envisagé (constante de Motomura). Graphiquement, si l'on porte en ordonnées les logarithmes des effectifs et en abscisses le rang des espèces de la plus abondante à la plus rare, on obtient une droite dont  $m$  correspond à l'anti-logarithme de la pente.

Afin d'obtenir la précision la meilleure possible, l'équation de la droite de régression de  $\log q_i$  en  $i$  (selon la terminologie proposée par Daget) est recherchée de façon à connaître d'une part, le coefficient de corrélation linéaire et d'autre part les valeurs théoriques des effectifs si la loi était rigoureusement vérifiée. Ainsi est-il possible, sur les figures, de comparer les effectifs réels avec la droite d'ajustement la meilleure.

Les résultats relatifs à  $m$  et au coefficient de corrélation pour les 16 échantillons étudiés sont rassemblés dans le tableau III. En outre, une représentation graphique est donnée sur les figures 4 et 5.

Les valeurs de  $m$  sont comprises entre 0,549 et 0,700, la moyenne s'établissant à 0,603 (écart-type = 0,011). Les coefficients de corrélation varient de 0,946 à 0,984.

#### 2. Le modèle log-normal de Preston

Dans ce modèle, les logarithmes des effectifs sont distribués au hasard autour de leur moyenne. Si, comme pour le modèle de Motomura, on trace le graphique en  $\log q_i$  et  $i$ , les points sont disposés non plus le long d'une droite mais sur une courbe intégrale de Gauss.

Ce type de distribution log-normale est défini par 3 paramètres, le nombre d'espèces, la moyenne des effectifs et l'écart-type  $\sigma$ . La constante de Preston  $m' = 1/\sigma^2$  ( $\sigma$  étant exprimé en logarithme de base 2) est considérée comme une constante du milieu.

Après transformation des données, les courbes intégrales de Gauss peuvent être transformées en droites de probits dont l'équation permet de calculer les effectifs théoriques en accord avec une loi log-normale. En outre, il est possible de calculer le coefficient de corrélation linéaire  $r$  caractérisant la régression entre  $\log q_i$  et les probits des rangs.

Les résultats concernant  $m'$  et les coefficients de corrélation des 16 échantillons recueillis sont indiqués dans le tableau III (Fig. 4 et 5).

$m'$  varie entre 0,069 et 0,206, la moyenne étant égale à 0,110 et l'écart type à 0,037. Les coefficients de corrélation sont compris entre les deux valeurs extrêmes 0,964 et 0,991.

### b) Ajustement aux modèles proposés

L'examen des figures montre que les courbes intégrales de Gauss sont très faiblement incurvées par rapport aux droites de Motomura; de ce fait, il est difficile de choisir, sur le plan graphique, quel est le modèle le plus approprié.

#### 1. Le coefficient de corrélation

Si l'on considère la règle proposée par Inagaki (1967) pour le modèle de Motomura, lorsque  $0,95 < r < 0,98$  l'ajustement est approximatif, entre 0,98 et 0,99 cet ajustement est satisfaisant, au-delà de 0,99 il est rigoureux. Une seule crue, la 8, est caractérisée par un  $r < 0,95$ ; 8 d'entre elles possèdent un  $0,95 < r < 0,98$ ; 7 crues enfin offrent un  $0,98 < r < 0,99$ .

Les échantillons de dérive prélevés en  $P_3$  peuvent donc être considérés comme s'ajustant bien à un modèle de Motomura.

Cependant les valeurs des coefficients de corrélation du modèle de Preston sont supérieures à celles du modèle log-linéaire dans 9 cas sur 16 (crues 1, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 13 et 15). En fait, cette amélioration demeure toujours de faible importance: en effet, lorsque le modèle de Motomura n'est qu'approximativement vérifié, celui de Preston n'apporte pas des résultats bien meilleurs.

#### 2. Le test de $\chi^2$

Ce test a été utilisé, non pas en terme de probabilité (les valeurs de  $\chi^2$  sont trop élevées) mais en terme de

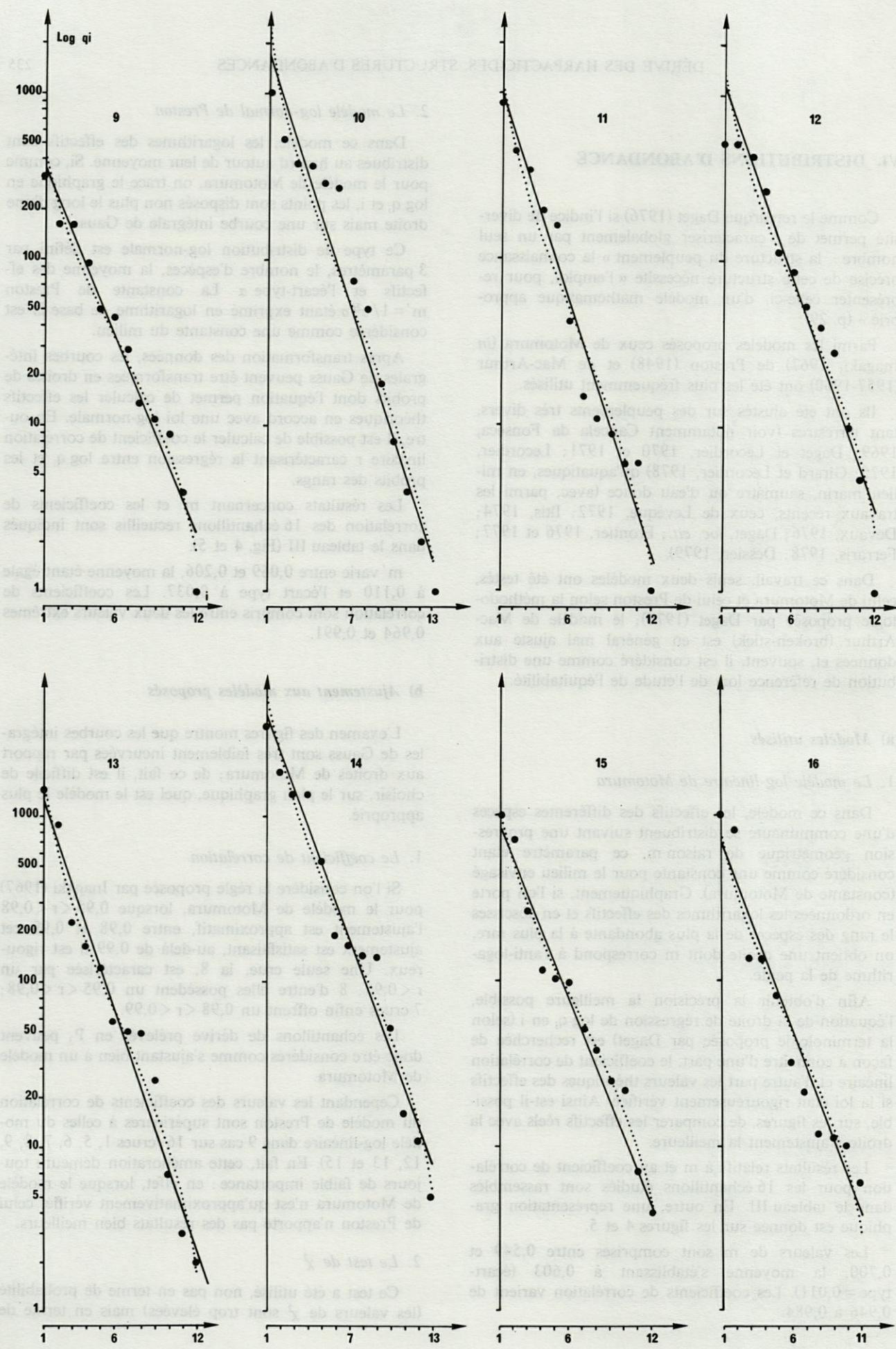


Fig. 4. — Droites de Motomura (modèle log-linéaire) et courbes intégrales de Gauss (modèle log-normal) pour les échantillons 1 à 8.  
*Motomura line (log-linear) and integral curve of Gauss (log-normal) for the samples 1 to 8.*

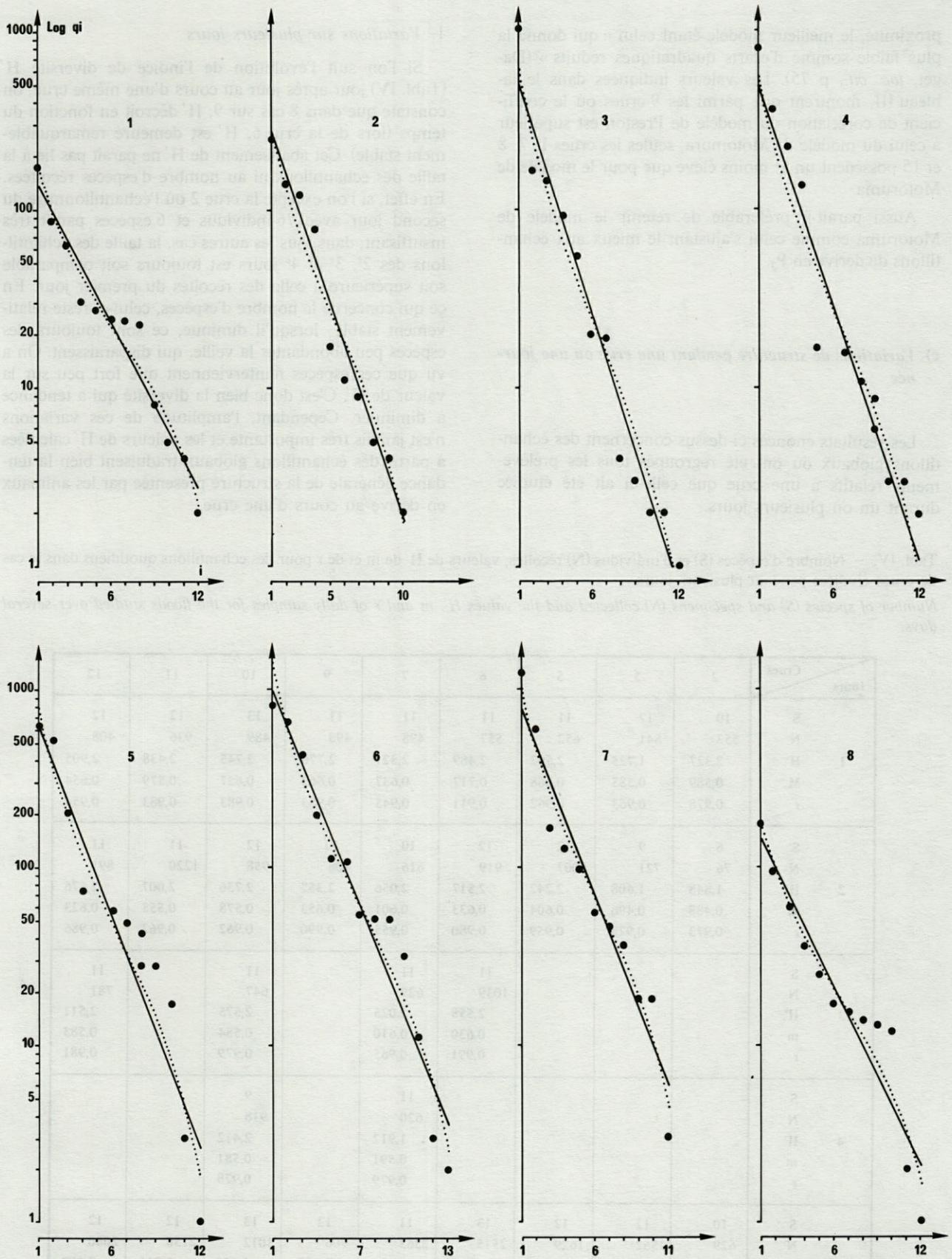


Fig. 5. - Droites de Motomura (modèle log-linéaire) et courbes intégrales de Gauss (modèle log-normal) pour les échantillons 9 à 16. *Motomura line (log-linear) and integral curve of Gauss (log-normal) for the samples 9 to 16.*

proximité, le meilleur modèle étant celui « qui donne la plus faible somme d'écart quadratiques réduits » (Daget, *loc. cit.*, p. 75). Les valeurs indiquées dans le tableau III, montrent que parmi les 9 crues où le coefficient de corrélation du modèle de Preston est supérieur à celui du modèle de Motomura, seules les crues 1, 7, 8 et 15 possèdent un  $\chi^2$  moins élevé que pour le modèle de Motomura.

Aussi paraît-il préférable de retenir le modèle de Motomura comme celui s'ajustant le mieux aux échantillons de dérive en  $P_3$ .

### c) Variations de structure pendant une crue ou une journée

Les résultats énoncés ci-dessus concernent des échantillons globaux où ont été regroupés tous les prélèvements relatifs à une crue que celle-ci ait été étudiée durant un ou plusieurs jours.

### 1. Variations sur plusieurs jours

Si l'on suit l'évolution de l'indice de diversité  $H'$  (Tabl. IV) jour après jour au cours d'une même crue, on constate que dans 8 cas sur 9,  $H'$  décroît en fonction du temps (lors de la crue 6,  $H'$  est demeuré remarquablement stable). Cet abaissement de  $H'$  ne paraît pas lié à la taille des échantillons ni au nombre d'espèces récoltées. En effet, si l'on excepte la crue 2 où l'échantillonnage du second jour avec 76 individus et 6 espèces paraît très insuffisant, dans tous les autres cas, la taille des échantillons des 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> jours est toujours soit comparable soit supérieure à celle des récoltes du premier jour. En ce qui concerne le nombre d'espèces, celui-ci reste relativement stable; lorsqu'il diminue, ce sont toujours des espèces peu abondantes la veille, qui disparaissent. On a vu que ces espèces n'interviennent que fort peu sur la valeur de  $H'$ . C'est donc bien la diversité qui a tendance à diminuer. Cependant, l'amplitude de ces variations n'est jamais très importante et les valeurs de  $H'$  calculées à partir des échantillons globaux traduisent bien la tendance générale de la structure présentée par les animaux en dérive au cours d'une crue.

Tabl. IV. — Nombre d'espèces (S) et d'individus (N) récoltés, valeurs de  $H'$  de  $m$  et de  $r$  pour des échantillons quotidiens dans le cas de crues étudiées pendant plusieurs jours.

*Number of species (S) and specimens (N) collected and the values  $H'$ ,  $m$  and  $r$  of daily samples for the floods studied over several days.*

Crues		2	3	5	6	7	9	10	11	12
Jours										
1	S	10	12	11	11	11	11	13	12	12
	N	553	841	652	557	498	498	489	936	408
	$H'$	2,327	1,725	2,502	2,489	2,321	2,770	2,745	2,438	2,905
	$m$	0,589	0,585	0,668	0,717	0,637	0,662	0,627	0,579	0,654
	$r$	0,978	0,963	0,962	0,911	0,945	0,983	0,983	0,983	0,954
2	S	6	9	12	12	10	12	12	11	11
	N	76	721	1007	919	616	408	958	1220	891
	$H'$	1,848	1,608	2,242	2,517	2,056	2,357	2,736	2,007	2,676
	$m$	0,488	0,496	0,604	0,633	0,601	0,653	0,578	0,555	0,623
	$r$	0,973	0,979	0,959	0,980	0,955	0,990	0,962	0,962	0,986
3	S				11	11		11		11
	N				1039	629		647		781
	$H'$				2,558	2,025		2,575		2,511
	$m$				0,630	0,610		0,584		0,583
	$r$				0,991	0,965		0,979		0,981
4	S					11		9		
	N					620		918		
	$H'$					1,912		2,412		
	$m$					0,591		0,581		
	$r$					0,979		0,978		
Total	S	10	12	12	13	11	12	13	12	12
	N	629	1562	1629	2515	2363	906	3012	2156	2080
	$H'$	2,298	1,686	2,369	2,629	2,122	2,655	2,679	2,311	2,687
	$m$	0,577	0,550	0,610	0,625	0,614	0,630	0,557	0,557	0,589
	$r$	0,984	0,982	0,953	0,972	0,968	0,981	0,976	0,982	0,969

La constante de Motomura  $m$  (Tabl. IV) suit la même évolution. Cependant, contrairement à  $H'$ , la valeur de  $m$  pour l'échantillon global peut être inférieure à la valeur la plus faible observée pour les prélèvements partiels (crues 6, 9 et 10).

Dans le même temps, le coefficient de corrélation  $r$  subit des fluctuations très diverses puisqu'il peut soit diminuer (crue 11), soit augmenter (crues 6, 7, 12) ou demeurer pratiquement stationnaire (crues 2, 3, 5, 9 et 10); en fait seule la crue 6 montre une amélioration très nette de l'ajustement au fil des jours.

## 2. Les variations au cours d'une journée

La plupart des échantillons récoltés pendant une journée ne se prêtent guère à une analyse horaire en raison de la faible taille de chacun d'entre eux (voir Rouch, 1979). Lors de la crue 14 cependant, les fortes densités de dérive qui existaient ont permis de réaliser 24 prélèvements dont la taille varie de 238 individus pour le plus petit à 668 pour le plus grand. 9 espèces au minimum (2 échantillons) 13 au maximum (1 échantillon) ont été capturées (Tabl. V).

$H'$  évolue entre les deux valeurs extrêmes 2,351 et 2,627 ( $\bar{H}' = 2,471$ ,  $s = 0,069$ ) ce qui traduit une grande stabilité de la diversité au cours de la période étudiée. Le  $H'$  calculé à partir de la somme des 24 prélèvements est égal à 2,510 : il est conforme aux valeurs des différents échantillons.

23 des 24 prélèvements peuvent être ajustés au modèle de Motomura avec des valeurs de  $r > 0,950$  (dont 14 de façon satisfaisante puisque leur  $r > 0,980$ ).  $m$  varie de 0,569 à 0,654, sa valeur moyenne étant égale à 0,625 ( $s = 0,019$ ). L'échantillon global s'ajuste de façon satisfaisante au modèle de Motomura ( $r = 0,983$ ) avec une valeur de  $m = 0,592$ . Il montre donc une diversité légèrement inférieure à la moyenne.

En conclusion, on peut admettre que les caractéristiques des échantillons globaux sont conformes aux ten-

dances générales qu'expriment les prélèvements partiels. Tout au plus peut-on penser que les valeurs de la diversité sont légèrement sous-estimées par rapport à celles du premier jour de crue.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Sur le système du Baget, la dérive des Harpacticides par ruissellement telle qu'elle apparaît quelques dizaines de mètres en amont de la perte de La Peyrière, présente une série de traits caractéristiques.

1. Les espèces épigées qui participent à cette dérive, au nombre de 13, sont celles-là mêmes qui ont été récoltées au niveau des différents exutoires de ce système (Rouch et Bonnet, 1976 a et b, 1977).

2. Leur présence est pratiquement constante dans tous les échantillons collectés quelles que soient les saisons et l'importance des crues.

3. Sur le plan de l'abondance relative de leurs espèces constituantes, ces échantillons font preuve d'une évidente hétérogénéité qui peut être reliée aux facteurs climatiques. Il existe en effet une nette opposition entre crues hivernales et crues printanières dont les formes dominantes sont différentes. Entre ces deux pôles, les échantillons de dérive montrent une certaine variabilité qui pourrait être due non seulement à l'importance du ruissellement mais aussi aux réajustements de la communauté à la fin de l'hiver. En outre, trois crues sur seize sont caractérisées par la dominance d'espèces habituellement peu abondantes.

4. Malgré cette hétérogénéité, les échantillons collectés présentent une structure qui varie relativement peu comme en témoignent les diverses valeurs de l'indice de diversité  $H'$  dont la moyenne est égale à 2,36.

5. Ces échantillons peuvent être ajustés à un modèle de Motomura, dont la valeur moyenne de  $m$  est égale à 0,603.

Tabl. V. - Nombre d'individus (N) et d'espèces (S) récoltés, valeurs de  $H'$  de  $m$  et de  $r$  pour des échantillons horaires dans le cas d'une crue étudiée pendant 24 heures (crue 14).

Number of species (S) and specimens (N) collected and the values  $H'$ ,  $m$  and  $r$  of hourly samples for the flood studied during 24 hours.

Heures	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
N	300	668	498	578	530	530	563	478	455	380	375	380
S	10	10	12	10	13	12	11	12	9	12	12	10
$H'$	2,459	2,351	2,532	2,461	2,441	2,608	2,507	2,627	2,522	2,446	2,478	2,367
$m$	0,654	0,615	0,616	0,623	0,618	0,619	0,647	0,630	0,633	0,619	0,605	0,628
$r$	0,977	0,970	0,988	0,978	0,975	0,985	0,978	0,981	0,980	0,988	0,984	0,970
Heures	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
N	348	331	301	327	346	325	305	296	309	248	284	238
S	10	10	12	11	10	12	11	9	10	11	12	11
$H'$	2,473	2,393	2,549	2,516	2,464	2,458	2,442	2,385	2,385	2,462	2,509	2,471
$m$	0,605	0,642	0,646	0,648	0,643	0,625	0,601	0,615	0,569	0,638	0,631	0,621
$r$	0,976	0,943	0,987	0,961	0,959	0,982	0,991	0,985	0,989	0,986	0,986	0,995

6. Dans un certain nombre de cas, on a pu vérifier que les valeurs de  $H'$  et de  $m$  calculées pour les effectifs globaux étaient conformes aux informations apportées par des observations plus ponctuelles que celles-ci soient réalisées à l'échelle de l'heure ou de la journée.

Le fait que les échantillons collectés soient caractérisés par une composition taxinomique déterminée et par un type d'organisation qui se répète dans le temps montre que le peuplement de la partie subaérienne du bassin hydrogéologique du Baget peut être assimilé à une nomocénose (Daget, Lecordier, Levêque, 1972). C'est pourquoi, et en reprenant sur un autre plan la proposition de Daget (1976, p. 71), on peut penser que le fait de définir une nomocénose constitue la preuve *a posteriori* que les échantillons collectés appartiennent à une entité fonctionnelle sur le plan écologique.

Il est intéressant de noter que l'hétérogénéité manifestée par ces échantillons n'a qu'une influence limitée sur les caractéristiques intrinsèques de la nomocénose dont on a souligné qu'elle demeure stable au niveau de sa composition taxinomique, de sa diversité et de ses distributions d'abondances. On retrouve ici l'illustration d'un autre point de vue développé par Daget (1976) selon lequel « les espèces constituantes peuvent changer de rang... sans que la nomocénose change pour autant ».

L'ensemble de ces résultats paraît important quant à la définition de l'écosystème karstique. L'étude des Harpacticides expulsés aux différents exutoires du système du Baget avait conduit à reconnaître (Rouch, 1977) qu'il existait à ce niveau d'échelle une organisation du peuplement qui témoignait de l'adéquation entre la notion d'écosystème karstique et celle de système karstique tel qu'il est défini par les hydrogéologues (Mangin, 1975). Ainsi l'écosystème karstique comprend deux ensembles bien distincts, l'un subaérien qui correspond à l'impluvium (au sens large) ou aire d'alimentation et l'autre souterrain représenté par l'aquifère proprement dit chargé de drainer les eaux de l'aire d'alimentation. Or les échanges entre ces deux composantes sont sous la dépendance des mécanismes hydrologiques qui règlent le fonctionnement du système. Sur celui du Baget, où 33% de l'impluvium (Mangin, 1975) est représenté par des terrains non karstifiés, les habitats aquatiques superficiels et les phénomènes de ruissellement sont largement développés. Le ruissellement, en raison des pertes massives dont il est le siège, constitue une des voies d'échange les plus directes entre l'impluvium et l'aquifère. En revanche, dans un système karstique dont l'aire d'alimentation n'est constituée que par des terrains karstifiés, les habitats aquatiques subaériens, de même que le ruissellement, sont très limités : la seule voie d'échange avec l'extérieur réside dans le phénomène d'infiltration, toujours plus diffus et au niveau duquel les possibilités de transit paraissent qualitativement moins importantes parce que moins focalisées.

Comme on a essayé de le montrer dans ce travail, le peuplement par les Harpacticides de l'aire d'alimentation du Baget correspond à une nomocénose, donc à un ensemble hiérarchisé de fonctions caractéristiques de

cette partie du système. Le ruissellement y est abondant et transmet directement vers la profondeur un signal d'entrée parfaitement structuré. Ce phénomène apparaît clairement sur le plan taxinomique où il existe une identité parfaite entre le signal d'entrée et celui de la sortie (il n'est question, ici, que des espèces d'origine épigée). En revanche que deviennent, dans le milieu souterrain, les structures d'abondances caractérisant les formes épigées et qui correspondent aux potentialités du monde de la surface ? Sachant l'hétérogénéité de ce signal d'entrée – les espèces dominantes varient dans le temps – quelles sont les réponses du système ? Telles sont les questions qui seront abordées ultérieurement.

REMERCIEMENTS. – Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'aide précieuse sur le terrain et au Laboratoire souterrain de Madame A. Descouens et de A. Mangin. Je remercie bien vivement J. Daget et C. Lecordier, Muséum National d'Histoire Naturelle, pour les nombreux renseignements qu'ils m'ont fournis sur les structures des nomocénoses, ainsi que A. Carlier et A. Croquette du Laboratoire de Statistique de l'Université Paul-Sabatier à Toulouse pour l'aide qu'ils m'ont apportée dans l'étude des données par l'analyse factorielle des correspondances.

## LITTÉRATURE CITÉE

- BOUCHER G., 1979. Les Nématodes libres des sables infralittoraux. Thèse Doct. es Sciences, Univ. Paris-Sud, Orsay, 236 p.
- CANCELA DA FONSECA J.P., 1969. L'outil statistique en biologie du sol. V. Indices de diversité spécifique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 6: 1-30.
- DAGET J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 172 p.
- DAGET J. et C. LECORDIER, 1970. Structure d'un peuplement de Carabiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Bull. IFAN*, 23: 425-435.
- DAGET J. et C. LECORDIER, 1971. Variabilité et structure des peuplements de Carabiques (Col.) au pied des palmiers rôniers dans une savane préforestière (Lamto, Côte-d'Ivoire). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 8: 471-489.
- DAGET J., C. LECORDIER et C. LEVÊQUE, 1972. Notion de Nomocénose : ses applications en Ecologie. *Bull. Soc. Ecol.*, 3: 448-462.
- DESSIER A., 1979. Ecologie dynamique des peuplements zooplanctoniques côtiers et plus particulièrement des Copépodes, du sud du golfe de Guinée (Côtes du Congo, du Gabon et de l'Angola). Thèse Doc. es Sciences, Univ. P. et M. Curie Paris VI.
- DEVAUX J., 1976. Dynamique des populations phytoplanctoniques dans deux lacs du massif central français. Thèse Doct. es Sciences, extrait des *Annales de la Station Biologique de Besse-en-Chandesse*, 10, 185 p.
- FERRARIS J., 1978. Signification et choix des modèles de distribution d'abondance des communautés plurispécifiques. Mémoire d'Ingénieur, Univ. Sci. et Techn. du Languedoc, Montpellier, 82 p.

- FRONTIER S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. Oceanogr.*, **1**: 35-48.
- FRONTIER S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.* **8**: 445-464.
- GIRARD C. et C. LECORDIER, 1978. Quelques nomocénoses de Séricines (Col. Mélolonthidae) dans la Savane de Lamto (Basse Côte-d'Ivoire). *Anns. Soc. ent. Fr.*, **14**: 73-86.
- ILTIS, A., 1974. Phytoplancton des eaux natronées du Kanem (Tchad). VII. Structure des peuplements. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, **8**: 51-76.
- INAGAKI H., 1967. Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie Milieu*, **18**: 153-166.
- LECORDIER C., 1975. Les peuplements de Carabiques (Coléoptères) dans la Savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Thèse Doc. Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 234 p.
- LEVÊQUE C., 1972. Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses; *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, **6**: 263-284.
- MAC-ARTHUR R., 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **43**: 293-295.
- MAC-ARTHUR R., 1960. On the relative abundance of species. *Amer. Nat.*, **94**: 25-36.
- MANGIN A., 1975. Contribution à l'étude hydrodynamique des aquifères karstiques. *Ann. Spéléol.*, **30**: 21-124.
- PRESTON F., 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, **29**: 254-283.
- ROUCH R., 1977. Considérations sur l'écosystème karstique. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **284**: 1101-1103.
- ROUCH R., 1979. Le système karstique du Baget. VIII. La communauté des Harpacticides. Les apports au sein du système par dérive catastrophique. *Anns. Limnol.*, **15**: 243-274.
- ROUCH R. et L. BONNET, 1976 a. 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 L. BONNET, 1976 b. Le système karstique du Baget. V. La communauté des Harpacticides. Sur la constance du peuplement. *Ann. Spéléol.*, **31**: 43-53.
- ROUCH R. et L. BONNET, 1977. Le système karstique du Baget. VI. La communauté des Harpacticides. Signification des échantillons récoltés lors des crues au niveau de deux exutoires du système. *Anns. Limnol.*, **13**: 227-249.
- SNEDECOR G.W. et W.G. COCHRAN, 1971. Méthodes statistiques. Association de coordination technique agricole, Paris. 649 p.

Accepté le 4 janvier 1980