



HAL
open science

**COMMUNAUTÉS D'OLIGOCHÈTES LUMBRICIDAE
ET D'ARTHROPODES RIPICOLES DES
INTERFACES AIR - EAU - SOL DE LA RETENUE DE
CASTILLON (Haut Verdon, Alpes de Haute-Provence)
Riparian Oligochaeta and Arthropoda communities
inhabiting air - water - soil interfaces of the Castillon
Réservoir (upper Verdon, Alpes de Haute-Provence)**

A. Gallissian, L. Bigot

► **To cite this version:**

A. Gallissian, L. Bigot. COMMUNAUTÉS D'OLIGOCHÈTES LUMBRICIDAE ET D'ARTHROPODES RIPICOLES DES INTERFACES AIR - EAU - SOL DE LA RETENUE DE CASTILLON (Haut Verdon, Alpes de Haute-Provence) Riparian Oligochaeta and Arthropoda communities inhabiting air - water - soil interfaces of the Castillon Réservoir (upper Verdon, Alpes de Haute-Provence). *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1991, pp.179-188. hal-03039519

HAL Id: hal-03039519

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03039519>

Submitted on 3 Dec 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.

COMMUNAUTÉS D'OLIGOCHÈTES LUMBRICIDAE ET D'ARTHROPODES RIPICOLES DES INTERFACES AIR - EAU - SOL DE LA RETENUE DE CASTILLON (Haut Verdon, Alpes de Haute-Provence)

*Riparian Oligochaeta and Arthropoda communities inhabiting
air - water - soil interfaces of the Castillon Reservoir
(upper Verdon, Alpes de Haute-Provence)*

A. GALLISSIAN ⁽¹⁾, L. BIGOT ⁽²⁾

⁽¹⁾ Laboratoire d'Hydrobiologie, Université d'Aix-Marseille I,
Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cédex 3, France

⁽²⁾ Laboratoire de Biologie Animale, Université d'Aix-Marseille III, avenue Escadrille Normandie-Nièmen, 13397
Marseille Cédex 13, France

OLIGOCHÈTES RIPICOLES
ARTHROPODES RIPICOLES
RETENUE HYDRO-ÉLECTRIQUE
MARNAGE

RÉSUMÉ – Les auteurs étudient la composition et la structure de deux peuplements ripicoles, les Lombriciens et les Arthropodes épigés des bords de la retenue hydro-électrique de Castillon (Alpes de Haute-Provence). La dynamique de cette communauté est suivie dans l'espace et dans le temps en fonction de la situation de quatre stations d'étude, de la pente et des substrats colonisés selon le marnage. La faune ripicole répond à ce marnage par deux stratégies adaptatives : une pénétration en profondeur avec phase de repos (Oligochètes) ou bien un déplacement actif avec sélection qualitative et quantitative des populations selon la nature des substrats atteints par le plan d'eau (Arthropodes). Mais l'émergence de grandes surfaces en rapport avec le marnage important (jusqu'à 35 m) entraîne la disparition temporaire de la faune ripicole près du niveau minimum du plan d'eau.

RIPARIAN OLIGOCHAETA
RIPARIAN ARTHROPODA
RESERVOIR
LEVEL FLUCTUATIONS

ABSTRACT – The authors present the riparian communities of Lumbricids (8 species) and epigeous Arthropoda (55 species) of the Castillon Reservoir. Variations in their composition and structure are observed in space and time from four stations according to different abiotic factors with particular attention paid to the effects of changes in Reservoir's water. The response to a low water level by Oligochaeta is ability to become inactive in deeper soil while Arthropoda populations follow the water's level with qualitative and quantitative variations. But the provisional drying of large areas of the lake basin (level fluctuations up to 35 meters) get rid of the studied riparian fauna near the low water level.

INTRODUCTION

Dans une note précédente (Bigot et Gallissian, 1988), nous avons montré la composition et la structure des populations de Lombriciens et d'Arthropodes ripicoles de la retenue de Sainte-Croix-du-Verdon ainsi que leur évolution dans le temps et dans l'espace suivant l'étendue du marnage (étendue de sédiments déposés entre les niveaux des hautes et des basses eaux). Pour comprendre à ce niveau le fonctionnement du nouvel écosystème Verdon, suite à son aménagement énergétique, nous avons étendu l'étude précédente aux

autres barrages échelonnés sur la rivière et qui diffèrent entre eux par leurs composantes abiotiques (Grégoire, 1982). Nous exposons ici les résultats obtenus à la retenue de Castillon.

MILIEU D'ÉTUDE

La retenue de Castillon résulte de l'inondation du bassin de la Mure-Saint-André après la construction d'un barrage à l'entrée des gorges de Chaudanne. Ce réservoir, le plus élevé en altitude

(880 m) sur le cours du Verdon, a une fonction double : production d'énergie électrique et plan d'eau pour les loisirs. On observe à Castillon, comme à Sainte-Croix, un marnage saisonnier mais d'amplitude supérieure (marnage maximal : 35 m au lieu de 16 m) avec basses eaux en hiver et hautes eaux en été. Ces variations de niveau sont conditionnées par le fonctionnement en écluse de l'usine hydro-électrique et par les apports hydrauliques du bassin versant soumis à un régime nivo-pluvial. Les autres caractéristiques abiotiques ont été exposées par Grégoire (1982) puis par Champeau et coll. (1982).

Quatre stations ont été retenues sur le pourtour du lac (fig. 1) afin d'englober les différents faciès riverains. Cette liste présente des données numériques : longitude (LL) et latitude (L) en grades, pente (p) en %, pH, carbonates totaux (C) et matières organiques par calcination (MO) en %, ainsi qu'une description sommaire de la physionomie végétale et de la texture du sol.

Station 1 (Pl. I : 1,2) : Verdon, débouché dans le lac. LL = 4,63; L = 48,84; p = 2; pH = 7,9; C = 51; MO = 3,8. Ripisylve à *Populus alba*, *Populus nigra* et *Alnus incana* dégradée par les dé-

charges de la zone artisanale de Saint-André et par l'accumulation des matériaux déposés par le Verdon; présence de *Nasturtium officinale* en bordure de la rive-talus (Pl. I : 3). Le lit du cours d'eau est creusé dans des alluvions composées d'un mélange de cailloutis calcaires et de limons argileux (vase brune). Cette station voit sa physionomie constamment modifiée par les crues et par la formation de bras secondaires de la rivière (iscles).

Station 2 (Pl. I : 4, 5, 6) : Le Plan. LL = 4,64; L = 48,82; p = 2 à 5; pH = 7,9; C = 45,2; MO = 2,5. Herbage-friche devenu prairie riveraine sur sol argileux contenant des graviers et des cailloux calcaires. Ce substrat, dépourvu de végétation, devient progressivement vaseux lorsqu'on se rapproche du niveau minimal du lac.

Station 3 (Pl. I, 7,8) : Couenches. LL = 4,66; L = 48,77; p = 40; pH = 8; C = 27; MO = 5,9. Plage de cailloux calcaires roulés. Cette station en forte pente est située à l'extrémité d'un vallon occupé par une chênaie dégradée (*Querceto-buxetum*).

Station 4 (Pl. I : 9,10) : Le Cheiron. LL = 4,64; L = 48,75; p = 2 à 5; pH = 7,8; C = 42,4; MO = 23,8. En lisière d'une forêt clairsemée mixte alternant avec d'anciennes cultures envahies par des broussailles, pelouse d'arrière-plage à *Poa trivialis* et *Potentilla reptans* sous couvert de *Crataegus monogyna*. La descente de la zone marnée permet de rencontrer successivement des limons argilo-sableux, des graviers sur argile de décalcification puis les argiles limoneuses (vases noires) du fond de la retenue. Présence de litière et dépôts de déchets dus à la fréquentation touristique.

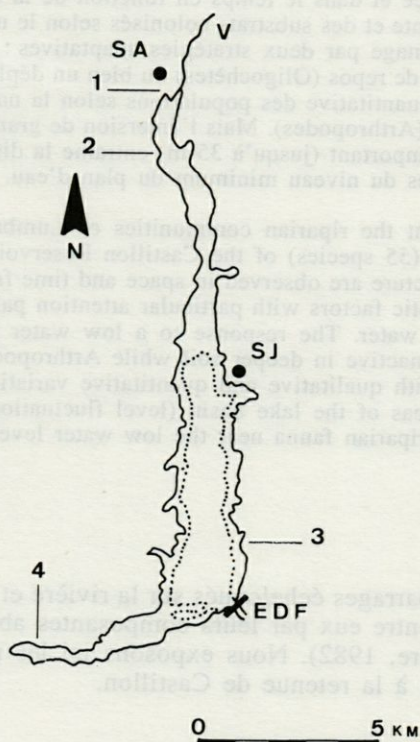


Fig. 1. — Retenue de Castillon : 1, 2... situation des secteurs d'étude; V, Verdon; SA, St-André; SJ, St-Julien; EDF, barrage et usine électrique;...., limite inférieure du marnage.

Contour maps of the Castillon Reservoir : 1, 2... location of sampling areas; V, Verdon, river; SA, St-André; SJ, St-Julien; EDF, Dam and hydro-electric plant;...., minimum water level.

MÉTHODES D'ÉTUDE

Les relevés écologiques font appel à une méthodologie semblable à celle utilisée au lac de barrage de Sainte-Croix-du-Verdon (Bigot et Gallissian, 1988). Pour l'extraction de la faune endogée, nous avons retenu ici le procédé éthophysique combinant un épandage de formol et un bêchage jusqu'à 20 cm de profondeur avec double tri manuel sur une surface de base de 1 m². Malgré ses limites (Bouché et Gardner, 1984), cette technique a permis la multiplication du nombre des prélèvements et la réalisation de relevés sur 1 m² tous les 5 m de distance, le long de transects (plus de 1 km de longueur) entre les niveaux des hautes et basses eaux (Pl. I : 5).

Six campagnes ont été effectuées entre octobre 1987 et novembre 1988 à l'exclusion de la période estivale (influence prévisible du piétinement dû à une forte concentration touristique : Liddle, 1975; Bigot et Poinot-Balaguer, 1978; Pearce, 1984). Le déroulement en est indiqué dans le tableau I

Tabl. I. — Caractéristiques des prélèvements.

Characteristics of the samples. I. Bench — marks (height from France datum line) at the dam; maximal authorized level : 880 m (from Electricity of France).

Relevés/dates	Cotes ¹	Hauteur du marnage	Maxima ¹ /dates	Minima ¹ /dates
A	12.10.87 13.10.87 14.10.87	878,61 878,68 878,33	1,2 m	879,79/18.07 863,42/23.03
B	21.03.88 22.03.88	864,87 865,18	14,5 m	
C	09.05.88 10.05.88	874,62 875,34	4,6 m	
D	22.05.88 23.05.88	877,19 877,19	2,3 m	879,54/23.07
E	20.06.88 21.06.88	878,79 879,18	0,5 m	
F	21.11.88 22.11.88	876,23 875,96	3,4 m	

1. Cotes NGFA au barrage; cote maximale autorisée: 880 m (source E.D.F.)

qui mentionne parallèlement l'amplitude du marnage.

Les résultats bruts sont traités par le moyen du coefficient écologique d'abondance relative; la diversité est donnée par l'indice de Shannon. La vérification des résultats obtenus a été faite grâce à une analyse factorielle des correspondances.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. Inventaire et répartition des espèces

1.1. Les Oligochètes Lumbricidae

1.1.1. Composition spécifique

Les 8 espèces rencontrées (Tabl. II) appartiennent aux 3 catégories écologiques créées par Bouché (1971 et 1977). Toutes sont des eubiotiques sténohumiques et neutrophiles, aptes à se développer dans des milieux moyennement organiques (Bouché, 1972). Parmi elles :

— *Eiseniella tetraedra*, espèce épigée, nettement amphibie est le seul ripicole de référence (Bouché, 1972).

— *Lumbricus castaneus*, épigé et hygrophile saisonnier n'est présent qu'en période de remplissage maximum du lac; l'épianécique *L. terrestris* pénètre en profondeur dès le début du marnage ce qui est en rapport avec son caractère d'hypohygrophile (Bouché et Beugnot, 1978).

— *Aporrectodea caliginosa*, sous-espèce endogée présente des caractères d'épigé et d'anécique. Cet hygrophile, très commun en Provence (Védovini, 1973), est capable de peupler les milieux de bords d'eau inondés pendant les crues et à sec en

Tabl. II. — Inventaire des Oligochètes et des Arthropodes ripicoles récoltés dans les stations d'étude des bords du lac de Castillon.

Inventory of riparian Lumbricids and Arthropoda species collected from the sampling stations along the edge of Castillon Reservoir.

Oligochètes Lumbricidae	<i>P. andreae</i> (F.)
<i>Allobophora chlorotica chlorotica</i> (Sav.)	<i>Princidium punctulatum</i> (Drapiez)
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i> (Sav.)	<i>Phila obtusum</i> (Serville)
<i>A. caliginosa meridionalis</i> (Bouché)	<i>Synechostictus ruficornis</i> (Sturm)
<i>A. rosea rosea</i> (Savigny)	Harpalidae
<i>Eiseniella tetraedra tetraedra</i> (Savigny)	<i>Harpalus distinguendus</i> Duftschmidt
<i>Lumbricus castaneus</i> (Savigny)	Pterostichidae
<i>L. terrestris</i> L.	<i>Amara aenea</i> (De Geer)
<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley)	<i>Agonum mulleri</i> Herbst
Myriapodes Diplopodes Ommatolulidae	Callistidae
<i>Ommatolulius sabulosus</i> (L.)	<i>Chlaenius vestitus</i> (Paykull)
Arachnides Opilions	Staphylinidae
Phalangidae	<i>Oxytelus sculpturatus</i> Gravenhorst
<i>Odielus spinosus</i> (Bosc)	<i>Stenus bipunctatus</i> Erichson
Arachnides Aranéides	<i>S. guttula</i> Müller
Erigonidae	<i>Paederus rubrothoracicus</i> Goeze
<i>Oedothorax fuscus</i> (Blackwall)	<i>Philonthus rufimanus</i> Erichson
Drassidae	<i>Neosibinius proxilus</i> (Erichson)
<i>Drassodes lapidosus</i> (Walckenaer)	<i>Atheta</i> sp
<i>Zelotes rubicudulus</i> (Simon)	Cantharididae
Lycosidae	<i>Cantharis obscura</i> L.
<i>Pardosa proxima</i> (C.L.Koch)	Anthicidae
<i>P. morosa</i> (C.L.Koch)	<i>Anthicus contractus</i> Curtis
<i>Trochosa ruricola</i> (De Geer)	Elateridae
<i>Arctosa variana</i> C.L.Koch	<i>Zorochrus dermestoides</i> (Herbst)
<i>Lycosa albofasciata</i> (Brullé)	Cerambycidae
Insectes Dermaptères Forficulidae	<i>Dorcadion fuliginator</i> (L.)
<i>Forficula auriculata</i> L.	Curculionidae
Insectes Coléoptères	<i>Lixus trivittatus</i> Capiomont
Nebriidae	Insectes Hétéroptères
<i>Nebria psammodes</i> (Rossi)	Coreidae
Trechidae	<i>Coriomeris hirticornis</i> (F.)
<i>Emphanes latiplaga</i> (Chaudoir)	<i>C. denticulatus</i> (Scopoli)
<i>Trepanes articulatus</i> (Panzer)	Berytidae
<i>Peryphus conformis</i> (Dejean)	<i>Neides aduncus</i> Fieber
<i>P. fasciolatus</i> (Duftschmidt)	Saldidae
<i>P. coeruleus</i> (Serville)	<i>Saldula arenicola</i> (Scholtz)
<i>P. decorus</i> (Zenker)	<i>S. saltatoria</i> (L.)
<i>P. eques</i> (Sturm)	Insectes Hyménoptères Formicidae
<i>P. scapularis</i> (Dejean)	<i>Formica cinerea</i> Mayr
	<i>F. nigricans</i> (Emery)

dehors de ces périodes. Présence de spermatozoaires chez quelques rares individus (0,06 %).

— *Aporrectodea rosea*, espèce épiendogée et hygrophile est représentée à Castillon par un mélange d'individus appartenant aux formes *rosea* (58 %) et *diomedea* (42 %) mais sans intermédiaire comme au lac d'Allos (Védovini, 1971).

— *Aporrectodea meridionalis*, sous-espèce anécique et hygrophile, est fréquent dans le sud-est de la France. Egalement rencontré à Sainte-Croix (bas Verdon : Bigot et Gallissian, 1988), la répartition de ce lombricien est ainsi complétée dans le nord-est de la France (vallée de la Durance : Bouché, 1972).

Nous n'avons pas rencontré de représentant des espèces *Dendrobaena octaedra* (Savigny) et *Dendrodrilus rubidus subrubicundus* (Eisen) pourtant signalés par Védovini (1971) sur les bords du Verdon, en amont de Saint-André, dans la région d'Allos.

1.1.2. Répartition

L'inondation consécutive à la construction du barrage de Castillon a submergé des biotopes divers avec leur faune. Il résulte de nos relevés que :

— Excepté *A. rosea*, la présence de toutes les espèces dans la seule station 4 est en relation avec ses composantes abiotiques. Située en queue de retenue, à l'opposé du débouché du Verdon, cette station présente, sur faible pente, une juxtaposition de biochores variés tant au niveau des substrats qu'au niveau de la matière organique végétale vivante ou morte (Bouché, 1975). Elle héberge donc des espèces à large distribution appartenant aux différentes catégories écologiques (Bouché, 1971 et 1977).

Dans la station 1 où la variété des substrats est comparable, les peuplements réduits peuvent s'expliquer par les crues qui érodent les bords du Verdon (Bigot et Gautier, 1981; Bigot et Gallissian, 1988).

— L'absence presque totale de Lombriciens dans la station 3 doit avoir pour cause la pente accusée (Bouché, 1972) de la rive du lac à cet endroit (Pl. I : 7). Seul le ripicole *E. tetraedra* peut y persister.

— 2 espèces seulement sont communes aux stations 1, 2 et 4 : il s'agit de l'endogé *A. caliginosa* et de l'épianécique *L. terrestris*. Par leur faculté à explorer une partie du profil (*A.c.*) en y persistant éventuellement en léthargie (Michon, 1954; Bigot, 1963) ou leur aptitude à creuser en profondeur (*L.t.*) pour rester dans les horizons humides proches de la nappe phréatique (Grégoire, 1982), ces deux Lombriciens ont la répartition la plus étendue.

— La localisation du straminicole *L. castaneus* aux stations 1 et 4 relève d'une adaptation aux accumulations temporaires de matières organiques (facteur anthropique). La présence exclusive de l'épiendogé *A. rosea* à la station 2 s'explique par un preferendum de type prairie riveraine (Bouché, 1972; Védovini, 1973).

— La présence d'*E. tetraedra* le long des bras temporaires du Verdon (station 1, Pl. I : 3) ou le long des rives concaves (station 3 et 4, Pl. I : 8 et 10) soumises aux effets du courant de renouvellement des eaux (Grégoire, 1982) résulte d'un transport par l'eau comme cela a déjà été constaté chez cette espèce (Ward, 1976; Schwert et Dance, 1979).

Planche I. — 1, 5, 7, 9, stations 1, 2, 3, 4 en période de marnage; 2, 6, 8, 10, stations 1, 2, 3, 4 en période de remplissage maximum; 3, bras temporaire du Verdon (st. 1) bordé de faciès variés favorisant la diversité du peuplement Arthropodien; 4, piétinement de troupeau en transhumance (st. 2) déterminant une faible diversité de la population Lombricienne.

1, 5, 7, 9, loc. 1, 2, 3, 4 during the low water level; 2, 6, 8, 10, loc. 1, 2, 3, 4 during the high water level; 3, temporary flow of the Verdon river (loc. 1) with alluvions of different types promoting an high diversity of the Arthropodian population; 4, trampling by moving of flock (loc. 2) promoting a low diversity of earthworm population.

1.2. Les Arthropodes

1.2.1. Composition spécifique

L'inventaire global de la faune des Arthropodes épigés réunit 55 espèces (Tabl. II). Certaines ne se trouvent dans les biotopes de rive que poussées par les nécessités alimentaires, telles les Fourmis *Formica cinerea*, et *F. nigricans* ou les Araignées *Drassodes lapidosus* et *Lycosa albofasciata* dont il est fréquent de rencontrer quelques individus sur les rives des eaux stagnantes ou courantes. Par contre des espèces comme *Dorcadion fuliginator* et *Lixus trivittatus* doivent être considérées comme franchement accidentelles.

Parmi les ripicoles s. str. (28 espèces) :

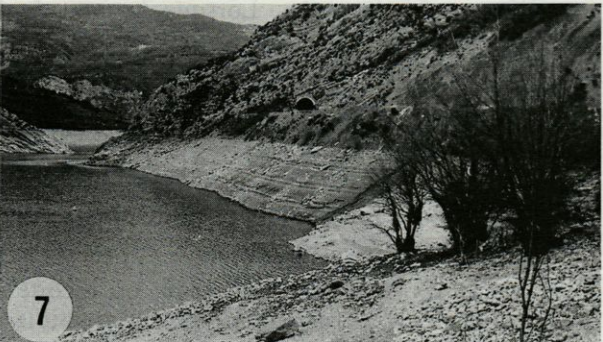
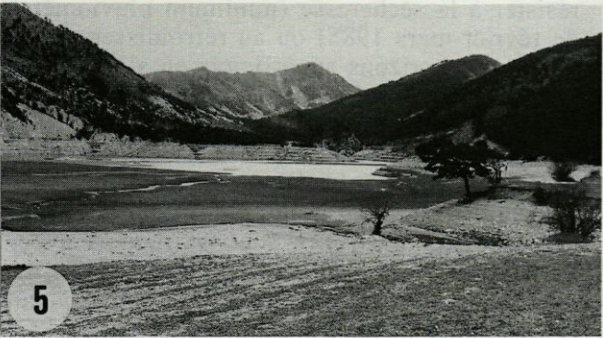
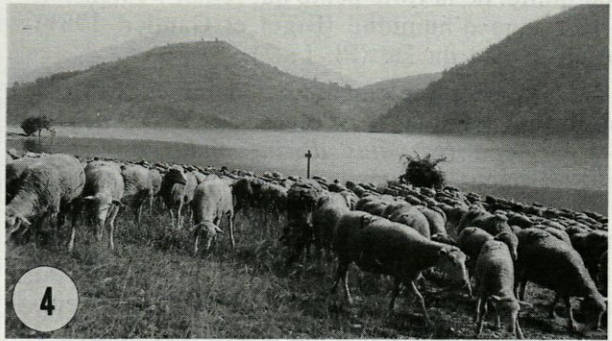
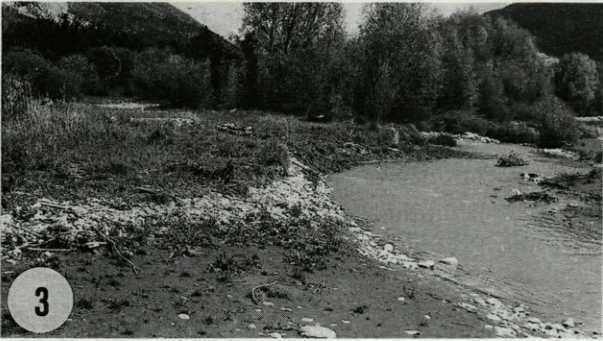
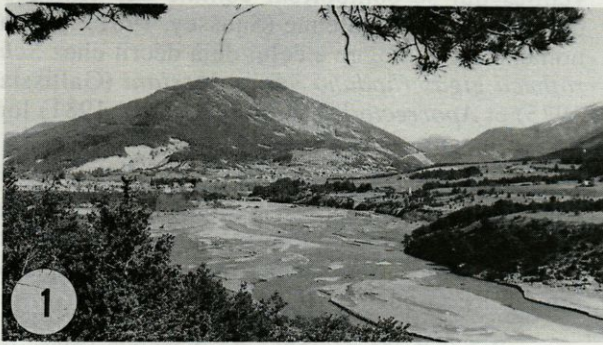
— Les Araignées sont bien représentées avec des espèces euryzones comme *Pardosa proxima* ou avec des espèces inféodées à un substrat particulier : *Oedothorax fuscus*, *Pardosa morosa*.

— La variété des Coléoptères rencontrés est en relation avec la nature même d'une retenue où les rives subissent des mouvements du niveau des eaux en rapport avec les débits entrant et sortant :

* A côté des espèces comme *Emphanes latiplaga*, *Philonthus rufimanus*, *Zorochrus dermastoides* qui recherchent les bords d'eau courante, on trouve par opposition des espèces comme *Trepantes articulatus*, *Phila obtusum*, *Chlaenius vestitus* qui se localisent près des eaux stagnantes.

* Avec 7 espèces, le genre *Peryphus* est moyennement diversifié : ce genre compte 11 espèces sur la partie moyenne de l'Ouvèze (Bigot et Gautier, 1982) et 11 espèces également sur le haut Guil et ses affluents (Bigot, observations personnelles). Ces rivières étant caractérisées par des eaux vives et aérées, nous voyons se confirmer ici nos observations précédentes sur le preferendum des *Peryphus* (Bigot et Gallissian, 1988).

— De par sa situation géographique, il faut enfin noter que les bords du lac de Castillon ont un peuplement caractérisé par des éléments de moyenne montagne : *Pardosa morosa*, *Principidium punctulatum*, *Peryphus conformis*, *P. fasciolatus*, *P. coeruleus*. L'effet de l'altitude se manifeste peu puisqu'une seule espèce appartient à la haute montagne : *Synechostictus ruficornis*.



1.2.2. Répartition

Au niveau des stations, nous pouvons retenir que :

— la variété de la faune (17 espèces ripicoles) et l'importance des populations observées dans la station 1 est en rapport avec la diversité des substrats, vases, limons, galets (Bigot et Gautier, 1981), rencontrés par les bras temporaires du Verdon durant leurs variations de tracé (Pl. I : 1).

— la diminution du nombre des espèces récoltées (7 ripicoles) à la station 3 est à rapprocher de l'existence d'un seul substrat et, dans une certaine limite, de la forte pente qui réduit l'extension de la frange d'humidité (Bigot et Gautier, 1981) liée au niveau du lac (Pl. I : 7).

— 2 espèces seulement sont communes aux 4 stations; il s'agit du ripicole s. str. *P. morosa* et de l'eurytope *Harpalus distinguendus* qui semblent les mieux adaptés à un milieu de bord d'eau où l'interface air-eau-sol se déplace continuellement.

— La récolte d'un unique individu d'*Arctosa variana* à la seule station 2 et d'un unique exemplaire de *Nebria psammodes* à la seule station 3 pourrait indiquer la limite altitudinale supérieure de ces 2 espèces dont les populations sont toujours bien représentées plus en aval (Bigot et Gallissian, 1988). *A. variana*, sur les bords du lac de Sainte-Croix-du-Verdon (477 m) a une densité de 1,2 ind./m² alors que cette densité peut atteindre à Cadenet, sur la Durance (160 m), 40 ind./m². *N. psammodes* est un ripicole planitiaire qui, d'après nos relevés de terrain, paraît restreindre son aire actuellement aux stations non polluées de moyenne altitude.

2. Influence du marnage

Au cours des prélèvements, nous avons pu observer une répartition de la faune ripicole en fonction du marnage.

2.1. Les Lombriciens

— De juin à octobre 1988, le lac est proche de/ou à sa cote maximale. L'avancée de l'eau s'accompagne de la remontée de la nappe phréatique (Grégoire, 1982) et les rives offrent des conditions édaphiques favorables au développement des vers. En juin 1988, toutes les espèces rencontrées à Castillon sont présentes et, pour certaines, les effectifs dénombrés montrent une proportion notable d'individus juvéniles, respectivement 45 %, 50 % et 60 % pour *A. rosea*, *L. terrestris* et *A. caliginosa*. Parmi les comportements observés :

* La migration en profondeur des adultes d'*A. meridionalis* qui intervient normalement au printemps ne se produit pas et leur entrée en diapause

est retardée. Parallèlement, l'activité des vers juvéniles qui se comportent comme des endogés à quiescence est maintenue (Saussey, 1981). Ce phénomène est analogue à celui déjà décrit chez *Scheurotheca gigas rhodana* var. *gallissiani* (Gallissian, 1975) et *Aporrectodea giardi* (Saussey, 1981) lorsque la teneur en eau du sol reste élevée.

* L'activité des adultes de *L. castaneus* est circonscrite aux biochores humides et organiques temporaires (fréquentation humaine d'où déchets) dont la colonisation est permise par leur aptitude migratoire (Bouché, 1976).

— Pendant les périodes de marnage (mars-mai 1988; nov. 1988), le bord de l'eau s'établit dans une zone de sédimentation variable dont la teneur en eau diminue dès que la frange capillaire s'éloigne alors que s'ouvrent les fentes de retrait (Pl. I : 3, 5, 7, 9). Les transects réalisés dans la zone découverte établissent la distribution suivante :

* A la limite supérieure atteinte par les eaux en juin 1988, *L. castaneus* disparaît (résistance par enkystement au stade cocon : Bouché, 1977) tandis que persistent *A. rosea*, *A. caliginosa*, *A. meridionalis* et *L. terrestris*. Ces Lombriciens peuvent résister à la sécheresse (minimum pluviométrique de février-mars 1988) ou au refroidissement (nov. 1988) des horizons superficiels en s'enfonçant en profondeur (*A. caliginosa*, *A. meridionalis*, *L. terrestris*) ou en entrant en état de vie ralentie (hibernation d'*A. rosea* : Bouché, 1972). Dans le cas de *L. terrestris* (Tabl. III A), qui doit obligatoirement vivre en horizon humide (Bouché, 1984), les déplacements verticaux sont en rapport avec les variations du niveau du lac, donc de la nappe phréatique (Grégoire, 1982), les Vers trouvant à sa proximité le taux d'humidité nécessaire à leur survie en période sèche. Lorsque la cote du lac est proche du maximum, l'humidification des couches superficielles du sol, par infiltrations de l'eau de gravité après les pluies, permet la remontée des vers sous/à la surface du sol (tendance épigée). La « disparition » de *L. terrestris* au moment du marnage n'est qu'un artefact soulignant les limites de la méthode éthophysique pour la récolte de l'espèce (Bouché, 1982).

* Dans les limites du marnage, on récolte essentiellement *E. tetraedra*. Ce taxon amphibie est entraîné par les déplacements de l'eau et peut survivre temporairement dans les fentes de retrait comblées par les laisses organiques. Quelques *A. caliginosa* et *A. meridionalis* peuvent également se rencontrer dans la partie haute de la zone marnée jusqu'à 10 m du niveau maximum. Il s'agit là de Vers entraînés accidentellement par le ruissellement des eaux de pluie ou par les mouvements de l'eau à son niveau haut et capables de résister à la sécheresse (quiescence ou diapause) comme à une immersion temporaire (Bigot et Gallissian, 1988).

2.2. Les Arthropodes

Les avancées de l'eau sur les rives du lac sont à l'origine de modifications de la physionomie des berges par submersion et action mécanique. Si certaines espèces de *Peryphus* comme *P. fasciolatus* peuvent résister à une immersion temporaire en se réfugiant sous les pierres, les autres Trechidae, bons voiliers, se garantissent d'une montée de l'eau par leur envol pour regagner la terre ferme, les Araignées Lycosidae (*Pardosa morosa*, *P. proxima*), qui se déplacent aisément sur l'eau et sur le sol, n'hésitent pas à se lancer dans le courant tandis que *Stenus bipunctatus* (Coléoptère Staphylinidae) doit, comme tous les *Stenus* (Jarrige, 1945), pouvoir sécréter une substance modifiant la tension superficielle de l'eau, lui permettant ainsi de progresser à la surface de l'eau.

Pendant le marnage, les fluctuations de niveau sont telles que les interfaces air-eau-sol occupent successivement tous les substrats constituant le fond de la retenue (Pl. I : 3, 5, 7, 9). Lorsque le marnage est inférieur ou égal à 500 m, les Coléoptères se regroupent en volant vers les zones restant encore humides et les Araignées suivent les niveaux successifs de la frange capillaire, d'une manière quasi instantanée. Aux moments les plus secs (mars 1988), ces déplacements s'accompagnent de l'enfouissement sous les cailloux, les laisses organiques et dans les fentes de retrait. Toutefois dans ce mouvement de recul de l'eau, l'émergence de substrats différents sélectionne des peuplements qui ne sont pas identiques. C'est ainsi que *P. morosa*, dont le preferendum est le gravier, voit ses effectifs augmenter lorsque le rivage se trouve être sur ce milieu. Par opposition, le nombre des individus appartenant aux espèces euryzones (*P. proxima*, *Trochosa ruricola*) varie peu. Lorsque l'amplitude du marnage atteint 1 km, les Arthropodes disparaissent des dernières zones découvertes (vase noire).

3. Structure du peuplement

3.1. Abondance relative des espèces

Les valeurs de ce coefficient écologique appliqué au peuplement global (Tabl. III B) montrent que, parmi les 4 espèces dominantes, 3 appartiennent aux Lombriciens et une seule aux Arthropodes. Parmi ces dominants, 2 espèces sont des ripicoles s. str., *P. morosa* et *E. tetraedra*. Un seul Lombricien ripicole s. str. (*L. terrestris*) et un seul Arthropode ripicole (*P. scapularis*, dominant en moyenne et haute altitude) se classent parmi les 6 espèces influentes. L'examen séparé de chacun des 2 peuplements indique de plus que, dans le peuplement arthropodien, le nombre des espèces résidentes est très nettement supérieur à celui des

Tabl. III. – A, Migrations verticales de *L. terrestris* en fonction des variations de niveau du lac et des précipitations (..., chute de neige). Fo, épandage du formol; Bm20, bêcheage et tri manuel jusqu'à – 20 cm. B, Abondance relative des espèces du peuplement.

A, Vertical migrations of *L. terrestris* according to changes in water level and rainfalls (during month of sample, during 5 days before sample, ..., snowfall). Fo, formalin application, Bm20, soil sampling to 20 cm and hand sorting. B, Relative abundance of the population for the specimens.

Relevés/dates	Cotes	Hauteur de pluie (en mm)		% H ₂ O sol (-10cm)	Fo	Bm20
		dans le mois du relevé	dans les 5 j. précédant le relevé			
A 13.10.87	878,6	160	78,4	21,5	+	+
B 21.03.88	854,9	50	0	16,8	0	0
C 09.05.88	874,6	154	32,4	19,6	0	0
D 23.05.88	877,2	144	15,7	19,8	0	+
E 21.06.88	879,2	140	80	23,4	+	+
F 21.11.88	876,2	44	5,4	31,6	0	+

Espèces	Vers + Arthropodes	
	Vers	Arthropodes
<i>A. caliginosa</i>	27,69	57,80
<i>P. morosa</i>	15,38	29,53
<i>A. rosea</i>	6,15	12,84
<i>E. tetraedra</i>	5,71	11,93
<i>H. distinguendus</i>	4,39	8,43
<i>S. bipunctatus</i>	3,52	6,75
<i>A. meridionalis</i>	3,52	7,34
<i>L. terrestris</i>	3,08	6,42
<i>P. scapularis</i>	2,64	5,06
<i>F. auricularia</i>	2,42	4,64
<i>P. conformis</i>	1,54	2,95
<i>F. nigricans</i>	1,32	2,53
<i>O. fuscus</i>	1,10	2,11
<i>D. lapidosus</i>	1,10	2,11
<i>P. proxima</i>	1,10	2,11
<i>E. latiplaga</i>	1,10	2,11
<i>P. decorus</i>	1,10	2,11

autres catégories (89,4 % du total dont 85,7 % de ripicoles s. str.). En tête des taxons constituant les populations dominantes de chaque communauté, nous trouvons *A. caliginosa* (126 individus sur un total de 218 Vers) et *P. morosa* (70 individus sur un total de 237 Araignées). *A. caliginosa* se classe au premier rang par son aptitude à persister dans les milieux de bord d'eau aux conditions abiotiques instables.

3.2. Diversité spécifique

3.2.1. Au plan stationnel

La station 3, constituée par un milieu homogène de cailloux roulés sur forte pente et fermée du côté terre par un surplomb de 1,5 m de haut, est inaccessible aux populations continentales. Elle porte la communauté la plus faiblement diversifiée ($H = 2,07$ bits), presque exclusivement représentée par des *E. tetraedra* amenés par le courant et par des *P. morosa* se déplaçant le long de la berge.

Dans les autres stations :

— au niveau du peuplement global, les stations 1 et 4 s'opposent par leurs populations homogènes mieux structurées ($H = 3,78$ bits et $H = 3,42$ bits) et mieux stabilisées ($E = 77,83$ % et $E = 73,58$ %) à la station 2 à l'homogénéité plus faible ($H =$

2,14 bits) et à la stabilité précaire ($E = 50,29\%$). Ces 2 groupes de stations diffèrent en effet par leurs caractéristiques abiotiques.

— Dans le cas des stations 1 et 4 les valeurs voisines de H et de E impliquent une structure de peuplement sensiblement identique en rapport avec la variété des substrats sur pente plus faible. Toutefois l'apport du Verdon se manifeste à la station 1 par un pourcentage élevé d'individus ripicoles s. str. (80 %); à la station 4, ce pourcentage est inférieur de moitié (37 %), en relation avec l'arrivée d'éléments provenant de la bordure forestière.

— Dans le cas de la station 2, le peuplement lombricien de faible diversité ($H = 1,04$ bit) et de faible équitabilité ($E = 65,83\%$) détermine les faibles valeurs du peuplement global ($H = 2,14$ bits et $E = 50,29\%$). Par contre la communauté arthropodienne présente une forte équitabilité ($E = 89,72\%$).

En ce qui concerne les Vers, la faible diversité de cette faune s'explique par la nature du milieu d'étude, une pelouse de berge où les espèces de Lombriciens sont peu nombreuses mais les effectifs parfois importants. On peut aussi supposer une adaptation de certains taxons aux conséquences du marnage (« disparition » des *L. terrestris* lorsque le niveau de l'eau baisse) ou un impact local (piétinement des troupeaux en transhumance : Pl. I : 4).

Pour les Arthropodes, le rapport du nombre d'individus ripicoles s.str. au nombre total des individus est beaucoup plus faible dans la station 2 (53,3 %) que ce même rapport dans la station 3 (83,3 %). Il y a donc au niveau de cette station 2, établie sur faible pente, un apport de populations exogènes complétant le noyau – ou cénon – des espèces ripicoles.

3.2.2. Au plan temporel

La succession dans le temps montre des valeurs de coefficients de diversité et d'équitabilité supérieurs à 80 % (faune globale, Lombriciens et Arthropodes confondus) à l'exception des relevés effectués en mai (forte fréquentation des bords du lac à cette période) et en novembre (période de gel).

Cette relative uniformité dans le temps du fonctionnement du peuplement global des Lombriciens et des Arthropodes tient au fait que ce peuplement est entretenu, pendant la saison humide, par un maximum des populations de Lombriciens et, pendant la saison sèche, par un maximum des populations d'Arthropodes (influence du marnage et des précipitations : Tabl. I et Tabl. III A).

3.3. Analyse factorielle des correspondances

Une analyse factorielle des correspondances (logiciel Datavision; Roux, 1985) permet de véri-

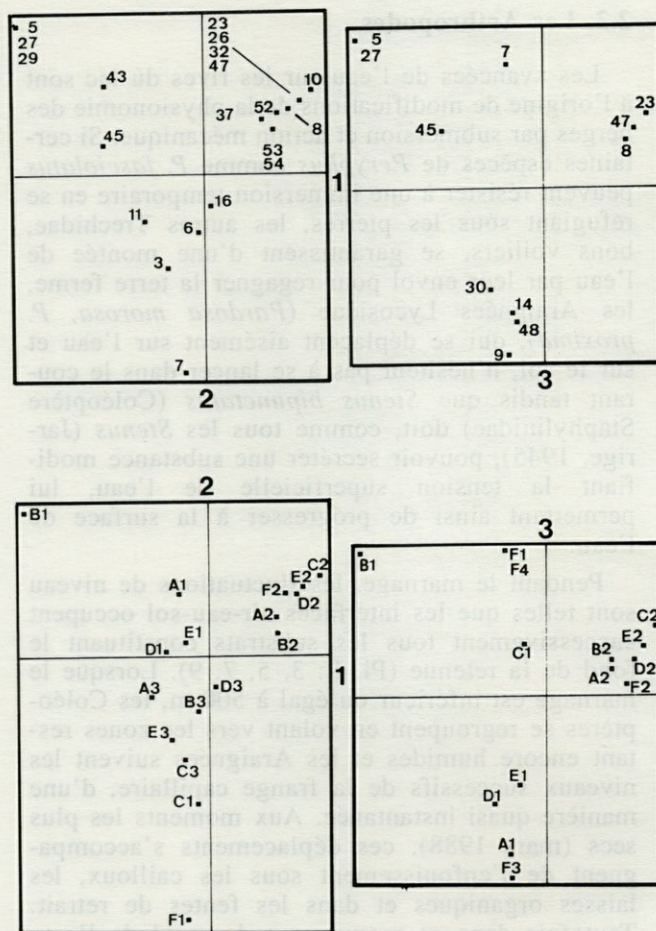


Fig. 2. — Plan factoriel des espèces et des stations sur les axes 1, 2 et 3 d'après une A.F.C. A1, relevé A à la station 1; B1, relevé B à la station 1;... C3, relevé C à la station 3...

Ordination of species and stations along 1st, 2d and 3d axes resulting from F.C.A. 3 : *D. lapidosus*, 5 : *P. proxima*, 6 : *P. morosa*, 7 : *T. ruricola*, 8 : *A. variana*, 9 : *L. albofasciata*, 10 : *O. sabulosus*, 11 : *N. psammodes*, 14 : *P. conformis*, 16 : *P. coeruleus*, 23 : *S. ruficornis*, 26 : *A. aenea*, 27 : *C. vestitus*, 29 : *S. bipunctatus*, 30 : *S. guttula*, 32 : *Ph. rufimanus*, 37 : *Z. dermestoides*, 43 : *S. arenicola*, 45 : *F. cinerea*, 47 : *F. auricularia*, 48 : *E. tetraedra*, 52 : *A. rosea*, 53 : *A. caliginosa*, 54 : *L. terrestris*. A1, A sample at loc. 1; B1, B sample at loc. 1;... C3, C sample at loc. 3...

fier les principaux résultats obtenus (fig. 2). La matrice soumise à l'analyse est constituée de 56 lignes (espèces) et de 24 colonnes (relevés).

Les 3 premiers axes apportent seulement 30,19 % de l'information : cette faible valeur montre que tous les facteurs d'environnement interviennent de façon relativement équilibrée avec, au plan écologique, l'influence du substrat, de la pente et du marnage.

L'axe 1 (inertie : 10,86 %) est un axe édaphique de diversité de substrats. Sur cet axe, se localise,

au pôle -, un écosystème (station 1) constitué de nombreux substrats se diversifiant naturellement ou artificiellement (impact d'aménagements) avec 2 espèces exogènes seulement *Stenus bipunctatus*, *Formica cinerea* et, parmi les espèces ripicoles s. str., les 2 espèces déterminantes *Pardosa proxima* et *Chlaenius vestitus*.

S'oppose, au pôle +, un milieu de berge avec 2 substrats (station 2). Sur les 9 espèces déterminantes, 4 sont des espèces exogènes (*Aporrectodea rosea*, *Ommatoiulus sabulosus*, *Forficula auricularia*, *Amara aenea*) qui montrent bien le courant de colonisation entretenant le peuplement de ce milieu. Les espèces ripicoles s. str. sont représentées par *Lumbricus terrestris*, *Arctosa variana*, *Synechostictus ruficornis*, *Philonthus rufimanus*, *Zorochrus dermestoides*.

Sur l'axe 2 (inertie : 10,44 %) s'opposent 5 relevés de la station 3, avec les espèces déterminantes *Drassodes lapidosus*, *Pardosa morosa*, *Nebria psammodes* et *Peryphus coeruleus*, et 6 relevés de la station 2 (cf. espèces citées précédemment sur l'axe 1, pôle +). Il s'agit d'un axe montrant un gradient complexe où entrent la physiologie des stations conditionnant l'état du peuplement global des lombriciens et des Arthropodes dans leurs rapports avec le peuplement de leur environnement; en fait, se manifeste ici le degré de fermeture de la zoocoenose en fonction de la pente et de la nature des substrats.

L'axe 3 (inertie : 8,89 %) prend en compte le marnage par le biais des dates de relevés auxquelles se réfèrent les niveaux du plan d'eau. Les manifestations les plus visibles se situent à la station 1 où les substrats sont les plus variés et où les mouvements du plan d'eau et de la rivière sont particulièrement marqués par les variations du peuplement : s'opposent trois espèces déterminantes (*E. tetraedra*, *P. conformis*, *Stenus guttula*) des relevés de mai, juin et oct. (pôle -) correspondant à un niveau haut, à 3 espèces (*Pardosa proxima*, *Trochosa ruricola*, *Chlaenius vestitus*) des relevés de mars et de nov. (pôle +), effectués dans une période de marnage.

CONCLUSION

L'altitude et l'amplitude du marnage sont les deux facteurs qui interviennent en priorité pour différencier les deux peuplements ripicoles des bords des réservoirs de Castillon et de Sainte-Croix quant à leur composition et à leur structure.

Au niveau du peuplement global, on relève à Castillon une considérable réduction des effectifs qui semble en rapport avec l'implantation de cette retenue dans une région montagneuse. Nous avons pu constater qu'une forte pente déterminait la for-

mation d'une communauté fermée, sans apport ripicole s.l., donc réduite aux seuls ripicoles s. str. La présence d'un obstacle à la dispersion d'individus d'espèces exogènes non ailées d'origine continentale (présence d'un surplomb de plus d'un mètre) est également un facteur de fermeture de la zoocoenose ripicole.

Pour les Vers, la diversité générale est faible. La prédominance de *A. caliginosa* sur toutes les autres espèces est encore plus marquée qu'à Sainte-Croix. Elle s'accompagne d'une diminution de l'abondance des *E. tetraedra* et des *L. terrestris* qui sont les plus sensibles, du fait de leur appartenance à la catégorie des hygrophiles, aux conséquences d'une variation de niveau importante.

Pour les Arthropodes, la réduction des populations de *N. psammodes* et de *A. variana*, comme l'apparition d'une population de *S. ruficornis* caractérise une faune ripicole de transition entre basse et haute montagne, compte-tenu de la localisation géographique de Castillon. De même qu'à Sainte-Croix, la variété des substrats provoque la formation des communautés les plus diversifiées, notamment en ce qui concerne les Lycosidae et les Trechidae.

Vers et Arthropodes répondent au marnage par des stratégies adaptatives semblables à celles rencontrées à Ste-Croix. Toutefois, l'importance des surfaces exondées lors du marnage maximum (en amont du pont St Julien au nord, et à l'ouest du barrage dans le sud de la retenue) s'accompagne ici de la disparition totale de la faune ripicole près du niveau minimum de l'eau. Comme pour la faune benthique des retenues (Lamberti et Nino, 1979; Grégoire, 1982; Gallissian et Lamberti, 1988), nous pouvons souligner l'impact négatif d'un marnage important sur la faune des Lombriciens et des Arthropodes ripicoles de Castillon quand on sait le rôle joué par les Oligochètes dans l'extension de l'interface air-sol (Bouché, 1971 et 1975) et la place tenue par les Araignées dans la chaîne alimentaire (Bigot et Gautier, 1981).

REMERCIEMENTS - Nous exprimons notre reconnaissance à M. Roux qui a eu l'amabilité de nous préciser certains points quant à l'interprétation de l'analyse factorielle. Nos remerciements s'adressent également à J.J. Roccabianca pour son aide dans la réalisation technique de la planche photographique.

BIBLIOGRAPHIE

- BIGOT L., 1963. Observations sur les variations de biomasse des principaux groupes d'invertébrés de la « Sansouire » camarguaise. *Terre Vie* 17 : 319-334.
- BIGOT L. & A. GALLISSIAN, 1988. Les communautés d'Oligochètes *Lumbricidae* et d'Arthropodes ripi-

- coles des interfaces air-eau-sol de la retenue de Sainte-Croix (Bas Verdon, Alpes de Haute-Provence). *Vie Milieu* **38** (3/4) : 311-320.
- BIGOT L. & G. GAUTIER, 1981. Originalité et intérêt écologique de la communauté ripicole et pélophile de surface. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille* **41** : 13-30.
- BIGOT L. & G. GAUTIER, 1982. La communauté des Arthropodes des rives de l'Ouvèze (Vaucluse). *Ecol. Méditer.* **8** (4) : 11-36.
- BIGOT L. & N. POINSOT-BALAGUER, 1978. Influence du pâturage d'une manade de chevaux de race Camargue sur les communautés des Invertébrés d'une « sansouire ». *Rev. Ecol. Biol. Sol* **15** (4) : 517-528.
- BOUCHE M.B., 1971. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrés par le rôle pédobiologique des Vers de terre. In : La vie dans les sols. Aspects nouveaux. Recherches expérimentales, P. Pesson ed., Gautier Villars, Paris, 187-209.
- BOUCHE M.B., 1971 a. Répartition des vers de terre appréciée par le rapport carbone/azote dans les types d'humus en France. In C.R. du IV Colloquium Pedobiologiae, Dijon, septembre 1970, éd. I.N.R.A., *Ann. Zool. - Ecol. anim.* **71** (7) : 481-493.
- BOUCHE M.B., 1972. Lombriciens de France. Ecologie et systématique. *Ann. Zool. Ecol. Anim.* **72** : 1-671.
- BOUCHE M.B., 1975. Action de la faune sur les états de la matière organique dans les écosystèmes. In, Kilbertus et al. Humification et biodégradation, Pieron ed., Sarreguemines, 157-168.
- BOUCHE M.B., 1976. Etude de l'activité des invertébrés épigés prairiaux. I. Résultats généraux et géodrilologiques (*Lumbricidae* : *Oligochaeta*) *Rev. Ecol. Biol. Sol* **13** (2) : 261-281.
- BOUCHE M.B., 1977. Stratégies lombriciennes. In Soil Organisms as components of ecosystems. *Ecol. Bull. Stockholm* **25** : 122-132.
- BOUCHE M.B., 1982. Un exemple d'activité animale : le rôle des Lombriciens. *Acta Oecologica, Oecol. gener.* **3** (1) : 127-154.
- BOUCHE M.B., 1984. Les modalités d'adaptation des Lombriciens à la sécheresse. *Bull. Soc. bot. Fr., Actual. bot.* **131** (2/3/4) : 319-327.
- BOUCHE M.B. & M. BEUGNOT, 1978. Action du chlorate de sodium sur le niveau des populations et l'activité biodégradatrice des Lombriciens. *Phytiatrie - Phytopharmacie* **27** : 147-162.
- BOUCHE M.B. & R.H. GARDNER, 1984. Earthworm functions. VIII. Population estimation techniques. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* **21** (1) : 37-63.
- CHAMPEAU A. et coll., 1982. Les retenues hydro-électriques du Verdon : impact sur la rivière, conséquences du marnage. *Bull. Ecol.* **13** (2) : 203-239.
- GALLISSIAN A., 1975. Les états de vie ralentie chez les Oligochètes terricoles. Le comportement de *Scheurotheca gigas rhodana* (Bouché) var. *gallissiani* observé dans les conditions naturelles. *Rev. Biol. ecol. méditer.* **2** (2) : 9-14.
- GALLISSIAN A. & E. LAMBERT, 1988. Impact du marnage sur la faune benthique de la retenue hydro-électrique de Serre-Ponçon (Hautes Alpes, France) : mise en évidence d'états de quiescence et de diapause provoqués par la dessiccation du milieu chez *Lumbriculus variegatus* (Müller). *Mésogée* **48** : 111-114.
- GREGOIRE A., 1982. Contribution à l'étude hydrobiologique d'une rivière aménagée : le Verdon. Les lacs de barrage et les tronçons de cours d'eau à débit régulé. *Cah. lab. Hydrobiol. Montereau* **13** : 1-172.
- JARRIGE J., 1945. Les *Paederus* de la faune française. *L'Entomol.* **1** : 5-9.
- LAMBERTI E. & A. NINO, 1979. Etude du lac de Serre-Ponçon : domaine benthique. *Rev. Biol. Ecol. Médit.* **3-4** : 256.
- LIDDLE M.J., 1975. A selection review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems. *Biol. Conserv.* **7** : 17-36.
- MICHON J., 1954. Contribution expérimentale à l'étude de la Biologie des Lumbricidae. Les variations pondérales au cours des différentes modalités du développement post-embryonnaire. Thèse d'Etat, Poitiers, 192 p.
- PIEARCE T.G., 1984. Earthworm populations in soils disturbed by Trampling. *Biol. Conserv.* **29** : 241-252.
- SAUSSEY M., 1981. Cycle de reproduction d'un Lombricien anécique : *Nicodrilus giardi* (Ribaucourt). Ses relations avec les facteurs du milieu. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **106** (3) : 269-275.
- SCHWERT D.P. & K.N. DANCE, 1979. Earthworm cocoons as a drift component in a southern Ontario stream. *Canadian Field Naturalist.* **93** (2) : 180-183.
- VEDOVINI A., 1971. Sur les souches Provençales de *Allolobophora rosea* Savigny (*Lumbricidae*). *Bull. Soc. Zool. Fr.* **96** (4) : 541-545.
- VEDOVINI A., 1973. Systématique, caryologie et écologie des Oligochètes terrestres de la région Provençale. Thèse d'Etat, Marseille, C.N.R.S. A.O. 7792, 156 p.
- WARD J.W., 1976. Lumbricid earthworm populations in a Colorado mountain stream. *South westerns Naturalist.* **21** (1) : 71-78.

Reçu le 30 mai 1990; received May 30, 1990

Accepté le 25 février 1991; accepted February 25, 1991