

**RÉPARTITION DES OLIGOCHÈTES LACUSTRES
DU MASSIF DE NÉOUVIELLE (HAUTES-PYRÉNÉES)
AVEC LA DESCRIPTION
DE *PELOSCOLEX PYRENAICUS*, N. SP.**

par J. JUGET¹ et N. GIANI².

Les lacs du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées) hébergent une vingtaine d'espèces d'Oligochètes, en majorité ubiquistes ou holarctiques. Une espèce nouvelle est décrite, *Peloscolex pyrenaicus*, biogéographiquement et écologiquement proche de l'espèce *Peloscolex velutinus*, fréquente dans la zone profonde des lacs subalpins. Quantitativement, les Tubificidae accusent les plus fortes densités moyennes de peuplement, suivis dans l'ordre par les Naididae, les Enchytraeidae et les Lumbriculidae.

Les pourcentages de similitude entre les communautés en provenance des différentes stations et les indices d'association interspécifique ont été calculés. Les communautés d'Oligochètes sont échelonnées en fonction de deux gradients, l'altitude et la profondeur. Cette sériation, conditionnée par les facteurs climatiques et édaphiques, affecte la répartition qualitative et surtout quantitative des communautés benthiques.

**The systematics and distribution of the oligochaetes
of the Massif de Néouvielle (High Pyrenees), with a description
of *Peloscolex pyrenaicus*, n. sp.**

The lakes of the mountain range of Néouvielle (High Pyrenees) contain about twenty species of oligochaetes, chiefly ubiquitous and holarctic species. A new species is described, *Peloscolex pyrenaicus*, which is biogeographically and ecologically close to *Peloscolex velutinus*, and is frequent in the deeper zone of subalpine lakes. Quantitatively, the Tubificidae form the highest mean density in the population, followed in order by the Naididae, Enchytraeidae and Lumbriculidae. The percentages of similarity between the communities originating from the different stations and the interspecific indices of association have been calculated. The oligochaete communities are arranged in a series as a function of two gradients, altitude and depth. This series, conditioned by climatic and edaphic factors, affects the qualitative and especially the quantitative distribution of the benthic communities.

1. Département de Biologie Animale et Zoologie, Université Claude-Bernard, Lyon I, 43, boulevard du 11-Novembre-1918, 69621 Villeurbanne.

2. Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, 31077 Toulouse Cedex.

Le peuplement benthique des lacs du massif de Néouvielle a fait l'objet de nombreuses études. Elles concernent essentiellement les Chironomides (Laville 1971) et les Crustacés (Rey 1968, Rey et Dupin 1973a et 1973b). Les Oligochètes, qui forment avec les Chironomides la presque totalité du benthos de ces lacs, sont encore à ce jour peu connus dans les Pyrénées. Brinkhurst (1967), dans la Limnofauna Europaea, ne signale pour cette zone qu'une seule espèce : *Nais variabilis*. Laville (1971) a dressé un premier inventaire des espèces peuplant le fond de ces lacs, d'après les déterminations de l'un d'entre nous, effectuées à l'occasion de deux campagnes de prélèvements en août 1969 et août 1970.

Au cours de l'été 1973 nous avons repris et approfondi ces premières investigations dans sept des nombreux lacs du massif de Néouvielle. Au total une dizaine de lacs ont été prospectés.

1. — MILIEUX ET MÉTHODES

1.1. — Milieux.

1.1.1. — SITUATION.

Le massif de Néouvielle, de nature granitique, s'étend sur plus de 400 km², dans les Pyrénées centrales. L'action des glaciers a déterminé la présence de nombreuses ruptures de pente avec formation de cuvettes où se sont installés de nombreux lacs comme en témoigne la carte hydrographique de la haute vallée d'Aure (fig. 1). Deux des lacs que nous avons étudiés — lacs d'Aumar et d'Orédon — se situent dans le bassin d'Orédon à l'ouest. Le lac Supérieur, le lac de l'Ile, le lac Long, le lac d'Anglade et le lac Inférieur se localisent dans le vallon d'Estibère; le lac Vert et le lac de Port-Bielh se trouvent plus à l'est dans le vallon du même nom, et le lac de l'Oule dans le bassin de l'Oule.

1.1.2. — PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES.

Ces lacs d'origine glaciaire s'échelonnent entre 1 819 m (Oule) et 2 325 m (Lac Supérieur d'Estibère) d'altitude. Un barrage artificiel rehausse le niveau des lacs d'Aumar, d'Orédon et de l'Oule.

La morphométrie et les caractères physico-chimiques de ces lacs, à l'exception de ceux d'Aumar, d'Orédon et de l'Oule, ont fait l'objet d'une étude approfondie (Capblancq et Laville 1968). Nous rappellerons brièvement les caractéristiques essentielles de ces milieux. Les principales propriétés physiques sont regroupées dans le tableau I.

Tous ces lacs sont gelés 6 à 7 mois par an, de novembre à juin. En été les eaux sont saturées ou sursaturées en O₂, mais au cours

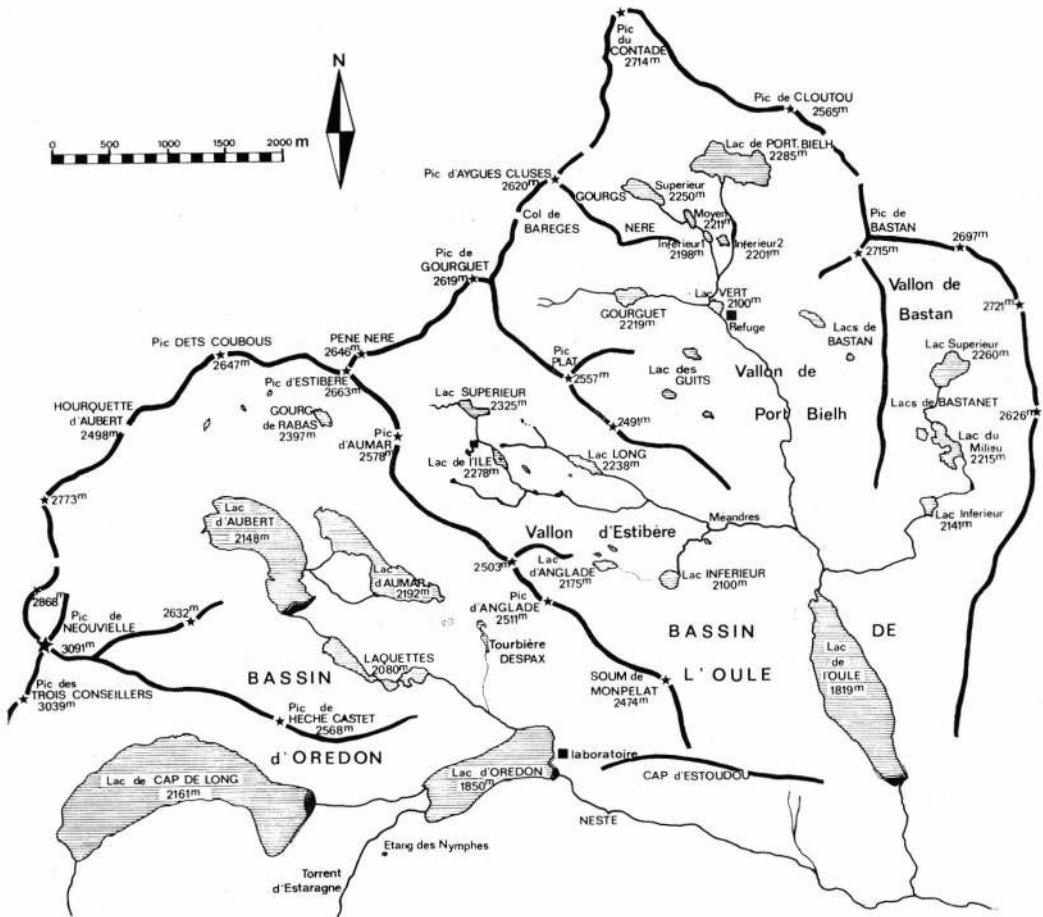


FIG. 1. — Carte schématique du Bassin de Couplan dans le massif de Néouvielle d'après les cartes de l'I.G.N. au 1/25 000 (Vielle-Aure 1-2/ 3-4; Campan 5-6/ 7-8).

de l'hiver on constate un important déficit dans la zone profonde du lac de Port-Bielh. Dans les petits lacs, par contre, les conditions d'oxygénation sont bonnes tout au long de l'année.

Les eaux sont faiblement minéralisées et les pH sont toujours basiques. Les sédiments, analysés par Laville (1971) comprennent entre 20 et 50 % de matière organique; les valeurs les plus élevées se rencontrent, en règle générale, dans les lacs les plus bas situés en forêt.

1.2. — Méthodes.

Au cours de l'été 1973, deux séries de prélèvements ont été effectuées à l'aide de la benne Ekman; la première a été réalisée fin juin, immédiatement après le dégel, la seconde en septembre. Lors de ces deux campagnes nous avons prélevé un échantillon à sept profondeurs différentes dans le lac de Port-Bielh; dans les autres lacs seulement trois profondeurs ont été prospectées.

TABLEAU I. — Caractéristiques physiques des lacs étudiés.

	Vallon de Port-Bielh			Vallon d'Estibère				Bassin d'Orédon		
	Lac de Port-Bielh	Lac Vert	Lac Supérieur	Lac de l'Île	Lac Long	Lac d'Anglade	Lac Inférieur	Lac de l'Oule	Lac d'Aumar	Lac d'Orédon
Altitude (m)	2 285	2 100	2 325	2 279	2 238	2 175	2 100	1 819	2 192	1 850
Superficie (ha)	16,5		1,94		2,01	1,12	2,46	62	26,8	50
Profondeur maximale (m)	19	1	3,8	1	3,3	3,2	5	60	15-20	57
Profondeur moyenne (m)	9		1,65		1,6	1,5	2,25			
Température maximale (°C)	14	18,5	15	19	18	20	25			

Les prélèvements ainsi recueillis ont été lavés sur place dans un filet de 200 μ de vide de maille; ils furent ensuite triés sur le vivant. Le matériel récolté en septembre a été déterminé sur le vivant, celui de juin après fixation et conservation au formol.

2. — ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DES OLIGOCHÈTES

2.1. — Liste faunistique.

Lumbriculidae :

- Lumbriculus variegatus* (Müller), 1774
Stylodrilus heringianus Claparède, 1862.

Enchytraeidae :

- Achaeta* sp.
Cernovitoviella atrata (Bretscher), 1903.
Cognettia glandulosa (Michaelsen), 1888
Marionina sp.

Tubificidae :

- Aulodrilus pluriseta* (Piguet), 1906
- Peloscolex ferox* (Eisen), 1879
- Peloscolex pyrenaicus*, n. sp.
- Tubifex ignotus* (Stolc), 1886
- Tubifex tubifex* (Müller), 1774.

Naididae :

- Chaetogaster diaphanus* (Gruithuisen), 1828
- Chaetogaster diastrophus* (Gruithuisen), 1828
- Chaetogaster langi* Brelschner, 1896
- Nais communis* Piguet, 1906
- Nais simplex* Piguet, 1906
- Specaria josinae* (Vejdovsky), 1884
- Uncinaiis uncinata* (Ørsted), 1843
- Vejdovskiyella comata* (Vejdovsky), 1883.

La plupart des espèces recensées représentent soit des formes cosmopolites, connues de l'Eurasie, de l'Afrique et du continent américain, soit des formes holarctiques; parmi ce dernier contingent figurent *Lumbriculus variegatus*, *Stylodrilus heringianus*, *Cernovitoviella atrata*, *Cognettia glandulosa*, *Peloscolex ferox*, *Specaria josinae*, *Uncinaiis uncinata*. Il convient également de noter que certaines des espèces citées, *Lumbriculus variegatus*, *Cernovitoviella atrata*, *Cognettia glandulosa*, *Uncinaiis uncinata*, *Vejdovskiyella comata* manifestent, conformément aux données publiées dans la littérature, une préférence marquée pour les mares et les lacs de tourbières.

2.2. — Description de *Peloscolex pyrenaicus* n. sp. (fig. 2).

Ver de coloration rougeâtre, rappelant par sa forme l'espèce *Tubifex tubifex* avec lequel il cohabite et peut être facilement confondu au stade immature, malgré une taille plus réduite et ses mouvements moins vifs.

Longueur du corps de 9 à 15 mm.

Diamètre maximum (au niveau du clitellum) = 0,4 à 0,5 mm.

Nombre de métamères variant de 50 à 70 environ.

Épiderme de 5 μ environ d'épaisseur, fondamentalement dépourvu du revêtement de papilles cutanées caractéristiques du genre *Peloscolex*, mais capable de sécréter un manchon amovible constitué de particules étrangères agglutinées par du mucus.

Prostomium conique de petite taille, atteignant 100 à 140 μ de largeur à sa base et 70 à 100 μ de longueur.

Formule sétale :

(I) II - III (1) 2 - 5	I-II 2-3 II - III 2 - 3 I 1 - 2
(1, 2) 3 - 5 (6)	I (I) 3 - 5 2-3

Faisceaux dorsaux avec soies capillaires au nombre de 2 à 3 par faisceau, en règle générale, dans les segments préclitelliens et de 1 à 3 dans les segments postérieurs, et crochets pectinés ou bidentés au nombre de 2 à 5 dans les segments antérieurs et 1 à 3 dans les segments postérieurs. Les soies capillaires sont dépourvues de denticules latéraux et les plus longues ne dépassent pas 200 - 210 μ de longueur. Les crochets dorsaux antérieurs atteignent jusqu'à

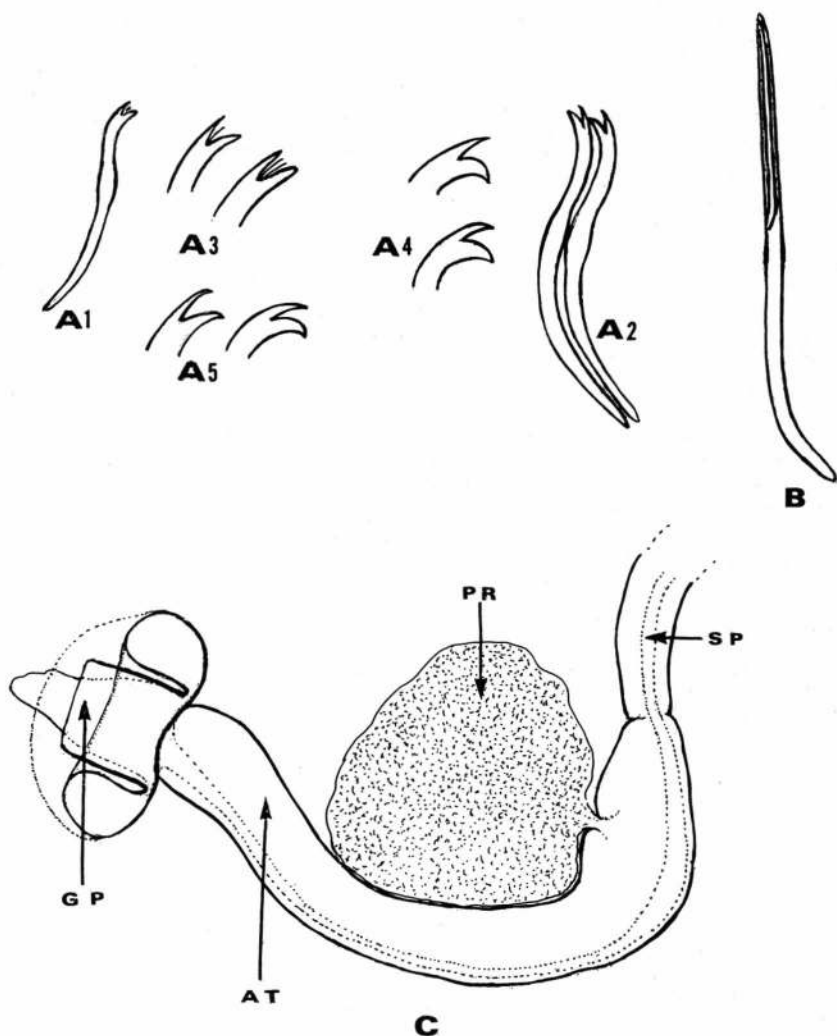


FIG. 2. — *Peloscolex pyrenaicus* n. sp. - A. Soies ordinaires : 1. Crochet dorsal antérieur (segment IV), 2. Crochets ventraux (segment XI), 3. Crochets pectinés (détail), 4. Crochets dorsaux postérieurs (détail), 5. Crochets ventraux (segment IV), détail; B. Soie copulatrice (segment X); C. Appareil déférent mâle : sp : spermiducte, at : atrium, pr : prostate, g.p. : gaine du pénis.

70 μ de longueur et se terminent par deux dents de longueur égale ou sub-égale (l'inférieure étant légèrement plus épaisse), qui divergent faiblement et s'accompagnent accessoirement de 1 ou 2 denticules intermédiaires (crochets pectinés). Les crochets dorsaux postérieurs sont dépourvus de denticules et les 2 dents distales divergent plus fortement, la dent inférieure plus longue et plus épaisse étant rabattue à angle droit sur la hampe de la soie.

Faisceaux ventraux avec, en règle générale, 3 à 5 crochets bidentés (exceptionnellement 6) par faisceau dans les segments antérieurs, ce nombre se réduisant à 2 ou 3 dans la région postérieure du corps. Ces crochets rappellent sensiblement par leur forme les crochets dorsaux post-clitelliens.

Soies copulatrices différenciées en X (soies spermathécales), à raison d'une soie ventrale par faisceau, et comportant une hampe recourbée en crosse à sa base et une partie distale excavée; la longueur de ces soies est de 120 à 130 μ et leur diamètre atteint jusqu'à 4,5 μ . Un massif de cellules glandulaires d'aspect globuleux, de 35 à 40 μ de diamètre, entoure chacune des soies.

Soies copulatrices en XI (soies péniennes), exceptionnellement présentes (moins de 5 % des cas observés), à raison d'une soie ventrale par faisceau, d'aspect semblable aux soies spermathécales, mais plus grêle (L. = 80 μ ; diamètre : 3 μ). Ces soies sont remplacées en règle générale chez les vers sexuellement mûrs par 1 ou 2 crochets d'aspect semblable aux crochets ventraux ordinaires, de 45 à 60 μ de longueur; ces crochets peuvent, chez un certain nombre d'individus, faire complètement défaut.

Cœlomocytes absents.

Anses pulsatiles renflées en cœurs latéraux en VIII.

Intestin revêtu de cellules chloragogènes à compter du septum V/VI et renfermant chez la majorité des exemplaires observés de nombreuses frustules de diatomées (régime alimentaire à dominante algivore). Chez certains vers, les régions antérieure et clitellienne du tube digestif hébergent des Ciliés astomes.

Clitellum occupant les segments X, XI et XII, depuis les soies du segment X jusqu'aux soies du segment XII.

Spermathèques globuleuses sacciformes, à court canal de sortie, débouchant en X, en avant des soies génitales, dans l'alignement des soies latéro-ventrales; chaque spermathèque renferme à maturité de nombreux spermatophores piriformes atteignant jusqu'à 200 μ de longueur.

Conduits déférents mâles comportant chacun un pavillon cilié s'ouvrant sur le septum X/XI, un spermiducte de section homogène de 35 μ de diamètre, aux parois épaisses d'environ 13 μ , un atrium en forme de fer à cheval relié dans sa zone proximale légèrement renflée à une prostate massive; cet atrium atteint près de 300 μ

de longueur (soit environ 1/3 de la longueur du spermiducte) et 60 μ de largeur dans sa partie renflée.

A la jonction de la partie distale de l'atrium et du pénis se trouve une vaste poche vestibulaire circulaire, aux parois fortement épaissies, de 120 à 140 μ de diamètre. Le pénis est protégé par une gaine cuticulaire de forme cylindrique dont les parois de 2 μ environ d'épaisseur sont ornées extérieurement de fines granulations. Cette gaine est souvent déformée ou plissée sur les préparations; son diamètre atteint les mêmes proportions que sa hauteur, soit 45 à 70 μ suivant les individus.

Remarques : le classement par Brinkhurst dans le genre *Peloscolex* d'espèces dépourvues de papilles et de sécrétions cutanées mélangées à des particules étrangères (ex. *Tubifex speciosus* Hrabe, 1931) a alimenté une récente polémique entre ces deux auteurs (Brinkhurst, 1963, 1966, Hrabe, 1964, 1966).

Peloscolex pyrenaicus possède un appareil déférent mâle, une gaine péniale et des soies génitales caractéristiques du genre *Peloscolex* sensu Brinkhurst 1971 à l'opinion duquel nous nous référons ici.

Par sa morphologie, la forme, la taille et le nombre des soies et la structure de l'appareil génital, cette nouvelle espèce se différencie de toutes les espèces de Tubificidae décrites à ce jour.

Du point de vue biogéographique, elle s'apparente à l'espèce européenne *Peloscolex velutinus* connue d'Europe centrale et occidentale et qui cohabite avec l'espèce *Peloscolex ferox* dans plusieurs grands lacs subalpins en bordure de la chaîne alpine (lac Léman, lac de Constance, lac de Zurich, lac de Neuchâtel, lac de Thoune, lac de Lugano). Dans l'état actuel de nos connaissances, on peut la considérer comme une espèce endémique propre à la chaîne pyrénéenne.

3. — RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE DES OLIGOCHÈTES

3.1. — Répartition qualitative du peuplement et pourcentage de similitude des communautés entre les stations.

Le tableau II précise la répartition des espèces récoltées à différentes profondeurs dans les principaux lacs du vallon d'Estibère, de Port-Bielh, du bassin d'Orédon et du bassin de l'Oule, au cours des campagnes estivales de 1969, 1970 et 1973. En ce qui concerne les Enchytraeidae dont l'inventaire systématique est sans doute incomplet, mention n'est faite que des espèces récoltées en 1969 et 1970, les espèces recueillies au cours de l'été 1973 au lac de Port-Bielh, au lac d'Aumar ainsi qu'aux différents lacs du vallon d'Esti-

bère (fig. 5) n'ayant pas fait l'objet d'une détermination rigoureuse. La figure 3 complète les données du tableau II par une évaluation de l'abondance relative moyenne des principales espèces, calculée à partir de la moyenne des récoltes de juin et de septembre 1973 dans chacun des lacs mentionnés au tableau II à l'exclusion du lac Vert, du lac de l'Île et du lac de l'Oule.

TABLEAU II. — Répartition des oligochètes dans 10 lacs du Massif de Néouvielle.

	Lac de Port-Bielh (2 285 m)	Lac Vert (2 100 m)	Lac Supérieur (2 325 m)	Lac de l'Île (2 278 m)	Lac Long (2 238 m)	Lac d'Anglade (2 175 m)	Lac Inférieur (2 100 m)	Lac d'Aumar (2 192 m)	Lac d'Orédon (1 850 m)	Lac de l'Oule (1 819 m)
LUMBRICULIDAE										
<i>Lumbriculus variegatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Stylodrilus heringianus</i>	+	-	+	-	+	+	+	+	-	-
ENCHYTRAEIDAE										
<i>Achaeta</i> sp.	+									
<i>Cernosvitoviella atrata</i>		+	+							
<i>Cognettia glandulosa</i>	+									
<i>Marionina</i> sp.						+				
TUBIFICIDAE										
<i>Aulodrilus plurisetus</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Pelosclex ferox</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Pelosclex pyrenaicus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tubifex ignotus</i>	-	+	-	-	+	+	+	+	-	+
<i>Tubifex tubifex</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NAIDIDAE										
<i>Chaetogaster diaphanus</i>	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-
<i>Chaetogaster diastrophus</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Chaetogaster langi</i>	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Nais communis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Nais simplex</i>	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-
<i>Specaria josinae</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Uncinaxis uncinata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Vejdovskyella comata</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-

Il ressort de l'analyse du tableau II et de la figure 3 qu'une corrélation positive relie en première approximation le pourcentage d'occurrence des différentes espèces dans les différents lacs et leur abondance relative moyenne : les formes dominantes se recrutent en règle générale parmi les espèces à plus vaste répartition. On notera également la disparition, dans les deux lacs de barrage

d'Orédon et de l'Oule, soumis à d'importantes fluctuations de niveau, du Tubificidae *Peloscolex ferox*, espèce dominante et caractéristique de la zone littorale des autres lacs et d'une espèce de la famille des Naididae, *Specaria josinae*; cette espèce dominante et eurybathe commune à tous les autres lacs étudiés ici est remplacée dans les lacs d'Orédon et de l'Oule par *Uncinai uncinata*, Naididae caractéristique de la zone « littori-profonde » de ces lacs.

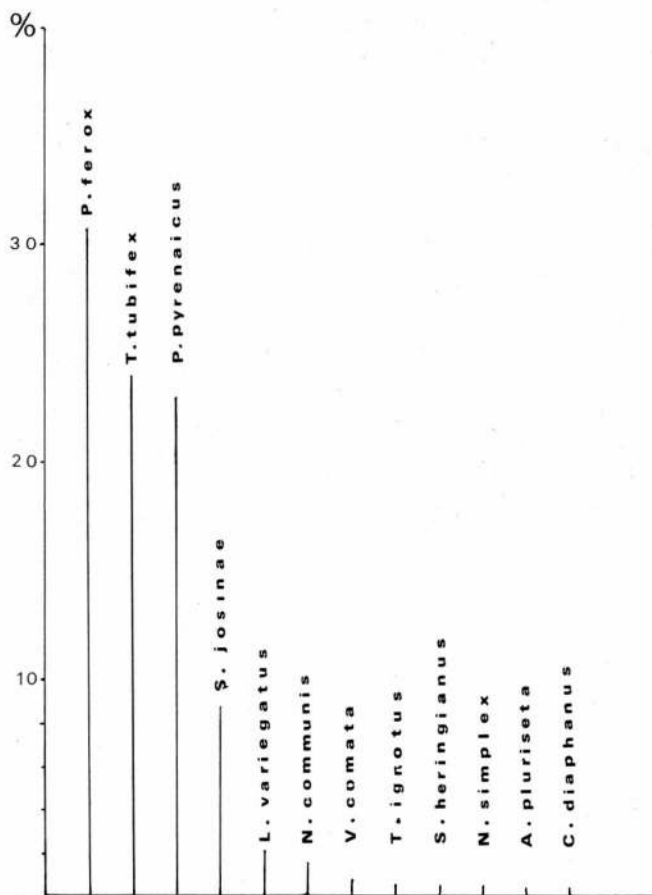


FIG. 3. — Abondance relative moyenne des principales espèces d'Oligochètes dans les lacs du massif de Néouvielle. (Les Enchytraeidae, non figurées, totalisent environ 8 % du peuplement.)

Nous avons cherché à définir le degré d'affinité des peuplements en provenance des divers lacs étudiés par la méthode de l'analyse différentielle. Sur le diagramme de la figure 4 sont comparées deux à deux les stations de la zone « littorale » (< 1 m) et « profonde » (> 1 m) des lacs pour lesquels nous disposions d'un échantillon-

nage faunistique suffisamment représentatif. Les coefficients d'affinité ou pourcentages de similitude (Ps) ont été calculés au moyen de la formule de Jaccard (1902) :

$$Ps = \left[\frac{c}{(a + b) - c} \right] 100$$

où : a = nombre d'espèces totales du groupement a

b = nombre d'espèces totales du groupement b

c = nombre d'espèces communes aux groupements a et b.

Compte tenu des limites de précision de la méthode employée basée sur le seul critère présence - absence des espèces (à l'exclusion des Enchytraeidae) et du choix arbitraire des deux classes bathymétriques retenues, il est possible de dégager de la lecture du diagramme les conclusions suivantes :

a) Un premier grand ensemble se détache sur le diagramme, correspondant à l'ensemble des lacs naturels prospectés, y compris le lac d'Aumar (groupes 1, 2 et 3). Dans cet ensemble, deux noyaux d'affinités se détachent : l'un correspond aux stations littorales du lac de Port-Bielh, du lac Vert, du lac Long, du Lac d'Anglade et du lac Inférieur; l'autre regroupe les stations situées en zone pro-

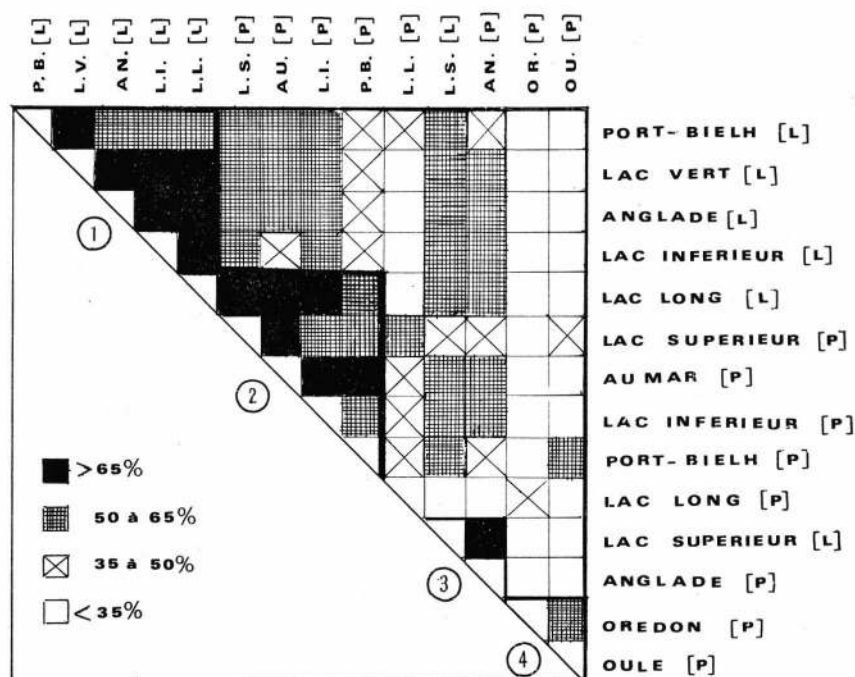


FIG. 4. — Pourcentage de similitude des communautés d'Oligochètes dans les différentes stations. (L) : zone littorale (< 1m); (P) : zone profonde (> 1m).

fonde (> 1 m) du lac de Port-Bielh, du lac Supérieur, du lac Inférieur et du lac d'Aumar. Les deux triangles 1 et 2, matérialisant ces deux noyaux d'affinités sur le diagramme, sont reliés entre eux par l'intermédiaire de la zone littorale du lac Long dont les communautés accusent un pourcentage de similitude élevé ($> 60\%$) avec l'ensemble des stations des deux groupes précités.

La zone littorale du lac Supérieur et la zone profonde du lac d'Anglade constituent un troisième noyau d'affinités relativement individualisé par rapport aux deux groupes précédents.

b) Le diagramme de la figure 4 confirme par ailleurs l'individualité des lacs d'Orédon et de l'Oule par rapport à l'ensemble des autres lacs prospectés, à l'exception toutefois de la zone profonde du lac de Port-Bielh, le plus profond des lacs naturels du Néouvielle; un même pourcentage de similitude est noté ($P_s = 50\%$) entre les stations de la zone profonde de l'Oule et du lac de Port-Bielh et entre celles du lac de l'Oule et du lac d'Orédon.

c) Il importe enfin de souligner, en règle générale, pour chacun des lacs pris individuellement, le degré relativement élevé de différenciation des communautés littorales par rapport à celles de la zone « profonde » (dans les lacs où cette analyse était possible). Inversement, l'inventaire de la faune des lacs pris deux à deux fait ressortir l'existence de fortes affinités ($> 66\%$) soit entre stations littorales, soit entre stations d'eau profonde, soit entre stations littorales et profondes relevant de lacs différents.

Ces résultats confirment en partie les conclusions de Laville (1971) relatives aux communautés de Chironomides lacustres du Néouvielle dont la distribution est fonction de deux gradients, l'altitude et la profondeur. Cet auteur définit en effet une communauté de la zone « littorale » ($p < 1$ m) des lacs alpins (alt. $> 2\,200$ m), une communauté de la zone « profonde » ($p > 1$ m) des lacs alpins, et une communauté de la zone profonde des lacs subalpins (alt. $< 2\,200$ m).

3.2. — Composition quantitative et évolution saisonnière du peuplement.

Cette étude est basée sur les résultats des deux campagnes de prélèvements effectuées en juin 1973, à l'issue de la période de dégel et en septembre 1973, à la fin de la phase de réchauffement estival, dans six des lacs étudiés précédemment (Port-Bielh, lac Supérieur d'Estibère, lac Long, lac d'Anglade, lac Inférieur d'Estibère, lac d'Aumar); une série de prélèvements effectués dans le lac d'Orédon en septembre 1973 complète ces données.

Les résultats sont consignés dans les figures 3, 5 et 6.

3.2.1. DENSITÉ MOYENNE DU PEUPEMENT DANS LES DIFFÉRENTS LACS.

Les figures 3 et 5 révèlent la prédominance numérique des représentants de la famille des Tubificidae par rapport aux trois autres familles (soit, dans l'ordre, les Naididae, les Enchytraeidae et les Lumbriculidae) dans l'ensemble des lacs prospectés.

Les plus fortes densités moyennes sont relevées au lac Long et au lac Inférieur d'Estibère (récoltes de septembre 1973). Le record absolu de densité a été observé dans la zone littorale du lac Inférieur d'Estibère : 18 690 individus/m² (isobathe —0,30 m, septembre 1973). Des peuplements de cette importance témoignent d'un degré de trophie relativement élevé du sédiment. Les sédiments du lac Long et du lac Inférieur d'Estibère se caractérisent par un C/N > 10 que Laville (1971) explique par la présence d'une végétation macrophytique abondante dans la zone littorale de ces lacs ou l'apport de produits exogènes de dégradation de la tourbe (affluents ou sources sous-lacustres).

3.2.2. — RÉPARTITION BATHYMÉTRIQUE.

Le centre de gravité des populations se situe dans la zone littorale des lacs chez les Naididae et les Enchytraeidae. Il est plus fluctuant chez les Tubificidae et les Lumbriculidae. Les représentants de ces deux familles accusent dans le lac de Port-Bielh une distribution hétérobathe avec deux maximums, l'un en zone littorale, l'autre en zone profonde. Ce mode de distribution rappelle assez étroitement celui qui caractérise dans ce même lac les larves de Chironomides (Laville, 1971), et les Entomostracés benthiques (Rey et Dupin, 1973). La présence d'un important herbier à *Nitella flexilis* dans la zone profonde du lac de Port-Bielh au-delà de 7-8 m de profondeur rend compte en particulier de la présence à ce niveau de l'espèce phytophile *Lumbriculus variegatus* qui se rencontre fréquemment en milieu lacustre dans les prairies de Characées.

Signalons par ailleurs l'absence des Tubificidae dans la zone littorale du lac d'Orédon où la forte déclivité naturelle, la présence d'éboulis et les fluctuations importantes de niveau entravent la colonisation du substrat par des espèces limicoles.

3.2.3. — ÉVOLUTION SAISONNIÈRE.

L'évolution au cours de la période estivale des communautés benthiques n'affecte guère la distribution verticale des Naididae, des Enchytraeidae et des Lumbriculidae, dont le centre de gravité des populations reste localisé dans la zone littorale. Il en va différemment, semble-t-il, pour les Tubificidae dont les densités maximales sont notées en zone littorale ou profonde selon la nature des lacs et la période considérée.

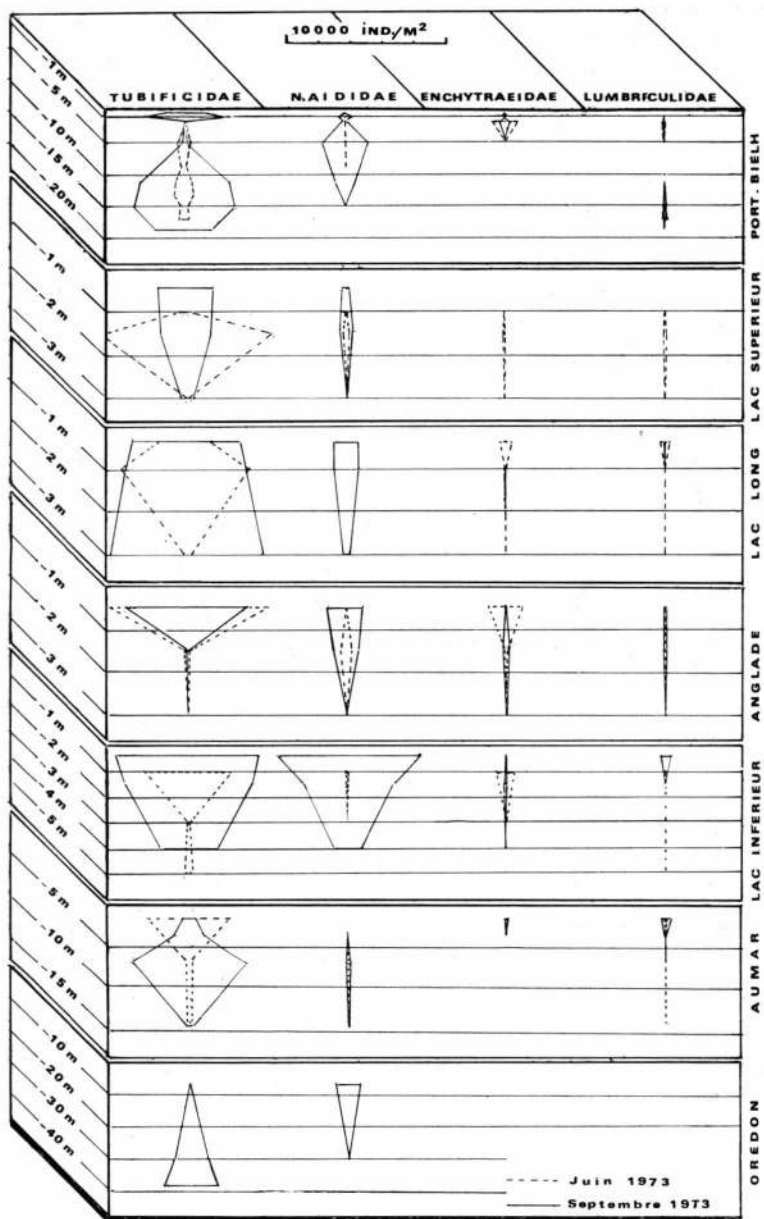


FIG. 5. — Zonation verticale des Tubificidae, Naididae, Enchytraeidae et Lumbriculidae dans 7 lacs du massif de Néouville (juin - septembre 1973).

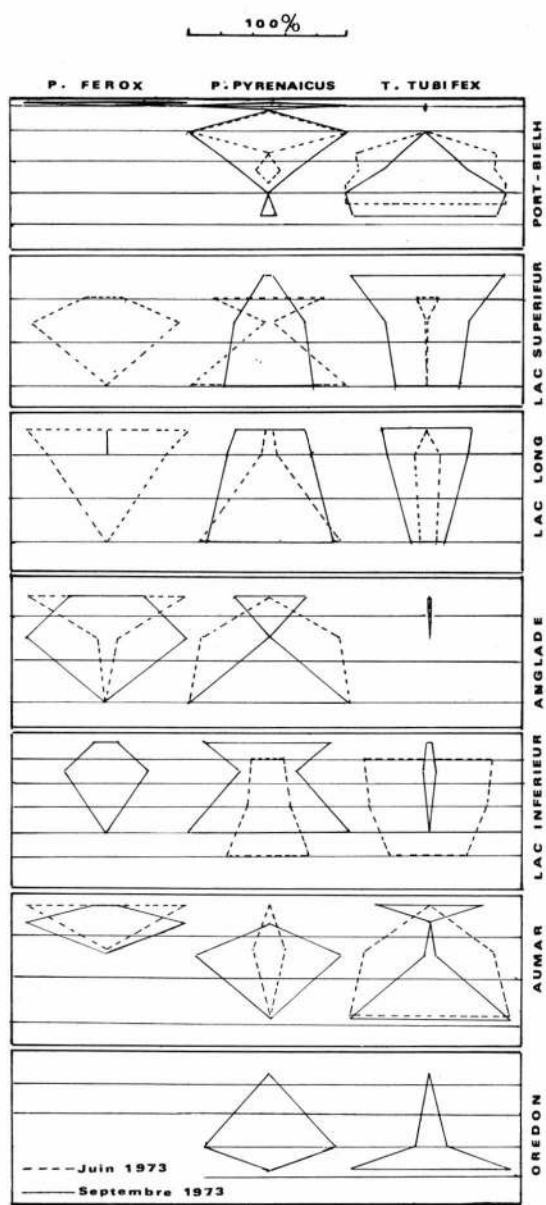


FIG. 6. — Zonation verticale des 3 espèces dominantes de Tubificidae dans 7 lacs du massif de Néouvielle (juin-septembre 1973) : Pourcentages calculés par rapport au total des Tubificidae.

L'évolution comparée des communautés de Naididae et d'Enchytraeidae révèle un antagonisme assez surprenant; les biomasses les plus élevées se situent à l'issue de la période hivernale chez les Enchytraeidae et, au contraire, à la fin de l'été chez les Naididae.

L'accroissement des populations de Naididae au cours de l'été trouve une explication logique dans le fait qu'il s'agit en majorité d'espèces prédatrices vivant aux dépens d'algues vivantes épipéliques et épilithiques (dont Capblancq (1973) a précisé l'importance) ou appartenant au périphyton. Ces Oligochètes trouvent à partir de juin-juillet, dès la reprise de la production primaire, des conditions favorables à leur développement. Cette croissance estivale paraît aussi bien liée au facteur thermique; on sait en effet que le taux de reproduction par scissiparité (paratomie) chez les Naididae est fonction de la température; or la comparaison des densités de populations des quatre lacs du vallon d'Estibère (lac Supérieur, lac Long, lac d'Anglade, lac Inférieur) indique un accroissement des effectifs au cours de l'été d'autant plus important que ces lacs se réchauffent plus vite et accumulent durant la phase estivale une plus forte provision de chaleur.

La régression générale des populations d'Enchytraeidae au cours de l'été est plus difficile à interpréter; l'hypothèse la plus plausible qui vient à l'esprit met en jeu une compétition active d'origine alimentaire avec les Naididae à moins que cette régression ne sanctionne un déséquilibre entre production estivale et prédation.

3.3. — Association et compétition interspécifiques.

Afin d'apporter un complément d'information relatif à la synécologie des Oligochètes lacustres du Néouvielle, nous avons, à partir des résultats acquis au cours des campagnes de juin et septembre 1973, calculé l'indice d'association interspécifique.

Cet indice est défini par la formule suivante (Southwood, 1966, in Laville, 1971) :

$$I_a = 2 \left[\frac{J_i}{A + B} - 0,5 \right]$$

où J_i (joint individuals) représente le nombre total d'individus des espèces A et B dans les stations où ces deux espèces sont présentes simultanément; A et B figurent le nombre total d'individus des espèces A et B récoltés dans toutes les stations. Cet indice varie entre +1 (affinité) et -1 (incompatibilité).

Les résultats ont été reportés sur un diagramme en treillis (fig. 7).

Seules ont été prises en considération les espèces les plus communes, à l'exception de celles rencontrées dans une seule station ainsi que des espèces appartenant à la famille des Enchytraeidae.

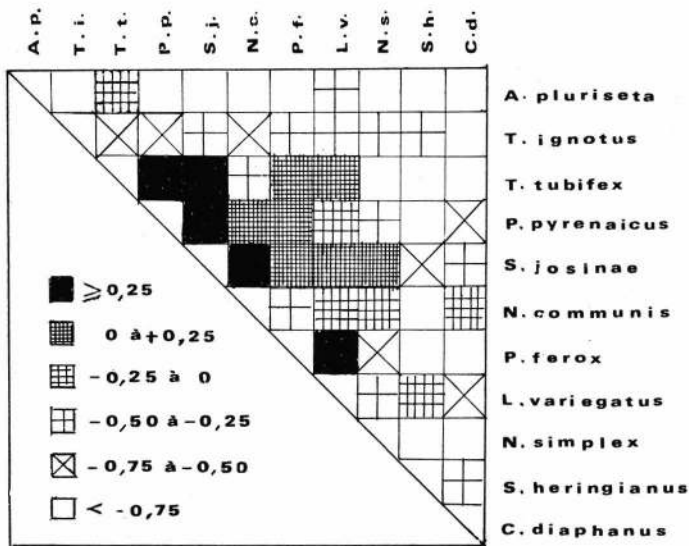


Fig. 7. — Indices d'association de 11 espèces d'Oligochètes des communautés lacustres du Néouvielle.

Les stations ont été au préalable regroupées par tranches de profondeur selon la série suivante :

Port-Bielh	: P < 0,5 m
Port-Bielh	: P : 1 à 5 m
Port-Bielh	: P : 9 à 19 m
Lac Supérieur	: P < 0,5 m
Lac Supérieur	: P : 1 à 1,5 m
Lac Supérieur	: P : 3 m
Lac Long	: P < 0,5 m
Lac Long	: P : 1 m
Lac Long	: P : 3 m
Lac d'Anglade	: P < 0,5 m
Lac d'Anglade	: P : 1,5 m
Lac d'Anglade	: P : 3 m
Lac Inférieur	: P < 0,5 m
Lac Inférieur	: P : 1 à 1,5 m
Lac Inférieur	: P : 3 à 5 m
Lac d'Aumar	: P : 1,5 à 3 m
Lac d'Aumar	: P : 6,5 à 14 m
Lac d'Orédon	: P : 7 m
Lac d'Orédon	: P : 30 - 38 m.

Les valeurs les plus élevées de l'indice d'association rapprochées de la diagonale du diagramme regroupent deux à deux les six espèces dominantes suivantes : *Tubifex tubifex* - *Peloscolex pyrenaicus* (+0,90), *Peloscolex pyrenaicus* - *Specaria josinae* (+0,86), *Peloscolex ferox* - *Lumbriculus variegatus* (+0,72), *Tubifex tubifex* - *Specaria josinae* (+0,48), *Specaria josinae* - *Nais communis* (+0,25). On notera, dans ce lot, la position particulière de l'espèce *Peloscolex ferox* par rapport aux deux autres espèces dominantes de Tubificidae. L'affinité réciproque entre *P. ferox* et *L. variegatus* semble confirmer la part déterminante des facteurs écologiques dans la biogéographie de ces deux espèces holarctiques qui montrent la même prédilection pour les lacs alpins de haute altitude et les lacs arctiques.

Sur la figure 6 est analysée la répartition bathymétrique des trois espèces dominantes de Tubificidae, *P. ferox*, *P. pyrenaicus* et *T. tubifex* (exprimée en pourcentage du total des Tubificidae). Cette figure confirme la position écologique particulière de *P. ferox* qui, contrairement aux deux autres espèces, reste inféodée à la zone littorale.

Dans les lacs dont la profondeur dépasse une dizaine de mètres (exemple Port-Bielh, Aumar, Orédon), les populations de chacune des trois espèces tendent à se relayer quantitativement en fonction de la profondeur. Cette zonation verticale n'est pas sans rappeler celle qui affecte *Peloscolex ferox*, *Peloscolex velutinus* et *Tubifex tubifex* dans les lacs subalpins où ces trois espèces coexistent; les populations de *Peloscolex velutinus* accusent, dans ce cas, leur plus forte densité relative à mi-profondeur, de sorte que leur distribution verticale apparaît comme la réplique de celle de *P. pyrenaicus*. Une telle analogie laisse supposer que *P. pyrenaicus* et *P. velutinus*, biogéographiquement proches, seraient d'un point de vue écologique deux espèces vicariantes.

Il ne fait pas de doute que la composition et la structure des sédiments (qualité et taux de minéralisation de la matière organique, granulométrie, degré de compacité du sédiment) interviennent dans le déterminisme de cette zonation verticale (comme du reste dans la substitution d'espèces selon l'altitude, notamment dans la famille des Naididae (cf. tableau II). Dans les lacs peu profonds du vallon d'Estibère, le télescopage vertical des populations accroît la compétition interspécifique; la plus faible inertie du milieu et la plus forte hétérogénéité du substrat se traduisent, corrélativement, au niveau de l'échantillonnage des peuplements, par une plus grande variabilité quantitative dans l'espace aussi bien que dans le temps.

Il demeure cependant difficile de cerner la part respective des facteurs biotiques (liés en particulier à la compétition interspé-

fique) et des facteurs abiotiques (liés au climat et à la nature pédologique du sédiment) dans la différenciation et l'évolution des communautés benthiques. L'absence remarquable dans tous les lacs prospectés du genre *Limnodrilus*, Tubificidé ubiquiste et eurytope, très commun dans les lacs alpins et subalpins, où 4 espèces sont connues, n'aboutit, à cet égard, qu'à transposer les données du problème sur une échelle plus vaste.

Des essais d'élevage in situ, en conditions semi-naturelles, de populations monospécifiques et hétéro-spécifiques, ayant recours à la translocation d'individus de provenances lacustres diverses et faisant appel à différents tests (taux de survie, vitesse de croissance, fécondité) devraient permettre de préciser l'écophysiologie de ces différentes espèces, en particulier chez les Tubificidae. Certaines expériences de ce type, poursuivies dans le cadre plus vaste d'une étude de la production secondaire dans les lacs de montagne, sont actuellement en cours.

4. — CONCLUSIONS.

L'étude systématique et écologique des Oligochètes lacustres du massif de Néouvielle a été entreprise dans le cadre de 7 lacs naturels (lac de Port-Bielh, lac Vert, lac Supérieur d'Estibère, lac Long, lac de l'Île, lac d'Anglade, lac Inférieur d'Estibère) et 3 lacs de retenue (lac d'Aumar, lac d'Orédon, lac de l'Oule).

Une vingtaine d'espèces a été recensée. La plupart sont des formes ubiquistes ou holarctiques dont plusieurs ont une préférence marquée pour les mares et les lacs de tourbières. L'espèce *Peloscolex pyrenaicus*, nouvellement décrite, est un Tubificidé biogéographiquement et écologiquement proche de l'espèce européenne *Peloscolex velutinus* commune dans les lacs subalpins.

Les représentants de la famille des Tubificidae (5 espèces) dont 3 espèces *Peloscolex ferox*, *Peloscolex pyrenaicus* et *Tubifex tubifex* constituent ensemble plus de 75 % de la densité moyenne des Oligochètes, dominent les 3 autres familles qui sont dans l'ordre de priorité les Naididae (8 espèces), les Enchytraeidae (au moins 4 espèces) et les Lumbriculidae (2 espèces). La prédominance numérique des Tubificidae dont la densité du peuplement peut atteindre localement plus de 10 000 individus/m² est à corrélérer avec le potentiel nutritif relativement élevé des sédiments dû à l'apport de composés humiques en provenance des tourbières et de la végétation macrophytique abondante qui ceinturent la plupart de ces lacs.

En dépit de l'apparente homogénéité qu'affichent, au moins sur le plan qualitatif, l'ensemble des communautés lacustres, il est possible de définir une sériation des Oligochètes en fonction de

deux gradients, l'altitude et la profondeur. Celle-ci se traduit par la substitution d'espèces d'un lac à l'autre ou d'un horizon à l'autre; elle affecte également la répartition quantitative et la dynamique des populations.

Cette sériation relève à la fois de facteurs climatiques (ex. Naididae des lacs du vallon d'Estibère) et édaphiques (Tubificidae). Elle apporte une confirmation aux conclusions d'autres auteurs (Angelier 1961, Rey 1968, Rey et Dupin 1973, Laville 1971) qui se sont penchés récemment sur l'analyse des communautés d'Insectes et de Crustacés de ces lacs.

TRAVAUX CITÉS

- ANGELIER (E.). 1961. — Les lacs d'Estibère : remarques sur le peuplement des lacs de montagne. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 96 : 7-14.
- BRINKHURST (R. O.). 1963. — Taxonomical studies on the Tubificidae (Annelida, Oligochaeta). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 48, suppl. 2 : 1-89.
- BRINKHURST (R. O.). 1966. — Oligochaeta. In : *Limnofauna Europaea*, J. Illies éd., A. Fisher Verlag, Stuttgart, 110-117.
- BRINKHURST (R. O.). 1966. — Taxonomical studies on the Tubificidae (Annelida, Oligochaeta). Supplement. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 51 : 727-742.
- BRINKHURST (R. O.), JAMIESON (B. G. M.). 1971. — Aquatic Oligochaeta of the World. Oliver and Boyd., Endinburgh, 860 pp.
- CAPBLANCO (J.) et LAVILLE (H.). 1968. — Étude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 4 : 275-324.
- CAPBLANCO (J.). 1973. — Phytobenthos et productivité primaire d'un lac de haute montagne dans les Pyrénées centrales. *Annls Limnol.*, 9 : 193-230.
- DESPAX (R.). 1927. — Recherches sur les facteurs de la distribution des organismes. *Bull. Biol.*, 2 : 126-142.
- HRABE (S.). 1964. — On *Peloscolex svirenkoi* (Jarosenko), and some other species of the genus *Peloscolex*. *Publ. Fac. Sci. Univ. J. E. Purkyne, Brno*, 450 : 101-112.
- HRABE (S.). 1966. — New or insufficiently know species of the family Tubificidae. *Publ. Fac. Sc. Univ. J. E. Purkyne, Brno*, 470 : 57-77.
- JACCARD (P.). 1902. — Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 38 : 69-130.
- JUGET (J.). 1967. — La faune benthique du Léman : modalités et déterminisme écologiques du peuplement. Thèse, Lyon, 360 pp.
- JUGET (J.) et WAUTIER (J.). 1969. — La faune benthique et la spéciation dans les lacs subalpins. *Bull. Soc. Zool. France*, 94 : 277-284.
- LAVILLE (H.). 1971 — Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 7 : 173-414.
- NIELSEN (C. O.) et CHRISTENSEN (B.). 1959. — The Enchytraeidae. Critical revision and taxonomy of European species. *Natura Jutl.*, 8-9 : 1-160.
- NIELSEN (C. O.) et CHRISTENSEN (B.). 1961. — The Enchytraeidae. Critical revision and taxonomy of European species. *Suppl. 1. Natura Jutl.*, 10 : 1-23.

- NIELSEN (C. O.) et CHRISTENSEN (B.). 1963. — The Enchytraeidae. Critical revision and taxonomy of European species. *Suppl. 2. Natura Jutl.*, 10 : 1-19.
- FIGUET (E.) et BRETSCHER (K.). 1913. — Oligochètes. In : *Catalogue des Invertébrés de la Suisse*. Genève, 7 : 1-215.
- REY (J.). 1968. — Écologie des Cladocères du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 4 : 325-356.
- REY (J.) et DUPIN (B.). 1973 a. — Écologie des Crustacés benthiques du lac de Port-Bielh (Pyrénées Centrales). I. Répartition. *Annls Limnol.*, 9 : 121-134.
- REY (J.) et DUPIN (B.). 1973 b. — Écologie des Crustacés benthiques du lac de Port-Bielh (Pyrénées Centrales). II. Cycles biologiques. *Annls Limnol.*, 9 : 259-271.
- SOUTHWOOD (T. R. E.). 1966. — *Ecological methods, with particular reference to the study of Insect Populations*. Methuen and Co, London, 391 pp.
- SPERBER (C.). 1948. — A taxonomical study of the Naididae. *Zool. Bidr. Upps.*, 28 : 1-296.
- SPERBER (C.). 1950. — A guide for the determination of European Naididae. *Zool. Bidr. Upps.*, 29 : 45-78.