

BULLETIN MENSUEL

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDEE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937
 des SOCIETES BOTANIQUES DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
 REUNIES
 et de son GROUPE REGIONAL DE ROANNE

Siège social et Secrétariat général : 33, rue Bossuet, 69006 Lyon

TRESORERIE :**TARIF 1986**

	Membre actif :		Membre scolaire	
	Non abonné au bulletin	Abonné au bulletin	Non abonné au bulletin	Abonné au bulletin
Cotisations	115 F	55 F	60 F	35 F
Abonnement au bulletin	—	75 F	—	40 F
Total	115 F	130 F	60 F	75 F

Changement d'adresse, inscription ou réintégration en sus : 12 F
 Abonnement France : 130 F Abonnement Etranger : 170 F

N.B. — Les virements à notre C.C.P. LYON 101-98 H ou les chèques bancaires, doivent être rédigés au nom de la SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON.

PARTIE SCIENTIFIQUE

MORTALITE ET STOCK DE L'AMPHIPODE *NIPHARGUS VIREI*, DANS LE SYSTEME KARSTIQUE DE DROM.

par M.-J. TURQUIN¹.

Mortality and stock of a troglobitic amphipod : *Niphargus virei*, in the karstic system of Drom.

Résumé. — Après avoir établi la loi de croissance de l'amphipode souterrain *Niphargus virei* on peut transformer les histogrammes des tailles annuels (obtenus par filtration d'un exutoire en temps de crue) en pyramides des âges. Dès lors, en utilisant la théorie de pêches mise au point par les biologistes marins, on peut évaluer la mortalité naturelle et la mortalité due à la dérive. L'abondance de cette population fluctue en fonction des conditions climatiques.

Abstract. — After having established the growth curve of *N. virei*, the length histograms of annual samples of the Drom population can then be turned into age pyramids. The inaccessibility of cave animals to direct observation in their natural habitat raises problems encountered in the fishery situation. Here the rainfalls are used as "the fishing effort" to determine the mortality due to the intensity of the drift and the natural mortality. The abundance of the population changes through the years.

I — INTRODUCTION

Niphargus virei, amphipode cavernicole, constitue un bon matériel pour étudier les fluctuations de ses populations au cours du temps : en effet, son environnement abiotique, presque partout inaccessible à l'observateur, se révèle plus simple qu'un biotope aquatique épigé, les interactions biotiques, étant peu nombreuses (diversité très faible : pratiquement pas de parasites ou de prédateurs).

En appliquant la théorie des pêches (POSTEL, 1976, RICKER, 1969, 1971, 1973) à cet invertébré longivive (TURQUIN, 1984 a), nous voulons évaluer la mortalité naturelle, la mortalité due à la dérive, et la taille de la population étudiée.

La population souterraine de *N. virei* de Drom est douée de pérennité comme le montrent les histogrammes obtenus sur plusieurs cycles hydrologiques et même une cohorte donnée peut être suivie pendant plusieurs années (TURQUIN, 1984 b). L'intensité de la dérive qui affecte, les années pluvieuses, le système karstique a pour conséquence des fluctuations numériques. L'organisation hiérarchisée des massifs calcaires, mise en évidence à l'initiative de ROUCH dès 1972, fait qu'une certaine fraction du stock animal reste à l'abri des crues, à l'intérieur de compartiments annexes, qui ne deviendront émissifs qu'en période d'étiage : ceci permet alors à la faune de se réinstaller dans le domaine aval.

II — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. *Les effectifs* : la filtration — lors des crues d'automne — de l'exutoire de trop-plein du système karstique de Drom (Ain) fournit le matériel

1. C.N.R.S. : U.A. 367, Hydrobiologie et Ecologie souterraines, F-69622 Villeurbanne Cedex.

biologique (TURQUIN, 1976). Les histogrammes de taille annuels (qui sont le résultat de l'interaction entre la fonction croissance, et la fonction survie, en même temps que des variations de recrutement saisonnière annuelle ou interannuelle) se modifient en fonction de l'activité hydrologique du système (TURQUIN, 1981 a, 1981 b, 1984 b). Dans un précédent travail, nous avons montré comment des histogrammes de taille pouvaient être transformés en pyramides des âges (TURQUIN, 1984 a) grâce à la loi de croissance de cet amphipode :

$$LP7_t \text{ (mm.an}^{-1}\text{)} = 6,5 (1 - e^{-0,097 (t + 0,1934)})$$

où LP7 est la longueur du propode du péréiopode 6 et $t = 1$ an.

Les effectifs des classes d'âge utilisés plus loin ont été calculés en répartissant les effectifs des classes de taille selon une succession de courbes de Gauss dont les modes correspondent à la taille théorique pour un âge donné (Fig. 1). Les auteurs travaillent, en général, sur les classes de taille (EBERT, 1965, 1972), faute de pouvoir donner un âge aux animaux, pour obtenir la production de leur population.

2. *Les mortalités* : Les expressions de la mortalité diffèrent selon le but poursuivi (voir par exemple DAJOZ, 1974, RICKER, 1971) : mortalités « totale », « réelle », « apparente », « taux brut de mortalité », « taux de mortalité spécialisé », « espérance de vie » et « quotient de survie » concernent une *cohorte* observée au laboratoire ou sur le terrain de sa naissance à sa mort ; « coefficients instantanés de mortalité », « survivance » caractérisent une *population* pendant un instant très bref dt ; enfin les « facteurs de mortalité » conduisent à la mise en évidence d'un ou plusieurs « facteurs-clés » au cours de la vie d'une espèce.

3. *Méthodes* : La méthode que je propose est directement appliquée de la *théorie des pêches* (loc. cit.) c'est-à-dire de la dynamique des populations exploitées : l'immigration de *N. virei* au niveau des exutoires étant assimilée à un prélèvement par pêche ; pour le biologiste, les poissons et l'amphipode souterrain se ressemblent par l'inaccessibilité de leur milieu naturel à l'observation directe, et par un cycle biologique comparable : reproduction annuelle, itéroparité, durée de vie de plusieurs années, âge évaluable. a) En comparant les échantillons obtenus sous deux exploitations différentes, c'est-à-dire pendant deux cycles hydrologiques différents, on peut isoler la mortalité naturelle considérée comme constante) de la mortalité due aux crues (variable). En effet, si on peut établir une relation quantitative entre mortalité totale et les modifications chiffrées de « l'effort du drift », il sera possible d'en déduire la valeur du coefficient instantané de mortalité par dérive (D) pour tout niveau donné de cet effort.

$Z = M + D$, D est proportionnel à « l'effort de drift » d et l'on posera

$$D = qd$$

$$Z = M + qd^2$$

La mortalité totale est une fonction linéaire de l'effort de pêche : la droite a pour pente q , deux points suffisent pour la construire.

b) Il faut remarquer que si on suppose constants d'une année sur l'autre — le recrutement,

2. Les mortalités sont de valeur négative, mais par convention on n'utilise pas le signe « - ».

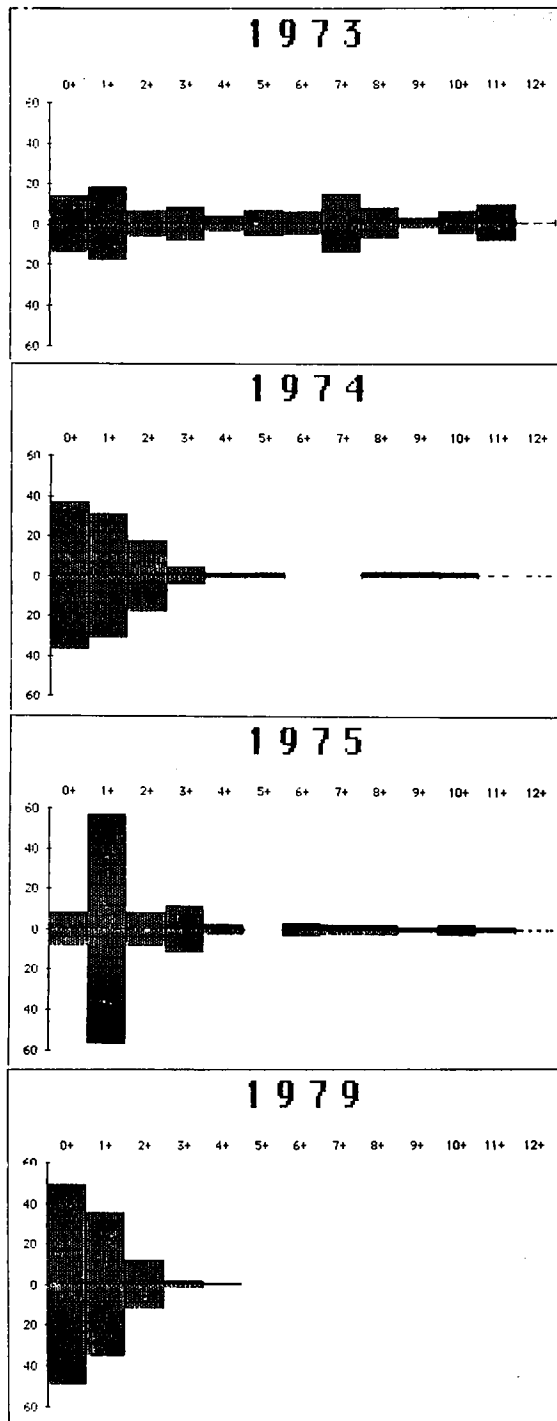


Fig. 1 : Pyramides des âges de 4 échantillons de *N. virei* de la population de Drom.

— la mortalité naturelle (M)

— l'effort total de pêche, ici la dérive (d),

on peut démontrer que : « si on admet que l'effort total de pêche est insuffisant pour écrémer en un seul cycle hydrologique l'ensemble d'une classe d'âge, l'échantillon obtenu en un an », ici en un cycle hydrologique, « est égal aux captures fournies par une classe d'âge pendant toute sa vie » (POSTEL, 1976). Z peut aussi être inféré directement de la structure d'âge de l'échantillon puisque le taux de déclin de l'abondance relative avec l'âge reflète le taux annuel de mortalité : il faut alors travailler sur une courte période climatiquement identique, et en n'utilisant que les classes les plus jeunes, c'est-à-dire concernées par la période.

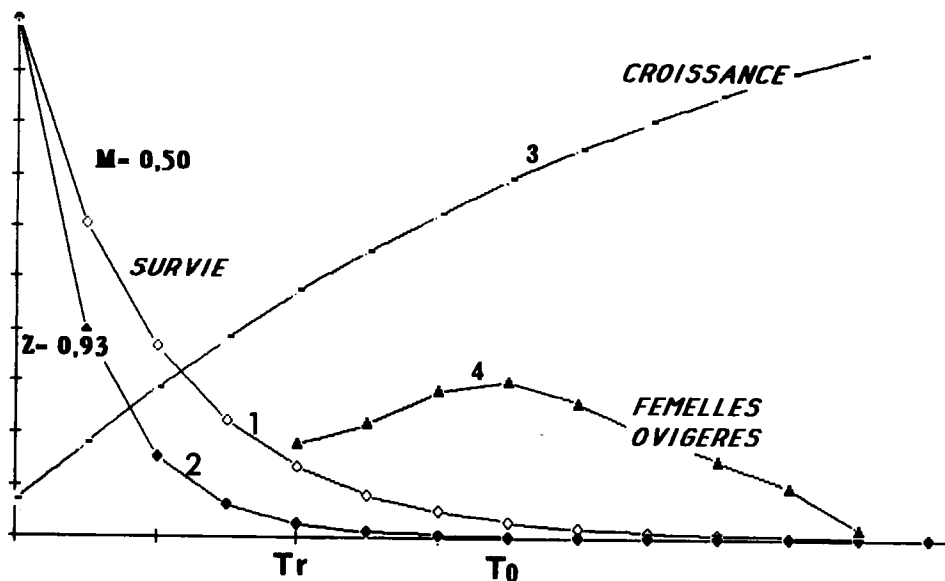


Fig. 2 : Schéma semi-théorique de l'évolution d'une classe d'âge de sa naissance à sa mort.

L'évolution d'une classe d'âge de sa naissance à sa mort est décrite par la figure 2 : la courbe (1) représente la survie sous l'influence de la seule mortalité naturelle que nous avons trouvée égale à 97-100 %, la première année chez *N. rhenorhodanensis*, en élevage semi-naturel ; (2) représente la survie d'animaux soumis à la mortalité totale (Z) ie la mortalité naturelle (M) augmentée de la mortalité due à la dérive (D). La courbe (3) est celle de la croissance. La courbe (4) symbolise le rendement de la reproduction qui commence au temps t_r (4 ans), le nombre d'œufs et la fréquence des pontes optimisant la reproduction au temps t_0 . Du point de vue populationnel, le nombre des animaux d'âge t_0 représente l'une des caractéristiques du stock. Dans la suite, nous postulons, à la façon des biologistes marins, que la mortalité naturelle des classes d'âge *utilisées* est constante.

Pour isoler la mortalité naturelle de la mortalité par dérive, on étudiera le changement dans la mortalité totale induit par un changement dans l'intensité de la dérive.

III — RÉSULTATS

1) Estimation du coefficient instantané de mortalité dans la population.

a : principe. La population de *Niphargus* récoltée grâce à la dérive utilisée comme moteur de l'échantillonnage, peut être figurée par la pyramide des âges ; pyramide puisque dès la naissance l'effectif d'une classe d'âge donnée diminue par suite de la mortalité naturelle (M) augmentée de l'émigration (D) due à la dérive qui entraîne une fraction de la population hypogée à l'extérieur de son biotope. Les auteurs admettent comme hypothèse de départ que « au fil du temps, les constituants d'un stock meurent dans une proportion constante » (POSTEL, 1976). On démontre alors que « le logarithme de l'abondance (effectif total) est une fonction linéaire décroissante de l'âge ». De plus, si toutes les classes d'âge ont été soumises au même effort de pêche (ici « effort de dérive » analysé plus loin), M étant constant, les logarithmes de leurs effectifs successifs — dans l'échantillon — s'alignent aussi sur une droite.

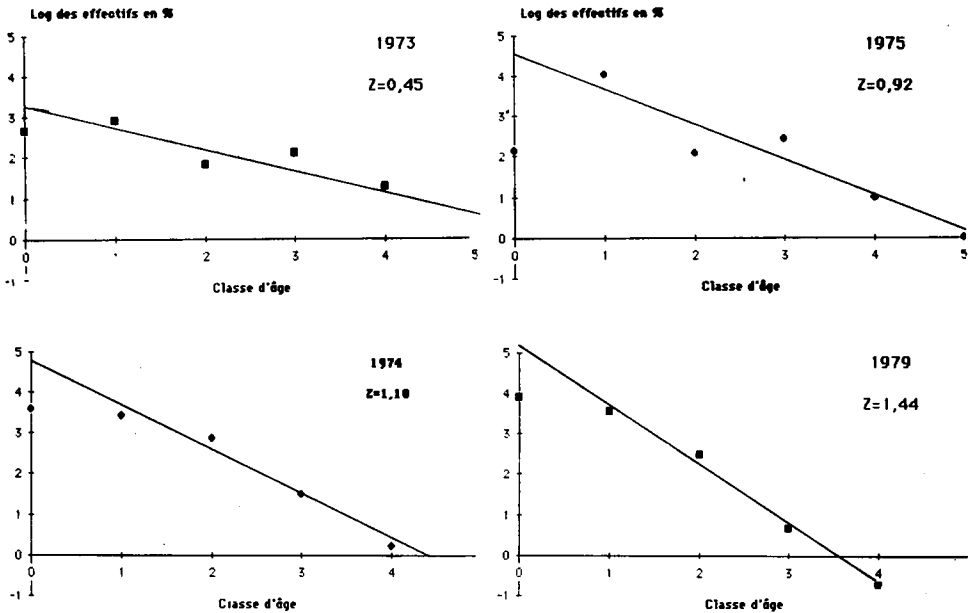


Fig. 3 : Logarithmes des effectifs de chaque échantillon en fonction de la classe d'âge.

b : résultats. Les captures de 1973, 74, 75 et 79 sont représentées de cette façon sur la figure 3. A l'exception du prélèvement de 1979 ($r = 0,99$), les effectifs des autres captures se répartissent en deux zones.

— de 0+ à 4+ ou 5+ les points s'alignent de façon significative (tab. 1), et encore mieux entre 1+ et 4+ ou 5+.

— de 5+ à n+ les effectifs, très réduits le plus souvent, ne s'alignent plus.

c : conséquences. C'est la première fois, à ma connaissance, qu'est prouvée la bonne représentativité des captures d'un invertébré à long cycle vital par filtration d'un exutoire pour 5, voire 6 classes d'âge ; par voie de conséquence la validité de la discrimination de l'âge est aussi révélée ; la mortalité entre 1+ et 4+ ou 5+ est bien constante.

Les pyramides sont déficitaires en animaux de première année, même en 1979 : plusieurs raisons se conjuguent ; les captures annuelles sont effectuées au niveau d'un trop-plein en automne, au moment du recrutement qui peut alors être incomplet (1975). La mortalité naturelle des jeunes animaux est certainement supérieure à celle de *Niphargus* plus âgés. La destruction de cette classe d'âge de petite taille dans les filets pourrait être plus forte. Enfin, lors de la remontée du niveau piézométrique, une partie des juvéniles est entraînée vers l'amont par flottation (TURQUIN, 1981). Le déficit en jeunes à la naissance, observé pour chacun des prélèvements, tous effectués en automne est-il dû à leur émigration vers l'amont : un prélèvement fait au printemps, après un automne sec, permettrait de clarifier ce problème. Aussi dans la suite de ce travail, nous utiliserons comme abondance relative des 0+ la valeur extrapolée à partir de la droite de régression des 1+, 2+, 3+, 4+ : même en 1979, où la base de la pyramide est particulièrement large, la valeur calculée est encore supérieure à l'effectif naturel.

Quant aux animaux âgés de plus de 5 ou 6 ans, dont les effectifs ne décroissent pas de façon exponentielle, plusieurs raisons peuvent être évoquées : un changement de mortalité naturelle provoquerait une rupture de pente (facteur-clé), or les points sont dispersés. L'accroissement de taille par année des animaux âgés est de moins en moins décelable : il s'abaisse déjà à 0,37 mm de longueur du P7 pour les crustacés 3+, c'est-à-dire à 1,85 classe de taille (TURQUIN, 1984) : les effectifs, réduits, ont pu vivre des histoires écologiques inégales, entraînant des irrégularités de croissance ; c'est dire que au delà de 5 ou 6 ans, l'abondance des classes d'âge est très difficile à établir. Néanmoins le repérage d'un éventuel facteur-clé n'est pas exclu, à condition d'intensifier les récoltes.

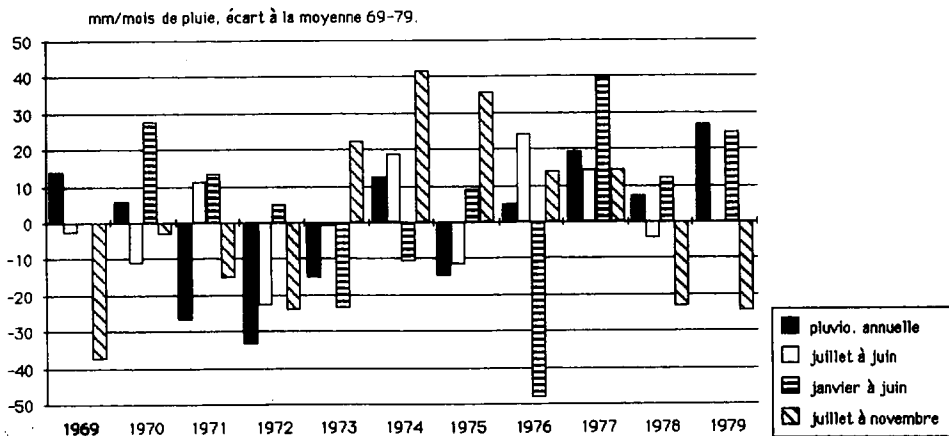


Fig. 4 : Pluviométrie comparée saison par saison, ou année par année de la période 1969-1979, en écarts à la moyenne de ces mêmes années.

2) Interprétation du coefficient Z en fonction de l'année.

Nous ne tenons compte que des 5 premières classes d'âge de *N. virei*. La pente des droites (Fig. 3) indique le coefficient instantané de mortalité totale Z (Tab. 1).

Le prélèvement de 1973 succède à 4 années à déficit en eau estival (Fig. 4) sans crues d'automne ; la population des 0+ à 4+ s'est constituée en période d'inactivité du système : c'est dire que la valeur $Z = 0,45$ doit être proche de celle de la mortalité naturelle. Cependant le recrutement (taille initiale des classes), voire le taux de croissance ont pu varier, ce qui expliquerait la mauvaise répartition des effectifs (tab. 1). Ensuite, en 1974 et 1975, Z augmente ce qui traduit une diminution du stock, confirmée par la disparition des classes entre 5 et 8 ans (Fig. 1) et au delà de 12 ans (théorique). L'échantillon de 1979 contient 5 classes d'âge nées de 75 à 79, puis une lacune précède un reliquat de *Niphargus* nés en 1972 et avant. La mortalité est considérable ($Z = 1,44$) : à la fin de la première saison il ne reste que 24 % du stock (cf. § IV).

Tableau 1 : Caractéristiques des droites de régression de la fig. 3.

années	0+ à 4+	p	0+ à 5+	p
1973	r = -0,87 pente = -0,45	0,1 < p < 0,05		
1974	r = -0,98 pente = -1,1	0,01 < p < 0,001		
1975	r = -0,90 pente = -0,88	0,05 < p < 0,02	- 0,95 - 0,92	0,01 < p < 0,001
1979	r = -0,99 pente = -1,44	0,01 < p < 0,001		

3) Singularisation de M.

a — *introduction* : l'effort de pêche, ici l'intensité de la crue entraînant la dérive animale, passant de modéré à fort, exercera sur la population un effet visible (à condition qu'il y ait adéquation entre la taille du système karstique et celle du stock de crustacés et le pourcentage de l'émigration par dérive³⁾ : on observera le déclin de la prise par unité d'effort, l'abaissement de l'âge moyen, l'augmentation de Z.

L'abondance des animaux à une date donnée t dépend non seulement de l'effort de pêche à t, mais aussi des efforts antérieurs pendant une période au moins égale à l'âge maximum : nous utiliserons ici une période de 5 ans prenant effet sur les animaux de leur naissance (0+) à 5 ans (4+) ; l'effet maternel ne peut pas être décelé dans ces conditions.

3. Dans une réserve africaine le prélèvement de 100 éléphants sera ressenti alors que celui de 100 termites...

b — méthodes. Pour singulariser la mortalité naturelle (M) on peut profiter de conditions particulières où la mortalité totale se résume à la seule mortalité naturelle ($Z = M$) : en 1973, après la série des années sèches antérieures, M serait inférieure ou égale à 0,45 (cf. § III 2).

Une seconde méthode consiste à comparer les mortalités sous diverses intensités de dérive (cf. § II 3 *a*) à travers les années sèches et pluvieuses : la part revenant à la mortalité naturelle restant constante, on la déduit graphiquement de la droite Z/d . Cette analyse diachronique se fera en comparant les quatre échantillons de 1973 à 1979 à la pluviométrie.

On peut aussi analyser transversalement chaque échantillon classe d'âge par classe d'âge comme s'il s'agissait d'une seule cohorte (cf. II 3 *b*) : 1979 est choisi comme exemple de population ayant subi de forts efforts de pêche (dérive) depuis 1975 pour les constituants du stock et même avant pour prendre en compte les parents des 4+ et 5+ ; 1974 comme exemple de population stable succédant à des cycles hydrologiques calmes ; 1973 n'a pas été retenu à cause de la mauvaise représentativité des effectifs (cf. III 1 *b* et tab. 1).

c — résultats :

— analyse synchronique : les classes de plus en plus âgées sont considérées comme les survivantes de la classe 0+ : le coefficient instantané de mortalité totale entre deux classes est :

$$Z = \frac{\log N_t - \log N_{t-1}}{\log e}$$

L'effort de pêche peut être assimilé à la pluviométrie. Or l'activité des systèmes karstiques est différente selon qu'il s'agit de pluies d'été plutôt absorbées par le domaine épikarstique, des pluies d'automne donnant des crues en vidangeant les fissures et drains larges ou des pluies d'hiver contribuant en plus au remplissage des systèmes annexes (TURQUIN, 1981, d'après MANGIN, 1975). Nous avons donc calculé les coefficients de corrélation des droites de régression de Z en d , en utilisant diverses pluviométries : annuelles (janvier à décembre, juillet à juin, semestrielles (janvier à novembre⁴ inclusivement).

Il s'avère que les seules valeurs significatives sont obtenues avec les valeurs de d suivantes : somme des pluies, supérieures à 100 mm par mois, de juillet d'une année à juin de l'année suivante et de Z : mortalité entre les classes d'âge successives correspondant à d . Dans ces conditions,

en 1974, $M = 0,69$, $r = 0,82$, $p > 0,1$

en 1979, $M = 0,73$, $r = 0,96$, $p > 0,01$

Cette valeur est supérieure à celle de la mortalité totale, théoriquement minimum de 1973 : $Z \geq M = 0,45$!

— analyse diachronique : elle concerne le suivi de cohortes réelles ; en comparant les abondances moyennes annuelles, ajustées d'après le tableau 1, on peut obtenir le coefficient instantané de mortalité totale d'une classe d'âge donnée d'une année sur l'autre. La moyenne d'une ligne indique la valeur Z entre deux échantillons annuels. Il faut noter que le calcul est gêné pour 1973-74 par l'augmentation relative des 1+ par rapport aux 0+ (artefact dû au faible niveau du recrutement en 1973 ?) ; entre 1975 et 1979

4. Moment des prélèvements.

Tableau 2 : Détermination du coefficient instantané de mortalité totale Z à partir de la formule donnée § III 3 c.

âge années	0+/1+	1+/2+	2+/3+	3+/4+	moy.
73-74		0,18	0,71	1,22	0,70
74-75	0,37	0,37	0,37	0,35	0,36
75-79	de 0+ à 4+ : 4,98 divisé par 4				1,24

nous ne pouvons estimer la mortalité que d'une classe d'âge : les 0+ de 75 devenant les 4+ de 1979.

Ces trois valeurs, comparées à la moyenne des pluies de janvier à juin donnent une valeur de M négative = $-0,17$, $r = 0,999$ ($p > 0,001$). La pluviométrie de janvier à juin correspond à la période calme des systèmes annexes : ceux-ci commençant à se remplir avec les pluies d'automne et à se vidanger à la fin du printemps ; d'ailleurs les crues de printemps, si elles suivent des crues d'automne, ne donnent plus de matériel biologique, traduisant bien l'isolement d'une partie du biotope karstique.

— détermination graphique : on trace la droite Z/d (fig. 5) pour les échantillons à travers les années sèches, humides, ou de climat moyen. La valeur de l'effort de pêche d a été choisie, comme précédemment, par essai : il s'avère que les coefficients instantanés de mortalité s'alignant ($r = 0,96$, $p > 0,01$) pour $d =$ pluviométrie de juillet à novembre > 100 mm/

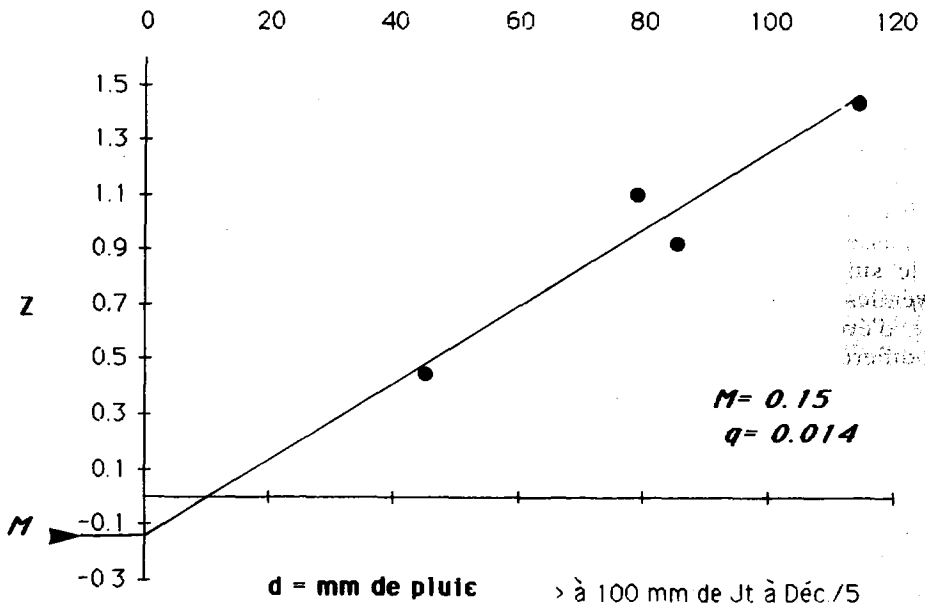


Fig. 5 : Singularisation de la mortalité naturelle par la méthode graphique : Chaque point représente un échantillon annuel d'un millier d'individus.

mois/5. Dans ces conditions, q , fraction du stock prise par unité d'effort, a la valeur : 0,014. La mortalité naturelle est de : $-0,15$. Par cette méthode aussi la mortalité par drift est supérieure à la mortalité totale : $D = Z - M^2$, ou $D = Z + 0,15$ et, par exemple : $D_{1974} = 1,1 + 0,15 = 1,25$.

IV — DISCUSSION

L'analyse synchronique des échantillons type de 1979 et 1974 fournit un coefficient instantané de mortalité voisin de 0,70 affectant les animaux de la naissance à 5 ans ; dans cet intervalle la courbe de survie est de type 2, c'est-à-dire que le taux de mortalité naturelle est constant. La figure 4 matérialise l'histoire hydrique du système :

— les animaux récoltés en 1974 ont subi 4 années à pluviométrie plus faible que la moyenne, surtout en été et automne. Au total 3 cycles hydrogéologiques sont déficitaires et 71-72, qui est excédentaire, est néanmoins caractérisé par un très fort déficit annuel apparent en été.

— 1979 succède à 4 années de pluviométrie supérieure à la moyenne (76-77-78-79), comme les 5 étés-automnes de 73 à 77 et les 4 hivers-printemps de 75-77-78-79. Au total 3 cycles hydrologiques sont supérieurs à la moyenne, 1 moyen (78-79), et 1 déficitaire (75-76), ces deux derniers ayant pourtant été caractérisés par de fortes crues automne 76 et 79.

La pyramide des âges de *Niphargus virei* de 1974 (au moins pour les 5 classes utilisées) traduit le résultat d'un environnement hydrologiquement calme, au contraire de celle de 1979. Les mortalités semblent être liées à la pluviométrie annuelle de juillet à juin, c'est-à-dire des cycles hydrologiques ; on peut remarquer que le cycle biologique de l'espèce correspond au cycle hydrologique : durant le calme estival l'accouplement et la ponte ont lieu ; les crues d'automne déciment les nouveaux-nés mais aussi les disséminent en amont, les crues d'hiver lessivent des drains déjà vides de faune, et surtout remplissent les réservoirs.

L'analyse diachronique qui compare les échantillons globaux d'années variées (méthode graphique) ou qui suit les cohortes de 73 à 74, de 74 à 75 et de 75 à 79 donne 0,15 comme valeur de mortalité, c'est-à-dire plutôt de natalité. Cette valeur est corrélée avec les pluies d'été et d'automne (d) pour la première et avec celles d'hiver et de printemps pour la seconde ; tout se passe comme si la méthode graphique soulignait l'effort de pêche, et si le suivi des quelques cohortes privilégiait la période de croissance des juvéniles. Cette dernière méthode est moins précise que la précédente puisque d'éventuelles variations de taux de croissance ou de taux de natalité modifieront la taille des classes d'âge, modifications qui seront « lissées » dans la méthode graphique. L'étude diachronique se fait dans le sens années sèches vers années humides : l'inverse serait intéressant et devrait donner des valeurs de M différentes.

Ainsi, en conservant le postulat d'origine sur la constance de la mortalité naturelle, il apparaît que la population de Drom n'est pas stationnaire : le terme $M = -0,15$ traduit l'expansion de la population en période fluctuante. Il faut remarquer l'analogie de la décimation par crue et d'une prédation : selon l'intensité du prélèvement la population s'accroît si le taux de natalité est supérieur au taux de mortalité ou inversement. La forme des pyramides des âges oscille donc entre l'aspect de 1973 (tendance stationnaire) et l'aspect 1979 (population exponentielle).

L'incidence de la mortalité totale due à la dérive sur la structure de la population peut être représentée par le tableau 3 :

Tableau 3 : Modification de la structure d'une population de *N. virei* en fonction de l'intensité de la dérive.

MORTALITÉ TOTALE	0,50	0,93	1,10	1,44
Age de la classe représentant la biomasse la plus élevée.	5	3	3	2
Biomasse de cette classe	481	83	50	23
% de l'effectif concerné	8,17	6,09	3,69	5,61

Lorsque la mortalité augmente, la classe dont la biomasse est la plus élevée passe de 5 ans à 3 ans ; la population peut se rajeunir jusqu'à n'être composée que d'animaux immatures (1979 : 2 ans). Or les premières femelles deviennent ovigères vers 4 ans (ou plus : 3 mm de P7, GINET, 1960). Le recrutement devrait alors se réduire considérablement. Le système karstique est, par excellence, un milieu à trois dimensions : la situation observée à l'exutoire (ici de trop-plein) doit être atténuée, au fur et à mesure qu'on s'en éloigne et qu'on remonte vers amont des circulations. Ainsi même après des saisons entraînant des crues catastrophiques (1976, 1977), le stock peut se reconstituer à partir des réserves génétiques (TURQUIN, 1986 a et b).

Accepté le 15 octobre 1985.

TRAVAUX CITÉS

- DAJOZ R., 1974. — Dynamique des populations. Masson et Cie, 301 p.
- EBERT T. A., 1965. — Estimating mortality rate from size structure and growth parameters when recruitment is periodic. *Limnology and Oceanography*, 26 : 764-769.
- EBERT T. A., 1982. — Longevity, life history, and relative body wall size in sea urchins. *Ecological Monographs*, 52-4, 353-394.
- GINET R., 1960. — Ecologie, Ethologie et Biologie de *Niphargus* (Amphipode, Gammaridé hypogé). *Ann. Spéléol.*, 24, 387-397.
- POSTEL E., 1976. — La théorie des pêches. In : P. BOUGIS et coll. Océanographie biologique appliquée. Masson, 320 p.
- RICKER W. E., 1969. — Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production and yield. *J. Fish. res. Board Can.*, 26 : 479-541.
- RICKER W. E., 1971. — Methods for assessment of fish production in fresh waters. Willmer Brothers Ltd, 348 p.
- RICKER W. E., 1973. — Linear regressions in fishery research. *Journ. Fisheries Research Board of Canada*, 30 : 409-434.
- ROUCH R., 1972. — Le système karstique du Baget. II : étude des Harpacticides rejetés au niveau de Las Hountas au cours de plusieurs crues du cycle hydrologique 1970-1971. *Ann. Spéléol.*, 27, 1, 139-176.

- TURQUIN M.J., 1976. — Choix d'un traceur biologique dans un système karstique jurassien. *Ann. Scient. Univ. Besançon, géologie*, 3^e série. Fasc. 25, 423-429.
- TURQUIN M.J., 1981 a. — Profil démographique et environnement chez une population de *Niphargus virei* (Amphipode troglobie). *Bull. Soc. Zool. de Fr.*, 106, 4, 457-466.
- TURQUIN M.J., 1981 b. — The tactics of dispersal of two species of *Niphargus* (perennial troglobite Amphipoda). *Proceeding ed. Beck B.F.*, 353-354.
- TURQUIN M.J., 1984 a. — Age et croissance de *Niphargus virei* (Amphipode pérennant) dans le système karstique de Drom : méthodes d'estimation. *Mém. Soc. Biospéol.*, XI, 37-49.
- TURQUIN M.J., 1984 b. — Un cas de transition démographique dans le milieu souterrain. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22, 1751-1754.
- TURQUIN M.J. et D. BARTHELEMY, 1985. — The dynamics of a population of the troglobitic amphipod *Niphargus virei* Chevreux. *Stygologia*, 1 (1), 109-117.
- TURQUIN M.J., 1986 a. — La stratégie démographique de deux espèces d'amphipodes cavernicoles. Lyon, sept. 86, Colloque de Biologie des Populations, sous-presse.
- TURQUIN M.J., 1986 b. — The relationship between the densities of a population of the troglobite *Niphargus virei* and the rainfalls. Floods : malentities versus resources. U.Z.I. Rome, oct. 86 (en prép.).