ECOLOGIE DES ESPECES DU GENRE *PISIDIUM* PF (MOLLUSQUES, SPHAERIIDAE) DANS LES ETANGS DU CARLIT (PYRENEES)

par Claude Combes, J.G.J. Kuiper et Yvette de Stefano

Département de Biologie Animale, Centre Universitaire, 66 - Perpignan

Les *Pisidium* sont de petits Mollusques Lamellibranches Sphaeriidae qui forment des peuplements souvent très denses dans la partie superficielle des sédiments d'eau douce. Représentés par sept espèces dans les étangs de montagne de la région du Carlit, ils se signalent par trois motifs d'intérêt principaux :

Les *Pisidium* sont les Mollusques vecteurs de plusieurs Trématodes Digènes de nos régions : *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) et *Crepidostomum metoecus* Braun, 1900, parasites intestinaux des Poissons Salmonidés, notamment des Truites et des Saumons de Fontaine ; *Gorgodera euzeti* Combes, 1967 et *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876), parasites de la vessie urinaire des Amphibiens (Combes, 1968).

Ces Mollusques, ainsi que nous l'ont montré de nombreuses dissections d'estomacs de Truites, constituent une partie importante de la nourriture des Salmonidés, principalement aux approches de l'hiver, lorsque les étangs gèlent en surface et que le plancton s'appauvrit considérablement.

Enfin, les *Pisidium* interviennent dans les processus d'atterrisment des lacs, en agglomérant à l'aide de mucus les particules en suspension dans l'eau.

Des travaux récents ont abordé les problèmes posés par la biologie, l'écologie et la chorologie de ces Lamellibranches. Meier-Brook (1963) s'est penché sur la répartition bathymétrique des *Pisidium* et a donné des indications sur les rapports existant entre la présence des espèces et le type de substrat dans les lacs de la Forêt Noire (Allemagne). Henson et Herrington (1965) ont étudié la biologie, et notamment la reproduction des *Pisidium* des lacs Huron et Michigan (U.S.A.). Enfin, Kuiper (1966) a publié une synthèse biogéographique sur les *Pisidium* de France, accompa-

gnée de précisions sur les biotopes recherchés par les différentes espèces.

Notre étude a pour but de compléter l'ensemble de ces données, d'après l'écologie des sept espèces de *Pisidium* vivant dans les étangs des Pyrénées, en établissant principalement les corrélations entre formations végétales et peuplements de Mollusques.

I. — CADRE DES RECHERCHES

Nous avons choisi un groupe de onze étangs très voisins situés dans la région du Carlit (Est des Pyrénées) : étangs du Vivé, Noir, de la Coumasse, Sec, Llat, Long, Balleuil, des Dougnes, Casteilla, Trebens, Soubirans (Fig. 1). Leurs dimensions sont modestes : le plus grand (étang Llat) ne dépasse pas 520 sur 370 mètres ; les profondeurs n'excèdent pas une vingtaine de mètres. Les eaux vont soit vers la rivière Têt, soit vers la rivière Angoustrine, affluent du Sègre ; dans les deux cas, elles aboutissent à la Méditerranée.

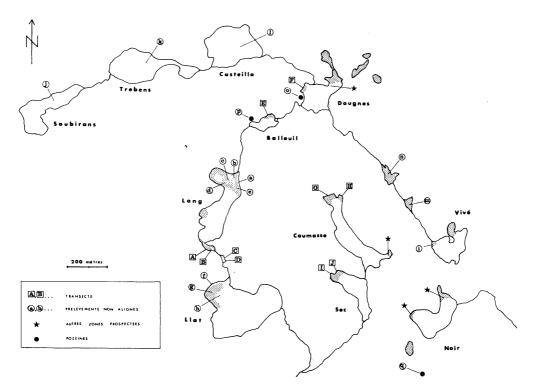


Fig. 1. — Carte des étangs de la région du Carlit (Pyrénées-Orientales).

Il s'agit de retenues naturelles d'origine glaciaire; toutes se trouvent dans l'étage du Pin à crochets (Pinus uncinata) et sont entourées soit de maigres forêts, soit de landes à Rhododendron ferrugineum et de pelouses alpines.

Les étangs présentent tout au long de l'année une alimentation et un déversoir visibles. Leur fond est constitué de vase ou de sédiments plus grossiers, parfois même de blocs morainiques. Dans la plupart d'entre eux existent des zones envahies par la végétation et en cours d'atterrissement.

Les étangs sont glacés et recouverts de neige pendant une grande partie de l'année (en moyenne de la fin du mois de novembre à la seconde quinzaine du mois de mai). Leurs eaux, très peu minéralisées, ont été analysées par Villeret et coll. (1970) qui ont également étudié la flore algale.

En dehors des étangs eux-mêmes, nous avons prospecté toutes les zones humides susceptibles d'abriter des *Pisidium*; étangs atterris et pozzines se sont montrés positifs.

Les étangs atterris représentent un stade de l'évolution des étangs dans lequel la végétation a envahi la totalité de la surface. Leur profondeur ne dépasse pas quelques décimètres et, surtout dans le courant de l'été, la circulation de l'eau y est très faible.

Les pozzines sont de petites mares à bords abrupts, se trouvant généralement au voisinage des étangs dans des zones tourbeuses à Sphaignes. Elles n'ont pas d'alimentation visible et sont alimentées normalement par des suintements. Certaines pozzines peuvent s'assécher temporairement et montrent ainsi un fond craquelé. D'autres subsistent toute l'année et la vase héberge alors des populations permanentes de *Pisidium*. Elles constituent un biotope bien défini par leur volume restreint, leur pH acide (\simeq 5,5), leurs variations de température, leur richesse en fer (0,5 à 1,1 ppm contre 0,1 dans l'eau des étangs). Ajoutons qu'au cours de notre étude, nous avons rencontré certains milieux qui, sans répondre à la définition précise d'une pozzine, présentent des caractéristiques biotiques et physico-chimiques voisines ; nous les qualifions pour cette raison de milieux pozziniformes.

II. — CARACTERES PHYSIONOMIQUES DES MILIEUX PROSPECTES

1. — DIFFÉRENTES SORTES DE BIOTOPES: Nous avons caractérisé les différents milieux qu'habitent les Pisidies en tenant compte de la végétation et du courant. En effet, la plupart des zones envahies par une végétation aquatique sont des zones d'eau calme, à courant non décelable, où domine une espèce végétale déterminée; en dehors de ces zones, l'eau libre peut être également calme ou

présenter au contraire un courant visible. Cette distinction physionomique nous permet de caractériser les cariçaies, les ériophoraies, les sparganiaies, les ményanthaies et les eaux libres avec ou sans courant ¹:

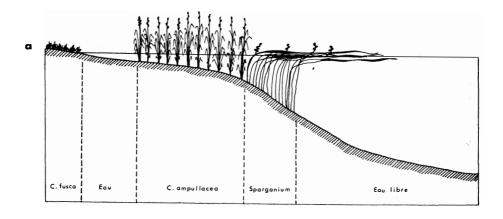
- a) Les cariçaies : Selon l'espèce de Carex présente, on est en présence de deux types :
- la cariçaie à *Carex fusca* All. : lorsqu'elle existe, elle constitue la dernière zone de végétation susceptible d'être envahie par l'eau de l'étang. Elle est cependant ordinairement à sec pendant la plus grande partie de l'année et n'abrite qu'exceptionnellement des *Pisidium*.
- la cariçaie à Carex ampullacea Good. : c'est une zone d'extension variable (quelques mètres à 150 mètres), formée par un peuplement plus ou moins dense de Carex ampullacea Good. Selon Braun-Blanquet (1948), ce peuplement à Carex ampullacea (= rostrata) doit être considéré comme un faciès appauvri de l'association Caricetum-rostratae-vesicariae, très développée dans les mares de l'étage sub-alpin. Cette zone peut subir des fluctuations saisonnières du niveau de l'eau, notamment une augmentation de celui-ci au moment de la fonde des neiges, au printemps, et un assèchement partiel à la fin de l'été. Malgré cela, la cariçaie à C. ampullacea garde toujours un certain taux d'humidité et constitue un milieu ordinairement favorable au développement et au maintien des populations de Pisidium tout au long de l'année.
- b) Les ériophoraies: Elles sont constituées par un peuplement d'Eriophorum angustifolium Roth s'étendant souvent au voisinage des cariçaies à Carex ampullacea, parfois même au milieu de celles-ci. Ces zones sont intéressantes si elles sont suffisamment humides. Elles peuvent abriter alors certaines populations de Pisidium. Mais elles peuvent être entièrement sèches et n'hébergent alors, bien entendu, aucun Pisidium.
- c) Les sparganiaies: A la différence des précédentes, ces zones sont totalement aquatiques, le Sparganium (Sparganium borderei Focke) ne supportant pas l'exondation. Des germinations de Sparganium peuvent se produire dans des milieux aquatiques temporaires, mais on ne peut alors parler de véritable sparganiaie. Des Isoetes (Isoetes lacustris et Isoetes brochoni) sont très souvent associés au Sparganium. Braun-Blanquet (1948) décrit cette association sous le nom de Isoeteto-Sparganietum borderei.

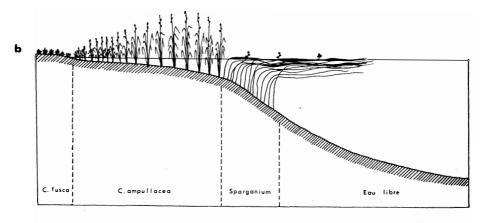
⁽¹⁾ Outre ces zones de végétation bien définies, nous avons envisagé les rapports qui pourraient exister entre les populations de Pisidies et d'autres plantes rencontrées : Potamogeton, Ranunculus, Subularia, etc. Cependant, leur extension en général restreinte nous empêche de leur donner une importance comparable aux formations végétales précédemment envisagées.

- d) Les ményanthaies: Ce sont des zones à Menyanthes trifoliata L. Ces plantes exigent un niveau d'eau minimum pour subsister. Elles abritent également des populations de Pisidium. Parfois, les rhizomes des Menyanthes forment par leur intrication des surplombs plus ou moins flottants qui retiennent de la vase et par conséquent abritent des Pisidies.
- e) Eaux libres stagnantes (ou à courant non appréciable) : Nous désignons ainsi les zones des étangs où le courant n'est pas appréciable ; c'est le cas d'une grande partie de leur surface.
- f) Eaux libres avec courant: Nous désignons ainsi les régions situées soit à l'entrée des étangs, soit à leur déversoir. Ces zones avec courant sont souvent torrentueuses et ne présentent alors qu'un intérêt minime pour notre étude. Parfois, au contraire, elles sont constituées par des chenaux à fond vaseux qui, par la coexistence d'un substrat convenable et d'un courant important, sont particulièrement intéressants pour l'écologie des Pisidies.
- 2. Succession des biotopes : Dans les étangs, les types de milieux qui précèdent se rencontrent soit isolément, soit juxtaposés. Dans ce dernier cas, ils se succèdent selon un ordre caractéristique. On peut distinguer trois grands types de succession (Fig. 2).
- Dans un premier cas, la cariçaie exondée à Carex fusca est suivie d'une zone dépourvue de végétation, riche en vase fine, mais qui est très souvent à sec vers le milieu de l'été. A cette zone succède la cariçaie à Carex ampullacea, d'extension variable, puis la sparganiaie parfois morcelée et qui peut s'avancer assez loin dans l'étang (Fig. 2, a).
- Dans un deuxième cas, la succession est la même, mais il n'y a pas d'eau libre entre la cariçaie à Carex fusca et la cariçaie à Carex ampullacea. Les peuplements des deux Carex sont alors au contact mais ne s'intriquent guère. Lorsque cette disposition est réalisée, la partie supérieure de la cariçaie à Carex ampullacea est susceptible d'assèchement estival et présente une végétation à vitalité diminuée (Fig. 2, b).
- Dans un troisième cas, une ményanthaie vient s'intercaler entre la zone à *Carex ampullacea* et la zone à *Sparganium* (Fig. 2, c).

Dans les étangs atterris on ne rencontre ordinairement que des cariçaies et des ériophoraies.

Dans les pozzines enfin, on n'observe que de l'eau libre sans courant, car ces milieux sont presque toujours dépourvus de végétation; au plus, peut-on y recueillir quelques pieds de Subularia aquatica ou de Sparganium borderei.





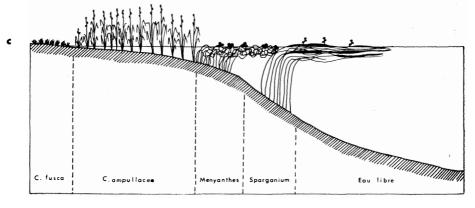


Fig. 2. — Principaux types de succession des formations végétales dans les zones en voie d'atterrissement des étangs du Carlit (voir texte).

III. — VARIATION DES PEUPLEMENTS EN FONCTION DU MILIEU

La méthode qui nous a paru la plus appropriée à l'étude des variations des peuplements en fonction du milieu est la méthode des transects et nous l'avons utilisée chaque fois que cela était possible.

Les transects sont réalisés de la manière suivante : nous effectuons en nous aidant d'un double décimètre, une série de prélèvements à intervalles réguliers le long d'une ligne droite. Sur la ligne ainsi matérialisée, les prélèvements sont faits à des intervalles de un mètre. Pour chaque prélèvement, nous mesurons la hauteur d'eau et l'épaisseur du sédiment meuble. Nous notons les caractéristiques qualitatives et quantitatives de la végétation.

Le choix de l'emplacement des transects est fait de manière à mettre en évidence les variations de milieu les plus caractéristiques (végétation, profondeur, courant, etc.).

Lorsqu'il était inutile ou impossible d'appliquer la méthode des transects, nous avons effectué des prélèvements non alignés aux endroits qui nous paraissaient particulièrement intéressants, notamment dans le cas des récoltes en eau profonde.

Une étude préliminaire nous ayant permis d'apprécier les densités les plus courantes des *Pisidium* dans nos stations, nous avons choisi pour les prélèvements en transects une surface de référence constituée par un cadre de 25×25 cm, soit 1/16 de mètre carré (planche IV, bas). Ce cadre est immergé à l'endroit choisi pour le prélèvement. A l'aide d'une épuisette à mailles très fines, la vase se trouvant sur toute la surface du cadre est recueillie jusqu'à un niveau dépassant la profondeur limite d'enfouissement des *Pisidium* qui est de trois centimètres environ. Cette méthode permet des prélèvements quantitatifs très précis, mais elle n'autorise que la prospection des zones peu profondes; au-delà de 1,20 mètre, nous avons utilisé une benne à fermeture automatique, qui donne des renseignements qualitatifs.

Au laboratoire, les *Pisidium* se trouvant dans chaque prélèvement sont isolés, déterminés et comptés. Nous n'avons jamais tenu compte des *Pisidium* morts, dont les coquilles, de couleur blanchâtre, se distinguent très aisément.

1º) Analyse des transects:

La représentation graphique de chacun des transects indique, de bas en haut :

a) Le profil du milieu traversé: L'échelle des hauteurs et l'échelle des longueurs sont indiquées pour chaque transect; l'épaisseur des sédiments meubles reposant sur la roche-mère est représentée en grisé.

- b) Les éléments essentiels de la végétation : Celle-ci est représentée par des traits dont l'épaisseur varie en fonction de la valeur de recouvrement :
 - un trait fin indique un recouvrement inférieur à 20 %;
 - un trait moyen indique un recouvrement de 20 à 50 %;
 - un trait fort indique un recouvrement supérieur à 50 %.
- c) Les histogrammes représentant la population de chaque espèce de Pisidium : L'échelle des hauteurs, identique pour tous les transects, figure sur les schémas ; la population est celle recensée dans notre surface de référence (1/16 m²).
- d) L'histogramme représentant l'ensemble du peuplement de Pisidium avec la même échelle que précédemment, et sur la même surface.

Le nombre de *Pisidium* récoltés et déterminés varie selon les transects. Nous indiquons ci-dessous le nombre total d'individus identifiés pour chacun des transects :

A : 1 927 — B : 2 439 — C : 1 096 — D : 3 499 — E : 1 731 — F : 443 — G : 189 — H : 238 — I : 726 — J : 599 soit 12 887 *Pisidium* au total.

Transect A (Fig. 3) (Pl. I, haut): Ce transect est effectué en aval de l'étang Long. Il traverse un chenal amenant les eaux de l'étang Long vers l'étang Llat; de part et d'autre du chenal se trouvent une cariçaie et une ériophoraie, toutes deux très denses (recouvrement variant de 50 à 100 %).

Les histogrammes des populations de *Pisidium* montrent la prédominance de deux espèces : *P. lilljeborgii* et *P. obtusale*. Leur localisation est très précise.

La cariçaie héberge une population de *P. obtusale* qui disparaît dès que l'on se trouve au niveau du chenal. Sur toute l'étendue du chenal se trouve *P. lilljeborgii*, dont la densité peut atteindre 3 900 individus au m². Précisons que le chenal est à cet endroit envahi par une vase fine et que le courant est important. Dès que l'on dépasse le chenal, *P. lilljeborgii* disparaît définitivement. Par contre, *P. obtusale* réapparaît aussitôt et sa présence est constante dans l'ériophoraie jusqu'à la fin du transect. La densité maximale est de 1 900 *P. obtusale* au m².

- P. hibernicum apparaît, comme P. lilljeborgii, au niveau du chenal mais en quantité bien inférieure (240 au m²).
- P. casertanum, P. milium, P. nitidum apparaissent dans le transect, mais sans former de populations appréciables. P. subtruncatum est absent.

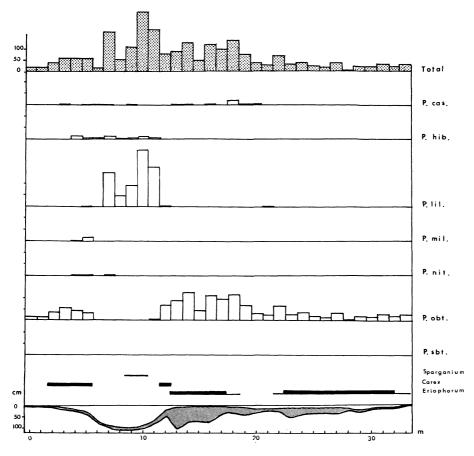


Fig. 3. - Transect A.

Transect B (Fig. 4) (Pl. I, haut): Il est parallèle au transect A, 10 mètres en aval. A ce niveau existe un élargissement du chenal bordé par une cariçaie relativement lâche (recouvrement toujours inférieur à 50 %).

Le substrat dans le chenal est constitué de galets entre lesquels se trouve une petite quantité de vase. Cette variation notable du milieu, tant en ce qui concerne la végétation que le substrat, par rapport au transect A, est bien visible sur la photo.

L'eau est animée par un léger courant qui est le plus important vers le milieu du ruisseau, mais est également sensible dans la cariçaie lâche.

L'espèce qui domine est P. lilljeborgii. On la trouve dès le début du transect où elle atteint 4 000 individus au m². Puis la

résence dans le substrat de nombreux galets entraîne un appaurissement du nombre d'individus qui ne trouvent plus assez de ase pour s'enfouir.

La population de P. lilljeborgii réapparaît lorsque les condions redeviennent semblables à celles du départ. Aux côtés de P. lilljeborgii, on note la présence de P. hibernicum, mais nous vons pu constater que les deux espèces n'occupent pas nécessaiment la même niche écologique. En effet, dans cette partie du uisseau, P. lilljeborgii habite la vase qui comble les interstices ntre les galets, tandis que les P. hibernicum vivent dans des ryophytes immergés (Fontinalis sp.), qui sont accrochés aux ierres. Le nombre de Pisidium vivant dans ce biotope particulier 'est pas négligeable. Ainsi, une seule pierre mesurant environ $P(P) \times P(P) \times P(P)$ cm et couverte de $P(P) \times P(P)$ faut signaler la présence e P. $P(P) \times P(P)$ $P(P) \times P(P)$ P(P)

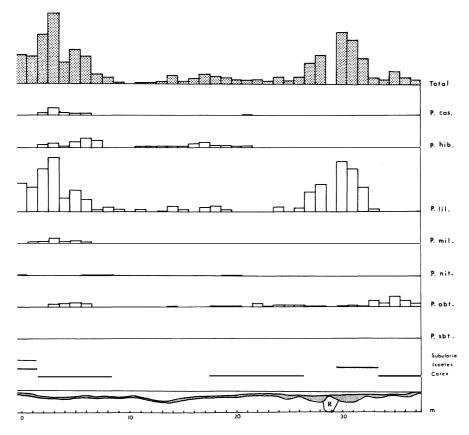


Fig. 4. — Transect B.

bien moins forte que dans le transect précédent (270 au m² contre 1 900 au m²).

P. casertanum, P. milium et P. nitidum sont très rares dans ce transect. P. subtruncatum est absent.

Transect C (Fig. 5) (Pl. I, bas): Il se situe dans un élargissement du torrent, une centaine de mètres en aval du transect B, c'est-à-dire à peu près à mi-chemin entre l'étang Long et l'étang Llat.

Sauf à proximité immédiate des rives, le courant est sensible sur l'ensemble du transect. Du point de vue du substrat, on note une zone à vase fine dans les cinq premiers mètres du transect, le reste étant constitué de galets. La végétation aquatique est très pauvre.

Dans la zone à vase fine, on trouve une population assez importante de *P. lilljeborgii* à laquelle sont associés en quantités bien plus faibles les six autres espèces qui font partie de notre

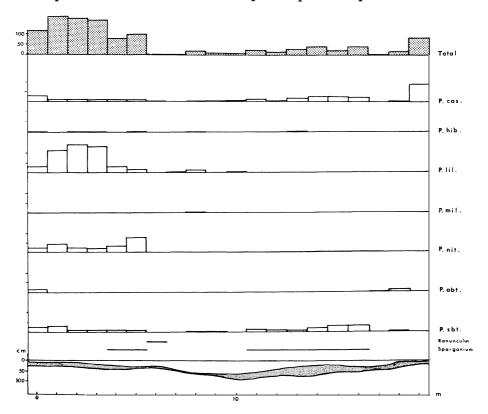


Fig. 5. — Transect C.

étude. On note l'apparition de *P. subtruncatum*. Dans la zone à galets, on ne trouve plus que de rares individus peuplant les interstices remplis de vase; ils appartiennent surtout à *P. casertanum* et *P. subtruncatum*.

Transect D (Fig. 6) (Pl. I, bas): Il est situé 5 mètres en aval du précédent et se caractérise par la présence d'un milieu pozziniforme à son début. Ce milieu pozziniforme est parfaitement à l'abri du courant principal; en été, il est même dépourvu d'eau, mais la vase reste toujours humide; celle-ci est fine et contient de nombreux débris végétaux.

Les histogrammes des populations sont très significatifs, prin-

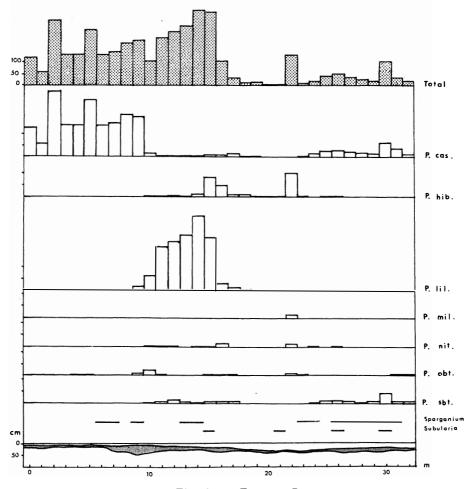


Fig. 6. — Transect D.

cipalement en ce qui concerne deux espèces : P. casertanum et P. lilljeborgii.

On observe une prépondérance de *P. casertanum* dès le début du transect, donc dans le milieu pozziniforme. La densité maximale observée est de 4 400 *P. casertanum* au m². Dès que l'on arrive dans le courant, on constate une chute brutale de la population de *P. casertanum* dont la densité n'atteint plus que 16 au m².

Lorsqu'on s'approche de l'autre rive, l'eau redevient plus calme et la vase plus abondante. Nous retrouvons à ce niveau une population de *P. casertanum*.

A l'endroit de la rivière où le courant devient sensible, on observe par contre l'apparition de *P. lilljeborgii* dont la population présente rapidement une densité maximale de 5 000 individus au m². Mais cette population décroît et disparaît lorsque le sédiment meuble fait place aux galets.

Parallèlement à l'extension de *P. lilljeborgii*, on note celle, moins importante toutefois, de *P. hibernicum*.

Les quatre autres espèces du genre *Pisidium* étudiées sont représentées dans le transect, mais en très faible nombre. Elles ont ici un intérêt secondaire.

Transect E (Fig. 7) (Pl. II, haut) : Ce transect a été effectué à l'étang Balleuil. La première partie du transect traverse une cariçaie plus ou moins lâche, puis une sparganiaie ; la deuxième partie du transect se situe dans un milieu à eau libre, dont le substrat est constitué de nombreux galets entre lesquels se trouve le sédiment meuble. La fin du transect est soumise à l'influence d'un courant provenant du delta d'alimentation de l'étang.

Les histogrammes des populations montrent que deux espèces dominent dans la première partie du transect : P. nitidum et P. milium.

Par contre, dès qu'on pénètre dans le milieu à eau libre, deux espèces apparaissent : *P. hibernicum*, *P. lilljeborgii*. Les autres espèces sont peu ou pas représentées.

Transect F (Fig. 8): Nous avons établi ce transect en vue d'étudier la distribution des populations dans une cariçaie typique, se trouvant dans une baie dépourvue de courant à l'étang des Dougnes.

Les histogrammes des populations montrent la présence de trois espèces de *Pisidium* : *P. obtusale*, *P. milium*, *P. nitidum*. Les quatre autres espèces sont totalement absentes.

Les résultats de ce transect viennent préciser les conclusions des transects déjà étudiés, concernant la nature des espèces de *Pisidium* vivant dans la caricaie.

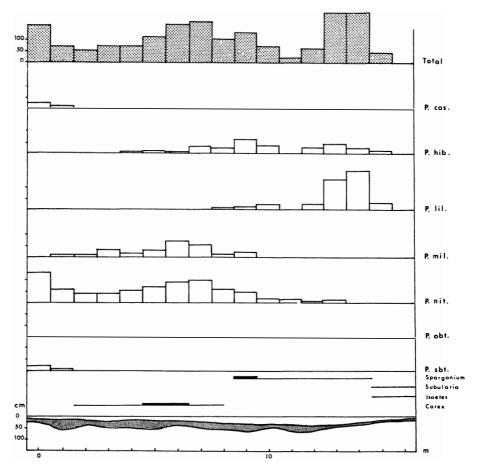


Fig. 7. — Transect E.

Transects G et H (Fig. 9 et 10) (Pl. II, bas) : Le transect G est effectué à l'étang de la Coumasse. Il traverse une cariçaie et une ményanthaie. Une seule espèce domine par le nombre d'individus : P. obtusale. Les autres espèces sont peu représentées.

La pauvreté en individus qui caractérise ce transect peut trouver une explication dans le fait que le milieu traversé, surtout au début du transect, subit un assèchement assez prolongé à certains moments de l'année. L'existence d'une sorte de seuil, formé de terre consolidée, paraît d'après nos histogrammes, limiter l'extension des *Pisidium* en direction de la rive.

Il est intéressant de constater que *P. obtusale* semble être l'espèce qui résiste le plus longtemps à ces conditions de vie défavorables.

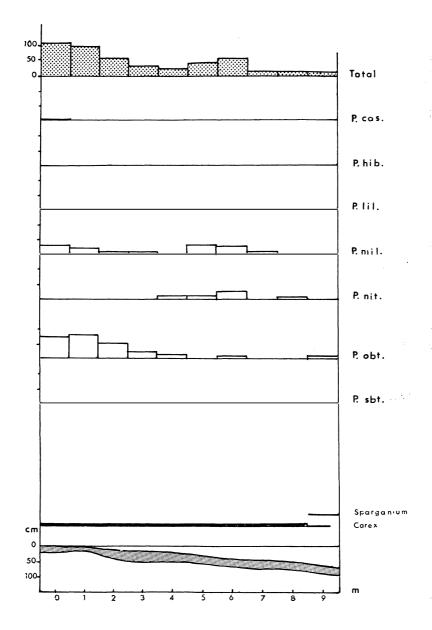


Fig. 8. — Transect F.

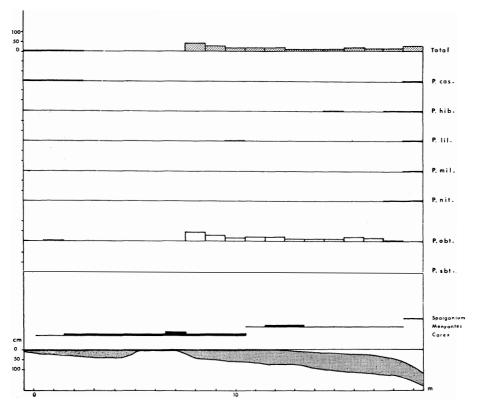


Fig. 9. - Transect G.

Le transect H est effectué dans le même milieu que précédemment, à 20 mètres du transect G et parallèlement à lui. La cariçaie est plus lâche, mais les populations sont également très pauvres. *P. milium* est l'espèce dominante.

Transects I et J (Fig. 11 et 12): Le transect I traverse une ményanthaie située en bordure de l'étang Sec. On constate la prédominance de P. milium, P. nitidum et P. obtusale. De plus on relève la présence de P. lilljeborgii et P. hibernicum, ce qui prouve que la ményanthaie peut constituer un milieu favorable à diverses espèces; aucune espèce cependant n'atteint un grand épanouissement.

Le transect J est parallèle au précédent, mais traverse une cariçaie à faible vitalité qui s'intercale entre la rive et les *Menyanthes*. Les espèces sont les mêmes que précédemment, mais avec des populations très clairsemées dans la partie où poussent les *Carex*.

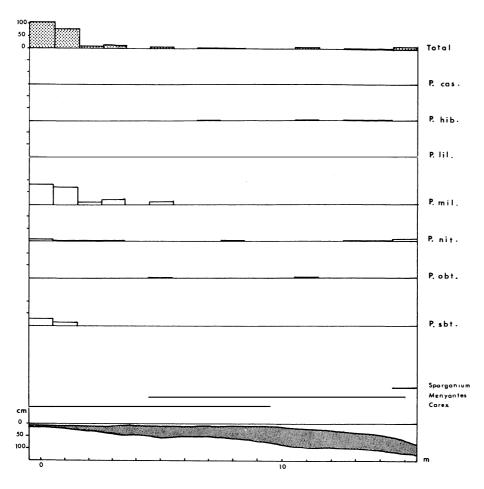


Fig. 10. — Transect H.

On notera que *P. hibernicum* est présent dans ces deux transects au bord extrême de l'étang, observation que l'on peut faire également sur les transects E et H.

2°) Analyse des prélèvements non alignés :

En dehors des transects ci-dessus, nous avons effectué, dans le but de comparer soit différents milieux entre eux, soit différents étangs, des séries de prélèvements non alignés. En effet, lorsque plusieurs prélèvements sont effectués au hasard dans un milieu supposé homogène, on peut établir par calcul des moyennes, le prélèvement-type caractéristique de ce milieu. On dispose ainsi

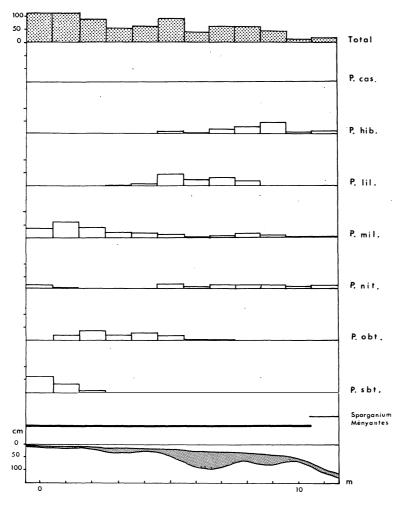


Fig. 11. - Transect I.

d'une méthode différente pour l'approche du problème de la répartition des populations.

Nous exprimerons successivement les résultats obtenus :

- a) dans les étangs;
- b) dans les étangs atterris;
- c) dans les pozzines.

a) Etangs:

Etang Long (Pl. III, haut et bas) : Dans la partie haute de cet étang existe une zone en voie d'atterrissement dont la plus grande

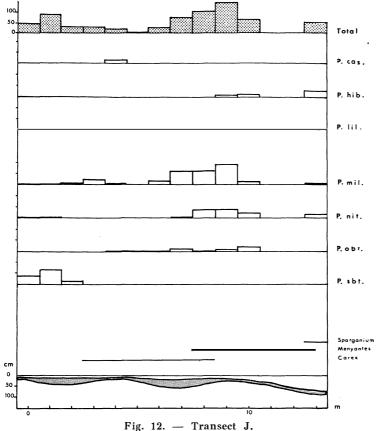


Fig. 12. — Transect J.

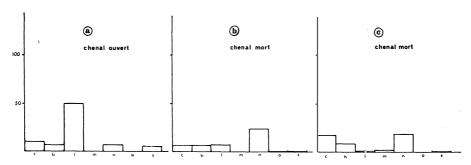
partie est couverte par une cariçaie régulière et dense. Cette cariçaie est découpée par trois chenaux; l'un d'eux, situé contre la rive est de l'étang (Pl. III, a) s'ouvre dans celui-ci et est parcouru par un courant important. Les deux autres (Pl. III, b et c) peuvent être qualifiés de chenaux morts, car ils se perdent dans la cariçaie et ne débouchent pas dans l'étang; ces chenaux morts sont parcourus par un très léger courant qui s'infiltre ensuite dans la caricaie (Pl. III, d). Entre les deux chenaux situés le plus à l'est, la cariçaie est interrompue par un peuplement d'*Eriophorum* formant une bande de 20 × 5 mètres de longueur environ (Pl. III, e).

Nous avons effectué une série de prélèvements (44) dans cette zone et nous avons établi le prélèvement-type pour :

- le chenal ouvert;
- les deux chenaux morts ;
- la cariçaie;
- l'ériophoraie.

Les histogrammes obtenus (Fig. 13 a, b, c, d, e) montrent que (1):

- dans le chenal ouvert (a), l'espèce dominante est P. lilljeborgii, les autres espèces étant très faiblement représentées;
- dans les chenaux morts (b et c), P. lilljeborgii est encore présent, mais en quantité bien plus faible; l'espèce qui domine devient P. nitidum, associé, surtout dans le chenal ouest (c) à une proportion notable de P. casertanum (aussi bien dans le chenal ouvert que dans les deux chenaux morts, P. obtusale est absent ou très accidentellement représenté);
- dans la cariçaie (d), P. lilljeborgii disparaît au profit d'une association de trois espèces : P. nitidum, P. obtusale, P. milium;
 - dans l'ériophoraie enfin (e), le peuplement est presque



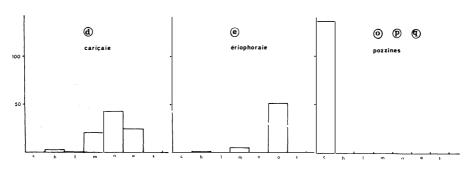


Fig. 13. — Histogrammes des prélèvements-types calculés pour divers milieux de l'étang Long (a, b, c, d, e) et pour les pozzines (o, p, q) (voir emplacements sur la carte, fig. 1).

Abcisse : espèces de *Pisidium* désignées par leur initiale. Ordonnée : nombre moyen d'individus récoltés sur 1/16 m².

⁽¹⁾ Les lettres a, b, etc., permettent de se reporter à la fois aux planches photographiques et à la carte fig. 1.

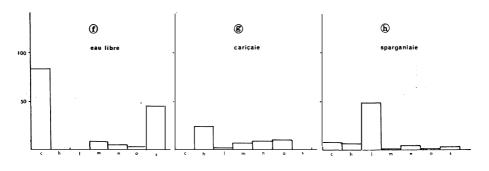
entièrement composé de *P. obtusale*. Tous ces résultats, notamment en ce qui concerne les biotopes de *P. lilljeborgii* et *P. obtusale*, confirment les observations faites dans la partie inférieure de ce même étang (transects A et B).

Etang Llat (Pl. IV, haut): Dans la partie amont de l'étang Llat existe, sur le bord de l'étang, une zone d'eau libre de type pozziniforme (Pl. IV, f), entourant une cariçaie très importante et dense (Pl. IV, g); vers le large, la cariçaie est bordée de manière classique par une frange de Sparganium (Pl. IV, h).

Nous avons établi, sur un ensemble de 15 prélèvements, le prélèvement-type :

- de la zone d'eau libre pozziniforme ;
- de la cariçaie;
- de la sparganiaie.

Les histogrammes (Fig. 14 f, g, h) permettent de faire les constatations suivantes :



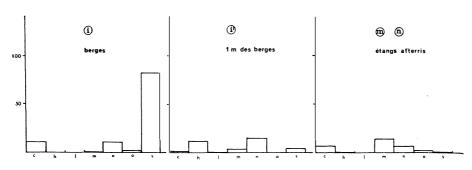


Fig. 14. — Histogrammes de prélèvements-types calculés pour divers milieux de l'étang Llat (f, g, h), de l'étang Vivé (i et i'), de deux étangs atterris (m, n) (voir emplacements sur la carte, fig. 1).

Conventions identiques à celles de la fig. 13.

- La zone d'eau libre pozziniforme abrite un peuplement de P. casertanum associé à un nombre plus faible de P. subtruncatum.
- La cariçaie, pauvre en Pisidies, présente néanmoins les espèces que nous avons déjà reconnues comme habituelles à ce milieu (P. nitidum, P. milium, P. obtusale) auxquelles se joint ici P. hibernicum.
 - Dans la sparganiaie, P. lilljeborgii domine nettement.

Etang du Vivé: Les transects E, C, I et G, et également les observations faites ci-dessus à l'étang Llat paraissent localiser P. subtruncatum dans les zones d'eau libre dépourvues de végétation et situées au voisinage immédiat des bords des étangs. Une région de l'étang du Vivé, où cette espèce est bien représentée, nous a permis de confirmer cette distribution.

Nous avons effectué une série de huit prélèvements dans les sinuosités formées par les berges de l'étang et une série de huit prélèvements dans une zone située à plus de un mètre du bord, approximativement en face des précédents. Nous avons établi ainsi deux prélèvements-types (Fig. 14 i et i').

Ceux-ci montrent l'extension remarquable de *P. subtrun-catum* dans le premier type de milieu, alors que dès qu'on s'éloigne des berges, il devient rare ou absent.

Etangs Soubirans, Trébens et Casteilla (1): Ces étangs, les plus élevés du groupe, ne montrent guère de zones atterries; la végétation bordière y est très rare; seul, le fond des lacs est recouvert d'une vase fine où s'enracinent de nombreux pieds de Ranunculus.

A l'aide d'un bateau et d'une benne à fermeture automatique, nous avons effectué des prélèvements à des profondeurs variables dans ces étangs. Bien entendu, ces prélèvements ont principalement un intérêt qualitatif, car on ne saurait comparer la quantité de vase ramenée par la benne à fermeture automatique avec celle que l'on peut recueillir manuellement avec le plus grand soin dans un carré de 1/16 de mètre carré.

Les prélèvements ont permis de récolter :

- dans l'étang Soubirans :
 - à la profondeur de 5 mètres : P. lilljeborgii, 56 exemplaires.
- dans l'étang Trébens :
 - à la profondeur de 7,50 mètres : P. casertanum, 6 exemplaires ; P. lilljeborgii, 3 exemplaires.
 - à la profondeur de 13,50 mètres : P. casertanum, 11 exem-

⁽¹⁾ Nous remercions vivement M. Catari, Garde-chef commissionné de l'Administration du Conseil Supérieur de la Pêche, pour l'aide qu'il nous a apporté dans l'étude de ces étangs.

plaires; P. hibernicum, 1 exemplaire; P. lilljeborgii, 9 exemplaires.

— dans l'étang Casteilla :

à la profondeur de 4,60 mètres : *P. hibernicum*, 5 exemplaires. à la profondeur de 15,60 mètres : *P. casertanum*, 3 exemplaires. à la profondeur de 17,80 mètres : *P. casertanum*, 3 exemplaires.

La présence de *P. casertanum* dans ces étangs n'avait pas été signalée par Kuiper (1964) ; sa présence à des profondeurs relativement importantes est un fait intéressant à noter pour l'auto-écologie de cette espèce.

En dehors des prélèvements que nous avons analysés ci-dessus, d'autres prélèvements ont été effectués dans l'ensemble des étangs du Carlit.

Nous ne détaillons pas ici tous les résultats obtenus : ceux-ci seront utilisés plus loin pour l'établissement des statistiques relatives à la faune des Pisidies de chacun des étangs.

b) Etangs atterris:

Nous avons choisi deux petits étangs en voie de comblement situés entre l'étang du Vivé et l'étang des Dougnes. La plus grande partie de leur surface est couverte d'une cariçaie serrée, plus ou moins entrecoupée de touffes d'*Eriophorum*. Le long des rives serpente un petit chenal d'eau libre, à courant très discret.

Ces milieux sont pauvres en Pisidies. Nous indiquons (Fig. 14 m, n) l'histogramme d'un prélèvement-type d'après la moyenne de seize prélèvements.

Il semble, d'après cet histogramme, que deux espèces seulement atteignent une importance relative dans ce genre de milieu : P. casertanum (présent surtout dans les chenaux d'aspect pozziniforme) et P. milium (présent surtout dans la cariçaie).

c) Pozzines (Pl. IV, bas):

Le type de milieu que nous désignons sous ce nom s'est révélé d'un intérêt tout particulier dans l'étude de l'écologie des *Pisidium*. En effet, les pozzines, ainsi que l'a déjà signalé Combes (1968), abritent exclusivement des populations de *P. casertanum* qui y atteignent d'ailleurs très souvent des densités considérables.

Il est donc probable que la pozzine constitue dans notre région le biotope de choix de cette espèce. Nous avons d'ailleurs noté qu'elle atteint en pozzine des dimensions nettement supérieures à celles qu'elle atteint en étang.

En fait, ces pozzines ne sont pas toutes équivalentes pour les

Pisidium, car le degré d'assèchement qu'elles subissent au cours de l'été est très variable. Certaines pozzines sont alimentées par des suintements tout au long de l'année; ce sont celles qui abritent naturellement les populations les plus importantes : 2 200 au m² dans une pozzine voisine de l'étang des Dougnes; 2 900 et 4 300 au m² dans deux petites pozzines voisines de l'étang Balleuil. D'autres pozzines subissent un assèchement partiel qui entraîne une mortalité importante de la population, généralement au mois d'août. Une observation nous a montré qu'au moment de cet assèchement, 10 % seulement de la population avait survécu (11 P. casertanum vivants pour 116 morts), dans une pozzine voisine de l'étang Noir. D'autres pozzines enfin s'assèchent chaque année pendant les mois d'été. On n'y trouve alors des Pisidium vivants qu'à titre temporaire.

Le milieu de type pozzine est donc soumis à des variations très importantes du niveau de l'eau qui l'apparentent parfois aux milieux dits périodiques. On sait que dans de tels milieux, les populations de Pisidies, quelles qu'elles soient, subissent des fluctuations considérables, en rapport avec les conditions météorologiques. Il va de soi que nos pozzines, ou du moins certaines d'entre elles doivent, selon les années, donner asile à des populations plus ou moins prospères de *P. casertanum*. C'est seulement dans les pozzines de type véritablement pérenne que les observations faites prennent une valeur générale.

L'histogramme représentant le prélèvement-type des pozzines (Fig. 13 o, p, q) a été fait d'après huit prélèvements de 1/16 de m² dans des pozzines permanentes.

Nous avons pu constater que dans les pozzines subissant un assèchement partiel, les *Pisidium*, suivant leur degré d'enfouissement, étaient exposés de façon variable à la dessication. En effet, la partie supérieure de la vase peut s'assécher et se craqueler, tandis que la partie profonde conserve une humidité suffisante à la survie des Mollusques.

Nous avons pu, dans une pozzine dont la vase était consolidée mais encore humide, découper celle-ci tranche par tranche pour étudier la distribution verticale des *Pisidium*. La figure 15 indique le résultat obtenu. On voit que les *Pisidium* sont les plus nombreux dans le premier cm de vase et ne dépassent pas 2 cm d'enfouissement. On se rend compte qu'en cas d'assèchement seulement superficiel, les individus les plus profonds peuvent survivre. Notre observation, réalisée dans la vase humide et tassée, où tous les *Pisidium* étaient encore vivants mais manifestement prisonniers du substrat, montre qu'il ne semble pas se faire de migration verticale au moment où la pozzine s'assèche. Du moins cette migration, si elle a lieu, est-elle réduite et ne suffit guère à protéger la population.

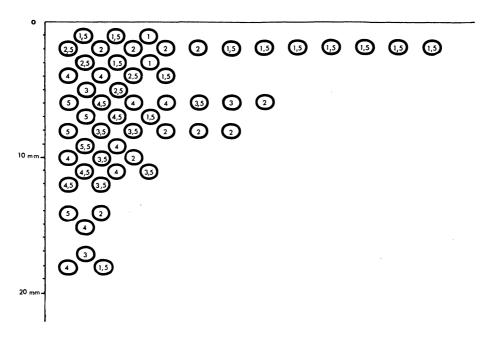


Fig. 15. — Distribution des *Pisidium* dans la vase d'une pozzine en cours d'assèchement. Chaque ellipse représente un individu et le chiffre au centre de l'ellipse indique la longueur en mm de son plus grand axe.

IV. — SYNTHESE DES RESULTATS

L'analyse que nous venons de faire des prélèvements en transect et des prélèvements non alignés, nous permet de tenter de dégager des corrélations entre les populations de *Pisidium* et le milieu d'une part, entre les populations elles-mêmes, d'autre part.

1. — Corrélations populations-milieux :

Si on compare l'étang, l'étang atterri et la pozzine, on constate que, dans ces trois grands types de milieux, le plus favorable aux Pisidies, qualitativement et quantitativement, est indiscutablement le premier. En effet, dans l'étang, les sept espèces sont présentes et toutes peuvent atteindre, au moins en certains points, des densités élevées. Dans la pozzine, une seule espèce est présente, mais elle peut former les populations très denses.

Les statistiques permettent en outre d'établir des corrélations remarquables entre les populations de *Pisidium* et les milieux tels que nous les avons physionomiquement définis.

Nous avons groupé les résultats obtenus pour :

- la cariçaie;
- la ményanthaie;
- l'ériophoraie ;
- la sparganiaie;
- l'eau libre stagnante (ou à courant non appréciable);
- l'eau libre avec courant.

Nous donnons deux représentations graphiques de statistiques correspondant à ces milieux :

- pourcentage des espèces (Fig. 16);
- prélèvements-types (Fig. 17).

On peut faire les constatations suivantes :

a) dans la cariçaie et la ményanthaie, plusieurs espèces sont présentes avec des densités relativement voisines : *P. milium*, *P. nitidum*, *P. obtusale* sont particulièrement bien représentés. Les pourcentages montrent des distributions voisines pour la cariçaie et la ményanthaie mais les prélèvements-types font

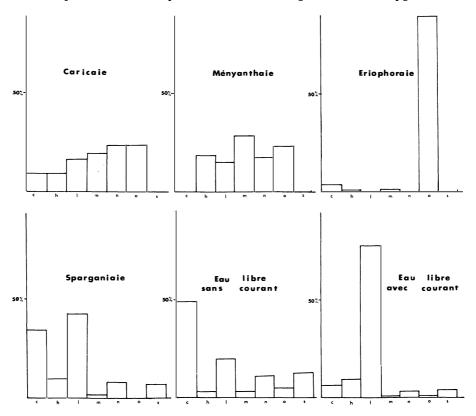
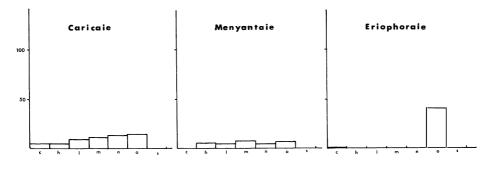


Fig. 16. — Pourcentage des différentes espèces (par rapport à la population totale recensée) dans différents milieux. Les espèces sont désignées par leur initiale.

- apparaître que la ményanthaie est quantitativement plus pauvre que la cariçaie.
- b) dans l'ériophoraie, une seule espèce peut former des populations importantes : P. obtusale.
- c) la cariçaie, la ményanthaie et l'ériophoraie n'abritent jamais P. subtruncatum.
- d) la sparganiaie, l'eau libre stagnante et l'eau libre avec courant présentent des points communs quant à la répartition des Pisidium:
 - P. milium, P. obtusale y sont en quantité réduite.
 - P. nitidum est un peu plus abondant.
 - Les espèces dominantes sont soit P. casertanum, soit P. lilljeborgii.
- Parmi ces trois milieux, l'eau libre sans courant se singularise par la forte proportion de *P. casertanum*. En effet, l'eau sans courant est souvent (près des rives) l'indice d'un milieu pozzi-



(1mm = 2 pisidies)

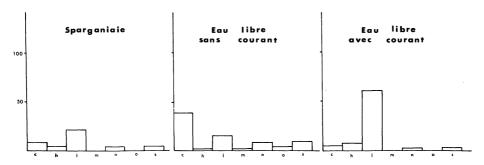


Fig. 17. — Histogrammes des prélèvements-types calculés pour différents milieux d'après les prélèvements réels effectués dans l'ensemble des étangs du Carlit.

Abcisse : espèces de *Pisidium* désignées par leur initiale. Ordonnée : nombre moyen d'individus récoltés sur 1/16 m². niforme et nous avons souligné la prédilection de *P. casertanum* pour celui-ci.

— La sparganiaie et l'eau libre avec courant présentent des histogrammes voisins; on note simplement la prédominance très nette de *P. lilljeborgii* dans l'eau libre avec courant; *P. hibernicum*, bien que comparativement beaucoup moins abondant, y atteint sa densité maximale (1 550 au m²).

Si on envisage désormais le problème espèce par espèce, nos histogrammes montrent que :

- a) P. casertanum ne présente de populations importantes que dans la pozzine et l'eau libre sans courant, dont nous avons dit qu'elle recouvrait souvent un milieu de type pozziniforme.
- b) P. hibernicum, qui ne forme jamais de populations importantes, atteint ses densités maximales dans les courants; sauf dans l'ériophoraie, il est cependant présent à peu près partout, notamment dans les cariçaies.
- c) P. lilljeborgii est l'espèce des eaux libres (surtout lorsqu'il y a du courant) et de la sparganiaie, milieu très ouvert. Elle subsiste dans la cariçaie, mais lorsque celle-ci, suffisamment ouverte, est bien irriguée (transects A et B).
- d) *P. milium* se trouve surtout dans la cariçaie ; on remarque qu'il est également assez important dans l'étang atterri qui est luimême envahi par les *Carex*.
- e) *P. nitidum*, comme le précédent, se trouve surtout dans la cariçaie, mais il présente une tendance plus marquée à coloniser également des biotopes ouverts.
- f) *P. obtusale*, qui peuple également la cariçaie, trouve son biotope optimal dans l'ériophoraie, milieu le plus fermé parmi ceux que nous étudions.
- g) P. subtruncatum ne présente des densités appréciables que dans l'eau libre sans courant (rappelons que nous l'avons surtout localisé sur les bords des étangs et qu'il n'existe jamais dans les formations végétales denses).

Pour résumer les affinités de chacune des espèces pour les différents milieux des étangs du Carlit, nous proposons le tableau ci-dessous dans lequel les *Pisidium* sont affectés de symboles basés sur les moyennes (prélèvements-types) établies pour nos prélèvements de 1/16 de m²:

XXXX : plus de 30 individus sur 1/16 de m²;
XXX : entre 20 et 30 individus sur 1/16 de m²;
XX : entre 10 et 20 individus sur 1/16 de m²;
X : entre 5 et 10 individus sur 1/16 de m²;
moins de 5 individus sur 1/16 de m².

Espèces	Eau libre avec courant	Sparga- niaie	Eau libre sans courant	Cariçaie	Ményan- thaie	Eriopho- raie	
casertanum	_	X	xxxx		_	_	
hibernicum	х	_	_	_	_	_	
lilljeborgii	xxxx	XXX	XX	X	_		
milium	_	_	_	XX	х	_	
nitidum	_	_	X	XX	_	_	
obtusale	_	_	_	XX	х	xxxx	
subtruncatum		_	Х	_			

On se rend compte qu'aux différents milieux, tels que nous les avons définis au début de notre étude, correspondent des faunes de Pisidies tout à fait caractéristiques. On doit seulement remarquer que, dans nos biotopes, la classification physionomique, fondée essentiellement sur la végétation et le courant, pour intégrative qu'elle soit, ne définit pas le milieu d'une manière parfaite. On s'en rend compte notamment dans le cas de « l'eau libre sans courant » qui peut ou non recouvrir un sédiment de type pozziniforme, de sorte que l'on rencontre suivant les cas soit P. casertanum, soit P. lilljeborgii. C'est également vrai pour la cariçaie, très souvent dépourvue de P. lilljeborgii, mais qui abrite cette espèce lorsqu'elle est suffisamment ouverte à un renouvellement de l'eau. Ces deux milieux (« eau libre sans courant » et « cariçaie ») ne recouvrent donc pas, du point de vue des faunes de Pisidies, des entités parfaitement homogènes et ce résultat ouvre la voie à des caractérisations plus poussées.

2. — Corrélations populations-étangs :

Kuiper (1964) en dressant, quarante années après les premiers travaux d'Astre, le premier inventaire précis des *Pisidium* de trois des étangs du Carlit, a noté que certaines espèces ne semblaient pas présentes dans chacun d'eux. Nos recherches nous permettent de compléter cet inventaire pour les trois étangs envisagés par Kuiper (Sec, Noir, Vivé) et de l'étendre aux autres étangs.

Etangs Espèces	Vive	Noir	Coumasse	Sec	Llat	Long	Balleuil		Casteilla	Trebens	Soubirans
P. casertanum	*	+	*	+	*	*	*	*	*	*	*
P. hibernicum	+	+	*	*	*	*	*	*	*	*	*
P. lilljeborgii	*	+	*	*	*	*	*	*		*	*
P. milium	*	+	*	*	*	*	*	*			
P. nitidum	+	+	*	*	*	*	*	*			
P. obtusale	*	X	*	*	*	*	*	*			
P. subtruncatum	+		*	*	*	*	*	*			

- + Signalé par Kuiper, retrouvé par nous-mêmes.
- X Signalé par Kuiper, non retrouvé par nous-mêmes.
- * Non signalé par Kuiper, découvert par nous-mêmes.

En plus de cet inventaire qualitatif, nous indiquons (Fig. 18 et 19) les proportions des différentes espèces pour les huit étangs dans lesquels nous avons fait les prélèvements les plus importants. Nous soulignons que cette statistique est d'une valeur très relative car elle dépend esentiellement des milieux qui sont choisis pour effectuer transects et autres prélèvements. Nous l'avons établie en tenant compte, non seulement des prélèvements que nous avons étudiés plus haut, mais aussi de nombreux autres prélèvements isolés qui ont été faits sur le pourtour des étangs dans le but précisément de compléter notre inventaire.

Les histogrammes obtenus nous semblent permettre au moins une observation intéressante. Il s'agit de la similitude étonnante entre l'histogramme de l'étang des Dougnes et celui de l'étang Long : les espèces y sont dans des proportions très voisines. Or, ces deux étangs présentent les plus grandes affinités physionomiques de tout le groupe des étangs du Carlit : tous deux sont peu profonds, très riches en végétation et possèdent des zones atterries à Carex et à Eriophorum. On notera que l'étang de Balleuil, situé entre les Dougnes et le Long, montre une certaine similitude avec ceux-ci, mais avec absence de P. obtusale; cette variation est très vraisemblablement en rapport avec l'absence de zones atterries à végétation dense dans cet étang, zones qu'affectionne cette espèce.

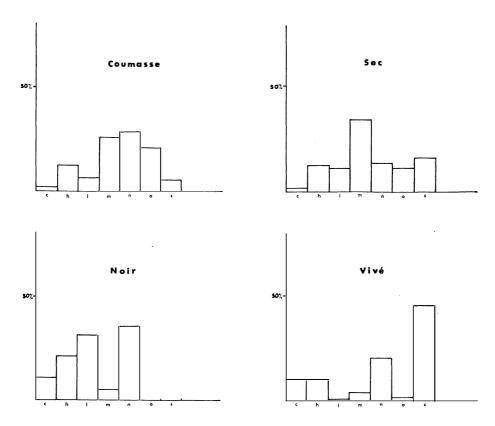


Fig. 18. — Pourcentage des différentes espèces (par rapport à la population totale recensée) dans différents étangs. Les espèces sont désignées par leur initiale.

3. — Corrélations entre populations :

Nous avons opéré une synthèse de nos résultats en recherchant la fréquence des présences simultanées des espèces de *Pisidium*.

La légende de la figure 20 indique le processus suivant lequel elle est réalisée; on voit que la densité des lignes droites est directement proportionnelle au nombre de prélèvements dans lesquels deux espèces données sont présentes simultanément avec une abondance minimale de cinq individus.

Cette figure montre les points essentiels suivants :

- a) P. casertanum dont nous avons souligné l'isolement total dans les pozzines n'est pas souvent mêlé, même dans les étangs, aux autres espèces de Pisidium. C'est, de toutes nos espèces, celle qu'on peut qualifier de la moins « sociale ».
 - b) P. hibernicum voit confirmé son habitat ubiquiste avec

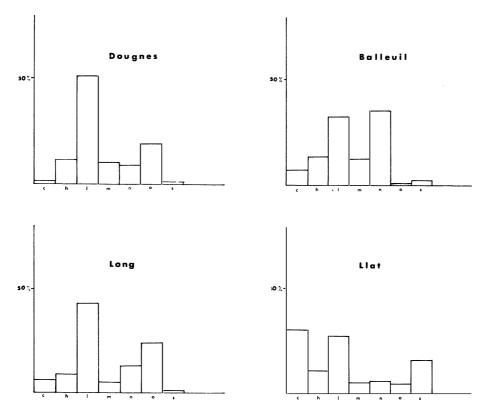


Fig. 19. — Pourcentage des différentes espèces (par rapport à la population totale recensée) dans différents étangs. Les espèces sont désignées par leur initiale.

une légère prédilection pour les courants puisqu'il se trouve généralement en compagnie de P. lilljeborgii et P. nitidum.

- c) P. lilljeborgii, mis à part ses affinités avec P. hibernicum que nous venons d'envisager, est rencontré assez souvent avec P. nitidum (qui colonise volontiers les milieux ouverts); on remarque la rareté de sa cohabitation avec les autres espèces.
- d) P. milium se mêle le plus souvent à P. nitidum (l'association de ces deux espèces semble caractériser beaucoup de cariçaies); on remarque que P. milium et P. obtusale sont également assez souvent associés, mais non P. obtusale et P. nitidum. Cela confirme l'hypothèse que nous avons déjà émise d'une hétérogénéité mésologique de la cariçaie.
- e) P. nitidum ajoute à sa cohabitation avec P. milium, une cohabitation non moins importante avec P. hibernicum et P. lillje-

borgii; il semble que nous ayons à faire ici à l'espèce la plus ubiquiste, puisqu'elle se trouve aussi bien aux côtés de P. milium dans la cariçaie que de P. hibernicum et P. lilljeborgii dans l'eau libre ou la sparganiaie.

- f) P. obtusale ne forme d'association appréciable qu'avec P. milium, espèce des cariçaies; on retrouve ici la préférence de ces deux espèces pour les milieux envahis par la végétation.
- g) P. subtruncatum ne paraît pas s'associer très souvent avec les autres espèces; il semble se trouver plus volontiers avec P. nitidum dont nous avons noté le caractère ubiquiste.

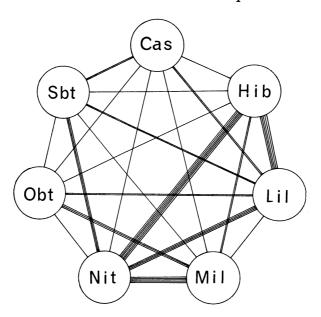
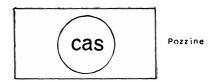


Fig. 20. — Appréciation de la coexistence des espèces. Les prélèvements (sur 1/16 m²) où deux espèces déterminées coexistent avec un effectif supérieur à cinq individus ont été recensés. Les lignes expriment la fréquence de cette coexistence suivant le barème ;

```
1 ligne : 1 à 3 %.
2 lignes : 3 à 6 %.
3 lignes : 6 à 9 %.
4 lignes : 9 à 12 %.
5 lignes : 12 à 15 %.
6 lignes : 15 à 18 %.
```

Le nombre total de prélèvements ayant servi de base à cette statistique est de 350.

Les remarques qui précèdent permettent de se rendre compte que les corrélations entre les milieux et les espèces de *Pisidium* débouchent sur des caractérisations partielles de biocénoses. A la seule condition d'envisager les populations de ces Mollusques



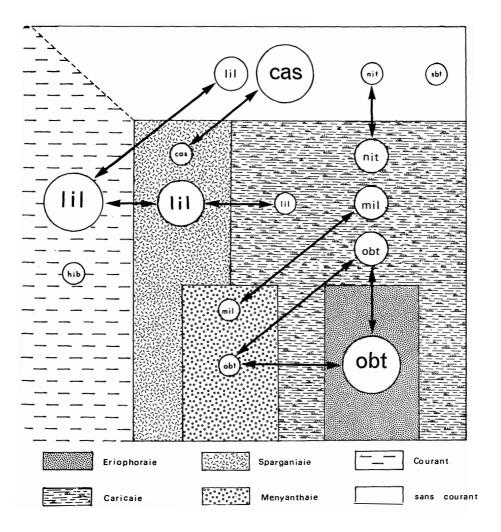


Fig. 21. — Représentation schématique d'un étang et d'une pozzine voisine (rectangle supérieur). Les milieux étudiés sont figurés par des symboles et les espèces de *Pisidium* par des cercles de dimensions proportionnelles à l'importance de leur population.

sous un aspect quantitatif et de ne pas tenir compte des habitats accidentels, les associations de Pisidies que nous avons relevées (par ex. milium-nitidum dans les cariçaies, lilljeborgii-hibernicum-nitidum dans l'eau libre) ont peut-être une valeur semblable aux associations classiques des phytosociologues.

Les données écologiques que nous venons d'analyser à propos des différentes espèces nous ont semblé pouvoir être synthétisées par un schéma d'ensemble.

Nous avons représenté figure 21, une fraction d'un étang en notant par des symboles les milieux étudiés; ceux-ci occupent dans le schéma les positions respectives qu'ils occupent le plus habituellement dans les étangs du Carlit; la pozzine est située en dehors de l'étang lui-même; l'étang atterri, simple cas particulier de l'étang classique n'est pas représenté.

Chaque espèce de *Pisidium* est symbolisée par un cercle dont les dimensions sont proportionnelles à la fréquence moyenne dans les prélèvements (nous rappelons que nous n'envisageons que l'aspect quantitatif du problème, les prélèvements inférieurs à cinq individus ne sont donc pas retenus).

Sur ce schéma existent des flèches reliant entre eux les symboles de certaines espèces. Nous mettons ainsi en évidence les écotones qui ne constituent pas des barrières pour les espèces de *Pisidium*, ou plus exactement pour l'établissement de populations prospères.

Bien entendu, deux réserves doivent être faites :

- d'un part ce schéma ne préjuge pas de la présence ou de l'absence d'un *Pisidium* d'une espèce donnée dans un milieu donné, mais simplement de l'importance d'une population appréciée de façon conventionnelle;
- d'autre part, un tel schéma ne représente qu'une hypothèse dans la mesure où il s'appuie sur des statistiques dont la signification demeure naturellement à approfondir.

V. - CONCLUSION

Cette étude des populations de *Pisidium* dans les étangs du Carlit permet de dégager des corrélations indiscutables entre les zones de végétation et les espèces de Mollusques dominantes. Nous avons élucidé comment, au fur et à mesure que les zones de végétation se succèdent, traduisant une évolution des conditions hydriques et sédimentologiques, les populations de *Pisidium* se modifient qualitativement et quantitativement. Des recherches sont en cours pour apprécier l'influence précise des facteurs physico-chimiques du milieu : intensité des courants à la surface des sédiments, granulométrie du substrat, température, pH et oxygène dissous des eaux.

RESUME

Sept espèces de *Pisidium* sont présentes dans les étangs du Carlit (Pyrénées-Orientales). La présence de chacune d'elles et surtout la densité de sa population sont en corrélation étroite avec les zones de végétation aquatique et sub-aquatique et la présence des courants.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Teiche des Carlitgebirges (Ost-Pyrenaen) beherbergen sieben Arten von *Pisidium*. Vorkommen und Bevölkerungsdichte hängen eng mit den Strömungen und den Sumpf und-Unterwasserpflanzengesellschaften zusammen.

BIBLIOGRAPHIE

- ASTRE, G. (1922). Les Mollusques des eaux lacustres pyrénéennes. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 50 : 11-47.
- ASTRE, G. (1925). Quelques stations de Mollusques des eaux lacustres pyrénéennes. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 53 : 125-130.
- BOYCOTT, A.E. (1936). The habitats of fresh-water mollusca in Britain. J. Anim. Ecol., 5: 116-186.
- Combes, C (1968). Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. Mém. Mus. Nat. Hist. nat., 51, 1: 1-195.
- GERMAIN, L. (1930). Faune de France : 21, Mollusques terrestres et fluviatiles. Lechevalier Edit., Paris : 897 p.
- HEARD, W.H. (1965). Comparative life histories of the north American pill clams (Pisidium). Malacologia, 2: 381-411.
- Henson, E.B. & Herrington, H.B. (1965). Sphaeriidae of Lakes Huron and Michigan in the vicinity of the straits of Mackinae. *Gr. Lakes Res. Div.*, Publ. 13: 77-95.
- Kuiper, J.G.J. (1964). Sur la présence des espèces du genre *Pisidium* dans les eaux lacustres des Pyrénées-Orientales. *Vie et Milieu*, 15 : 677-685.
- Kuiper, J.G.J. (1966). La distribution des espèces vivantes du genre Pisidium. C. Pf. en France. J. Conchyol., 105: 181-215.
- Меїєк-Вкоок, С. (1963). Uber die Mollusken der Hochschwarzwald und Hochvogesengewässer. Arch. Hydrobiol. Suppl. 28 : 1-46.
- VILLERET, S., BERTRU, G., LE COHU, R. et LENOIR, M. (1970). Recherches hydrobiologiques sur les lacs et étangs de la région du Carlit (Pyrénées-Orientales). I. Les milieux aquatiques : propriétés physico-chimiques. Bull. Soc. scient. Bretagne (sous presse).

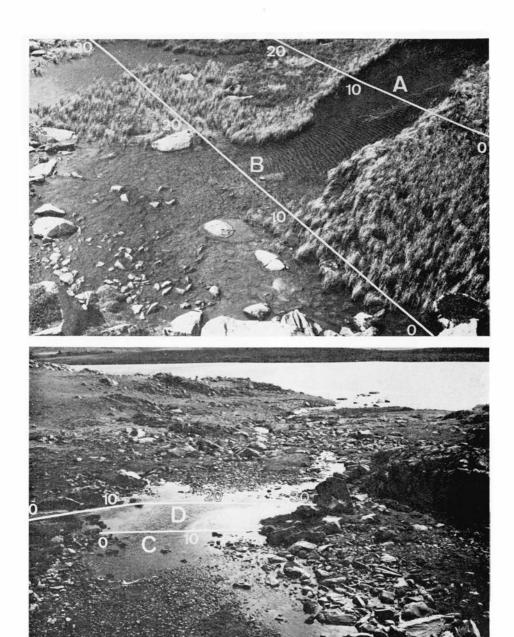


Planche I

Biotopes pyrénéens à PISIDIUM

 $En\ haut$: déversoir de l'étang Long (aval vers la gauche) : transects A et B. $En\ bas$: déversoir de l'étang Long (au fond l'étang Llat) : transects C et D.

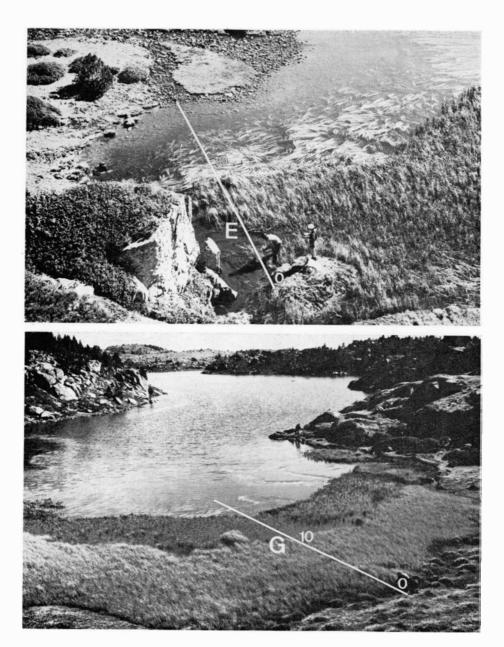


Planche II

Blotopes pyrénéens à PISIDIUM

En haut : étang Balleuil : transect E. En bas : étang de la Coumasse : transect G.

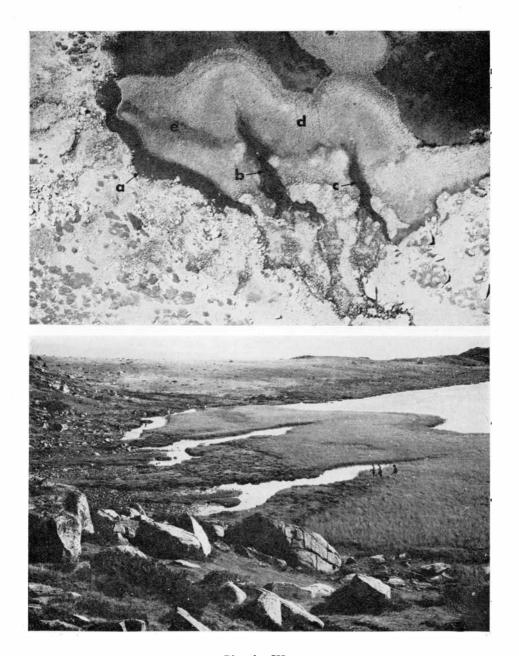
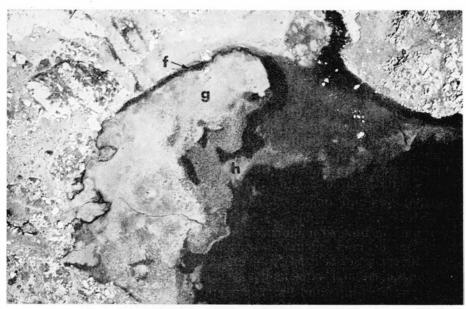


Planche III

Biotopes pyrénéens à PISIDIUM

En haut: vue aérienne de la partie amont de l'étang Long.
a) chenal ouvert; b) et c) chenaux « morts »; d) cariçaie;
e) eriophoraie.

En bas : même biotope vu du relief situé en amont.



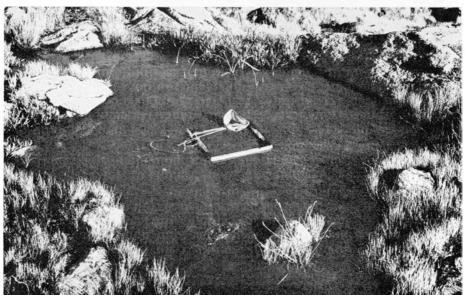


Planche IV

Biotopes pyrénéens à PISIDIUM

En haut : vue aérienne de la partie amont de l'étang Llat.
f) milieu pozziniforme; g) cariçaie; h) sparganiaie.

En bas : pozzine voisine de l'étang Balleuil (fig. 1, p. 97) avec cadre de prélèvement.