



HAL
open science

Première contribution à l'étude des diatomées de la réserve naturelle nationale de la forêt de la Massane (Pyrénées-Orientales)

Jean Bertrand, Clothier Coste, Joseph Garrigue

► To cite this version:

Jean Bertrand, Clothier Coste, Joseph Garrigue. Première contribution à l'étude des diatomées de la réserve naturelle nationale de la forêt de la Massane (Pyrénées-Orientales). Carnets Natures , 2022, Carnets natures, 9, pp.45-66. hal-03903544

HAL Id: hal-03903544

<https://hal.science/hal-03903544>

Submitted on 16 Dec 2022

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Volume 9 - 2022

CARNETS NATURES



Carnetsnatures.fr

Première contribution à l'étude des diatomées de la réserve naturelle nationale de la forêt de la Massane (Pyrénées-Orientales)

Jean BERTRAND¹, Clothier COSTE² et Joseph GARRIGUE³

Résumé

Cette première contribution à l'étude des diatomées de la réserve naturelle nationale (RNN) de la forêt de la Massane montre l'importance de ce groupe fréquemment associé aux lichens (diatomées épilichéniques). 378 taxons sont identifiés dont 65 trouvés dans la rivière et 313 diatomées épilichéniques, avec seulement 8 espèces en commun. 197 taxons sont également répertoriés sur la RNN du Mas Larrieu qui possède 9 espèces en commun avec celles de la Massane. Ce travail permet de comprendre la relation entre la répartition de la colonisation éolienne et les reliefs spécifiques de la RNN, et également d'évaluer quelles sont les relations avec les diatomées des torrents, celles de la rivière dans la plaine et celles du bord de mer. Nous pouvons conclure que la répartition des diatomées, qu'elles soient d'origine naturelle ou/et anthropique, est influencée par les vents dominants sur les reliefs. Les actions anthropiques et leur répercussion sur l'évolution des colonies de diatomées épilichéniques sont évaluées en comparant la situation actuelle avec des colonies présentes sur des lichens conservés en collection depuis 1932. Il est ainsi démontré que les systèmes d'irrigation agricole sont à l'origine d'une dissémination aérienne des diatomées sur de longues distances. Des interrogations sur l'impact du changement climatique sur les diatomées de milieux humides sont soulevées. L'évolution actuelle des cultures, notamment céréalières et maraîchères, dans la plaine du Roussillon et l'impact prévisible des aspersions agricoles sur les milieux naturels, doit nous alerter.

Mots clés : lichens, diatomées, épilichénique, Réserve naturelle nationale, La Massane, Mas Larrieu.

Abstract

This first contribution to the study of diatoms in the national nature reserve (RNN) of the Massane Forest shows the importance of this group frequently associated with lichens (epilichenic diatoms). 378 taxa are identified including 65 found in the river and 313 epilichenic diatoms, with only 8 species in common. 197 taxa are also listed on the RNN of Mas Larrieu which has 9 species in common with those of Massane. This work makes it possible to understand the relationship between the distribution of the wind colonization and the specific reliefs of the RNN, and also to evaluate what the relationships with the diatoms of the torrents are, also those of the river in the plain and those of the coastline. We can conclude that the distribution of diatoms, whether natural or/and of anthropogenic origin, is influenced by the prevailing winds on the reliefs. Anthropogenic actions and their impact on the evolution of colonies of epilichenic diatoms is evaluated by comparing the current situation with colonies present on lichens kept in collections since 1932. It is thus demonstrated that agricultural irrigation systems are at the origin of the aerial dissemination of diatoms over long distances. Questions about the impact of climate change on diatoms in wetlands are raised. The current evolution of crops, particularly cereals and those of market gardening, in the Roussillon Plain and the foreseeable impact of agricultural spraying on natural environments, should raise an alarm for us.

Keywords : lichens, diatoms, epilichenic, National Nature Reserve, La Massane, Mas Larrieu.

1. 42 rue de Malvoisine, 45800, St Jean-de-Braye. j.r.bertrand@orange.fr

2. 26 rue de Venise, 81100, Castres. cloter@wanadoo.fr

3. Laboratoire Arago, 66650, Banyuls-sur-Mer. rnn.massane@espaces-naturels.fr



1. Introduction

Cette étude s'inscrit dans un projet global d'inventaire de biodiversité à l'échelle de la Réserve Naturelle Nationale de la forêt de la Massane (RNN).

Les efforts portés sur ce site depuis plus d'un siècle font de cet espace naturel l'un des mieux connus au monde, avec plus de 9000 espèces répertoriées sur seulement 336 ha. Depuis plusieurs années, on cherche à comprendre ce qu'irrigue ce cœur de biodiversité, de quoi il est constitué, ce qui arrive de l'extérieur, ce qui en ressort, avec quelle conséquence en matière de conservation de la nature.

Plusieurs travaux ont déjà montré que la RNN était soumise à des facteurs extérieurs. Qu'il s'agisse de polluants atmosphériques comme l'ozone (Lombard *et al.*, 2014), de métaux lourds ou de micro-plastiques. Elle est aussi soumise à la circulation d'organismes divers, tels les pollens du hêtre (Oddou-Muratorio *et al.*, 2015), l'arrivée ou la disparition de plantes ou de macrofaune comme les insectes, etc... La RNN est également soumise aux changements globaux du climat (Garrigue *et al.*, 2018), avec des répercussions importantes sur les organismes et la fonctionnalité des écosystèmes.

Dans la réserve, une seule étude avait été réalisée sur des microalgues unicellulaires colonisant la rivière de la Massane (Moreau *et al.*, 2011). Elle révèle la présence importante de *Cyanophycées* et de microalgues des genres *Ochromonas* et *Nanochloris*, mais n'a pas abordé la présence ou non des *bacillariophycées* telles que les diatomées. Pourtant celles-ci étaient utilisées depuis 1990 pour évaluer la qualité des eaux de la partie basse de cette rivière, près d'Argelès-sur-Mer (naiades.eaufrance.fr, 2021).

En prolongement de nos recherches récentes « Inventaire des diatomées sur les lichens et causes de leur présence » (Bertrand *et al.*, 2020), il nous a paru intéressant de mener un même type d'analyse sur la RNN de la Massane, en comparant l'inventaire des diatomées de la rivière à celui des diatomées que l'on trouve sur les lichens (diatomées épilichéniques). Aucune étude des relations lichens-diatomées dans un contexte plus global, prenant en compte les conditions climatiques et le contexte orogénique, n'ayant été réalisé à ce jour.

Ne disposant pas de référentiel ancien qui permette une analyse diachronique et ne pouvant analyser l'évolution du peuplement en diatomées dans le temps, notre analyse s'est portée sur des récoltes anciennes de lichens conservées en herbiers. Tous

les lichens conservent en effet, sur et dans leur thalle, des squelettes de diatomées mortes dont l'étude des populations permet de comparer la flore diatomique à différentes périodes. Pour ce, nous disposons de deux herbiers réalisés dans le périmètre de la Réserve, celui de Des Abbayes, en 1932, et celui de Clauzade, en 1958, tous deux comportant des annotations précises mentionnant l'espèce, la date, le lieu-dit et l'altitude, et nous donnant la possibilité de ré-échantillonner sur les mêmes stations.

2. Site d'étude

La réserve naturelle nationale est classée à ce titre depuis 1973, mais les initiatives de préservation commencent dès la fin du 19^{ème} siècle avec l'arrêt officiel de toute exploitation forestière. Principalement constituée de hêtres, la RNN conjugue de nombreux critères qui lui ont permis d'avoir conservé une riche diversité, à savoir, pour une forêt, l'ancienneté, la continuité et un fort degré de naturalité. Elle est classée au patrimoine mondial pour sa valeur universelle et exceptionnelle (VUE) en 2022. Elle est un des trop rares exemples, en Europe, de forêt laissée en libre évolution.

La RNN de la Massane couvre 336 ha sur la commune d'Argelès-sur-Mer (Pyrénées-Orientales, **Fig. 1**) et correspond au dernier contrefort des Pyrénées avant la Méditerranée, s'étagant de 600 à 1154 m d'altitude. Elle est parcourue par le petit fleuve côtier la Massane, qui y prend sa source avant d'aller se jeter dans la Méditerranée après 23 km d'un parcours torrentiels et sinueux. La RNN est orientée sud-ouest - nord-est, ce qui fait d'elle une barrière bio-géographique entre la plaine du Roussillon, au nord, et celle de l'Empordà au sud. Cette configuration orogénique de vallée perchée lui confère des caractéristiques particulières, notamment une pluviométrie de 1100 mm en moyenne par an due en partie aux entrées maritimes, qui lui ont permis de maintenir une hêtraie à une aussi basse altitude. Ces fortes précipitations et les vents dominants orientés nord-ouest - sud-est, perpendiculaires aux crêtes, exposent particulièrement la RNN aux composants transportés par le vent qui peuvent s'y déposer.

La Forêt de la Massane est aussi particulièrement exposée aux changements climatiques. Depuis 1959, on enregistre une baisse de 150 mm, en moyenne, des précipitations ainsi que, depuis 1976, une élévation de 1,9°C de la moyenne des températures. On enregistre aussi une occurrence accrue des événements climatiques comme les crues dues aux fortes précipitations, les sécheresses et les canicules.

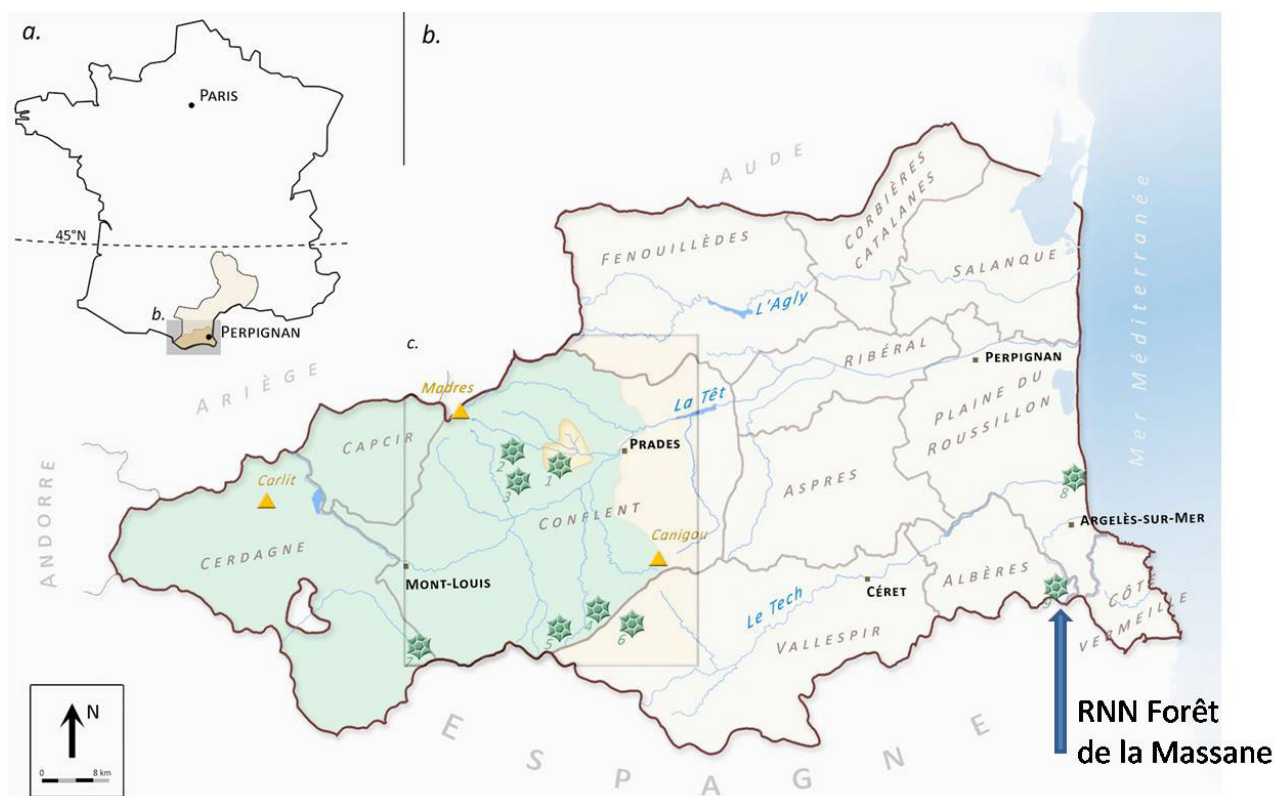


Fig. 1 – Localisation de la réserve naturelle nationale (RNN) de la forêt de la Massane en France et dans le département des Pyrénées-Orientales.

Toutes ces perturbations exceptionnelles ont un fort impact sur la RNN (Magdalou *et al.*, 2005, 2009).

Cette disposition géographique nous est apparue convenir parfaitement pour explorer quelles sont les relations entre les lichens spécifiques de cette région et les populations de diatomées, ainsi que leurs répartitions orographiques.

3. Matériel et Méthode

3.1. Récoltes et détermination des lichens

En raison de la répartition aléatoire, éolienne, des diatomées dans les lichens (Bertrand *et al.*, 2016, 2020) nous n'avons retenus pour cette étude, comme acceptable, que les genres de lichens répondant aux mêmes conditions écologiques que celles des études précédentes. 81 récoltes de lichens ont été effectuées (**Fig. 2**). Nous avons bien conscience de la faiblesse statistique de cet échantillonnage. Les genres de lichens, leur nombre et les lieux de récoltes sont reportés dans les **Tab. 1 et 2**. Par ailleurs, afin d'évaluer l'influence du torrent sur les colonisations des diatomées épilichéniques, nous avons effectué 16 récoltes, 8 sur les roches et 8 sur les végétaux immergés proches, qui ont été analysées sur 8 stations

dans le torrent de la Massane (**Fig. 2**). Pour permettre une comparaison statistiquement acceptable, des prélèvements d'espèces de lichens identiques à ceux des collections anciennes ont été effectués dans les mêmes sites.

Pour effectuer des comparaisons avec l'herbier de Des Abbayes (1932), les récoltes ont été faites sur les crêtes de Puig de Sallfort (1080 m). Pour comparaison avec celui de Clauzade (1958), nous avons échantillonné les pentes de la RNN où nous avons sélectionné des genres identiques.

Afin de permettre une comparaison des diatomées de la RNN avec celles de la plaine et du bord de mer, deux sites complémentaires de collectes ont été choisis (**Fig. 3**) : 1. la RNN du Mas Larriou, au nord d'Argelès-sur-Mer ; 2. le lac de Villeneuve-de-la-Raho, situé à 25 km au nord-est de la réserve, dans lequel nous avons effectué deux collectes visant à valider notre hypothèse de dissémination aérienne des diatomées.

3.2. Méthode d'extraction des diatomées

Pour les diatomées du torrent nous avons prélevé par brossage sur des roches immergées suivant les

directives admises pour le calcul de la qualité des eaux (Prygiel J. & Coste, 1995). Pour le lac de Villeneuve-de-la-Raho nous avons prélevé 30 litres d'eau que nous avons filtrés pour récupérer les diatomées. Pour l'extraction des diatomées des lichens, la méthode est celle définitivement adoptée dans Bertrand *et al.*, 2020. Les diatomées ont été extraites des thalles des lichens ou des podetions par la méthode suivante : réhydratation pendant 24 heures avec 3 cm³ d'eau. Puis ajout d'H₂O₂ à 30% dans 125 cm³ d'eau pendant 3 jours. Complément à la précédente étude, la récolte est passée aux ultrasons dans l'eau pendant 20 minutes, puis retrait des thalles de lichens du béccher après une forte agitation. Les sorédies restantes sont concentrées au fond du béccher. Elles sont ensuite mises dans de l'H₂O₂ et chauffées à 60°C pendant 4 heures. Après décantation et 3 lavages successifs à l'eau déminéralisée, les diatomées sont prêtes pour le grillage, étape indispensable afin d'éliminer les dernières traces de matières organiques et la chitine des hyphes des lichens. Les diatomées traitées sont séchées par évaporation lente sur une lamelle. La

lamelle séchée est déposée sur une plaque chauffante à environ 600°C (couleur rouge sombre) pendant 10 minutes, recouverte d'un couvercle afin de confiner la chaleur et éviter les courants convectifs. Après destruction de la matière organique par grillage, y compris de la cellulose et de la chitine, il ne subsiste normalement que la silice des diatomées et la cendre des résidus. Après refroidissement de la lamelle, celle-ci est montée au Naphrax® (indice de réfraction 1,74) et observée au microscope optique en contraste de phase. Les comptages en abondance, pour détecter le maximum de taxons, ont été effectués sur une moyenne de 579 frustules par lamelle. Pour obtenir des valeurs d'abondance absolue des diatomées sur les lichens pour un gramme de matière sèche de lichen, les échantillons séchés ont été pesés avant traitement. Puis les culots ont été dilués dans 3 à 10 cm³ d'eau distillée suivant l'abondance ou l'opacité des résidus, dans laquelle il a été prélevé, après homogénéisation, cinq gouttes qui sont déposées sur une lamelle dégraissée. Les comptages en valeur absolue ont été effectués sur la totalité de la surface déposée (temps

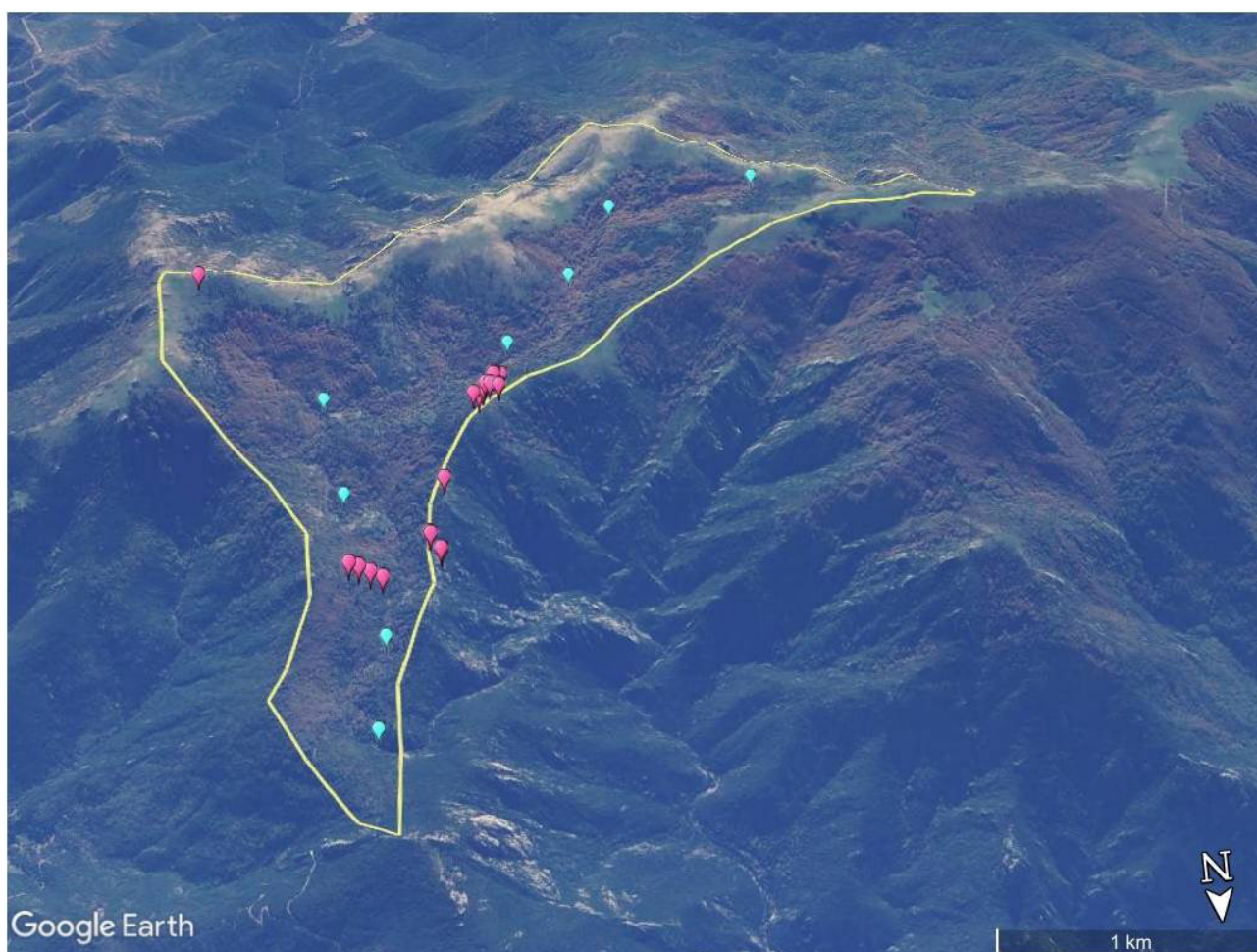


Fig. 2 – Localisations des prélèvements au sein de la RNN de la Massane : en bleu les prélèvements dans la rivière et en rouge les prélèvements de lichens.



Fig. 3 – Localisation géographique de la RNN de la forêt de la Massane, du Lac de Villeneuve-de-la-Raho et de la RNN du Mas Larrieu.

moyen d'observation, 5 heures par lame). À l'aide de la formule suivante, on obtient : Nombre absolu pour un gramme de matière sèche = Nombre de cellules comptées x (volume de dilution / volume des 5 gouttes) / Poids de l'échantillon en grammes (ou surface prélevée en cm²). Avant de procéder aux calculs de corrélation (Pearson) nous avons normalisé les peuplements diatomiques qui suivent tous une loi hyperbolique (confirmée par le grand écart entre la moyenne et la médiane) par $NL = (n + 1) \times \text{Log}_2$, où « n » correspond au nombre d'individus par espèce, $NL = \log$ de n. Les indices de Shannon (Shannon & Weaver, 1949) ont été calculés également avec Log_2 , les effectifs par espèce ont aussi été log-transformés. Les analyses statistiques AFC (analyse factorielle des correspondances) ont été conduites à l'aide du logiciel ADE4 (Doledec & Chessel, 1994 ; Thioulouse *et al.* 1997). Les courbes de richesse ont été analysées et étudiées d'après les travaux de Canard & Poinot (2004). Les genres et espèces des diatomées ont été déterminés d'après, Krammer (2002), Lange-Bertalot (2001, 2011), Lowe *et al.* (2014) ainsi que la littérature régionale la plus récente telle que : Peeters & Ector (2017a, b et 2018), et les autres atlas régionaux. Les genres et espèces de lichens ont été

déterminés d'après Smith *et al.* (2009). Les diatomées marines ont été déterminées d'après Paulmier (1997) et Peragallo (1984).

4. Avertissements : limites des déterminations.

Compte tenu du mode de préparation des diatomées incluses dans les lichens, la lecture et leur identification ne peut être plus précise que le niveau de l'espèce et, souvent, avec des réserves, et nous avons dû confondre toutes les sous-espèces et les variantes au sein de l'espèce mère. Les déterminations sont rendues difficiles par les positions aléatoires des diatomées sur la lamelle, tantôt connectives, obliques, en partie cachées, parfois incluses dans les restes des cendres... De plus, la faiblesse des effectifs dans les préparations, ainsi que la fracturation des frustules ne permet pas une approche plus discriminante (voir Bertrand *et al.*, 2016, fig. 4).

L'appréciation de la qualité de l'eau de la rivière de la réserve, grâce aux diatomées, a été évaluée selon la méthode développée par Prygiel & Coste (2000). Celle des eaux du lac de Villeneuve-de-la-Raho a été évaluée selon la méthode issue des travaux sur les mares (Bertrand *et al.* 2015).

Genre de lichens	Lichens frais de la Massane	Herbier Des Abbayes 1932	Récoltes de lichens frais 2021 sur les sites de Des Abbayes	Herbier Clauzade 1959	Récoltes de lichens frais 2021 sur les sites de Clauzade	RN de Mas Larrieu	Total par genre
<i>Anaptychia</i>	4				2		6
<i>Cladonia</i>	8						8
<i>Évernia</i>	6	1	2		2		11
<i>Parmelia</i>	2	2	2				6
<i>Parmotrema</i>	4				2		6
<i>Ramalina</i>	14	2	5	4	2	2	29
<i>Ricasolia</i>		2					2
<i>Lobaria</i>		2					2
<i>Sphaerosphora</i>		1					1
<i>Pseudevernia</i>			1				1
<i>Xanthoparmelia</i>				3			3
<i>Menegazzia</i>				1			1
<i>Xanthoria</i>						4	4
<i>Flavoparmelia</i>						1	1
Total des récoltes	38	10	10	8	8	7	81

Tab. 1 – Genres de lichens testés et localisations des échantillons.

L'évaluation de la qualité de l'air avec les diatomées épilichéniques ne peut être réalisée car les diatomées ont été projetées par les vents de manière aléatoire et conservées mortes longtemps dans les lichens.

5. Lexique (rappel)

. Abondance : Quantité d'individus de la même espèce dans un lieu donné.

. Richesse : Quantité d'espèces dans un lieu donné.

. Indice de Shannon : Indice mesurant la richesse dans un peuplement donné (indice = 0 = peuplement très homogène composée d'une seule et même espèce).

. Peuplement : quantité d'espèces et leur abondance dans un lieu donné.

6. Résultats et comparaisons

6.1. Diatomées épilichéniques des pentes jusqu'aux crêtes de la Massane

Cette étude, basée sur l'examen des 38 récoltes effectuées sur six genres de lichens, a permis d'inventorier un total de 313 taxons de diatomées (minimum 12 jusqu'à 43 espèces par récolte), pour

un comptage cumulé de 18565 frustules (68 à 1436 par récolte, la limite d'exploration étant fixée par la surface du dépôt des 5 gouttes sur la lamelle). La caractéristique dominante de toutes ces récoltes est la répartition régressive de l'abondance des espèces selon une loi hyperbolique prononcée (2 ou 3 espèces fortement dominantes).

Dix-huit récoltes sur les pentes (rives, pentes basses, pentes hautes) nous ont délivré 239 espèces (moy. 42, max 75, min 19). Seize récoltes ont une courbe de richesse parabolique (88 %), une logarithmique et une mixte (incertitude entre la courbe parabolique et logarithmique). L'indice de Shannon (moy. 3.92 ; max 5.1 ; min 2.25) est particulièrement élevé. L'abondance absolue pour 1g de matière sèche de lichen varie de 2920 jusqu'à 49200 frustules. Les corrélations en fonction de la situation orogénique sont nulles pour trois comparaisons : nb. d'espèces/altitude ($p < 0.0548$) ; nb. d'espèces/distance du torrent ($p < 0.1115$) ; nb. d'espèces/hauteur du sol ($p < 0.0220$). La corrélation entre abondance absolue et altitude de récolte est forte ($p < 0.5278$) ; entre abondance absolue et distance du torrent est moyenne ($p < 0.3490$).

Vingt récoltes sur les crêtes nous ont délivré 181 espèces (moy. 31 ; max 49 ; min 18). Huit récoltes (40 %) ont une courbe de richesse parabolique ; sept récoltes (35 %) ont une courbe logarithmique et cinq ont une courbe mixte. L'indice de Shannon (moy. 3.08, max. 3.77, min. 2.17) est plus faible que dans les pentes. L'abondance absolue varie de 5189 jusqu'à 148 800 frustules. Les corrélations sont nulles entre l'indice Shannon/abondance absolue ($p < 0.1026$) et Indice de Shannon/nb. de cellules comptées ($p < 0.2070$). Par contre, les corrélations sont fortes à très fortes pour abondance absolue/nb. esp. ($p < 0.5535$) et abondance absolue/nb cellules comptées ($p < 0.7260$). La **Fig. 4** regroupant les corrélations des diatomées sur les genres de lichens situées sur les crêtes, montre l'indépendance des peuplements de diatomées en fonction des récoltes. Trois cas particuliers confirment ces faits :

1. Crête des Colomates sur *Cladonia* (n° 210 531.13) : abondance absolue 105536 ; 25 espèces pour 1162 frustules comptées ; indice de Shannon 2,17 ; courbe logarithmique.
2. Crêtes des Colomates sur *Ramalina* (n° 210 531.24) : abondance absolue 5 289 ; 24 espèces pour 201 frustules comptées ; indice de Shannon 3,08 ; courbe mixte.
3. Col del Fondo sur *Parmelina* (n° 210 531.32) : abondance absolue 148800 ; 49 espèces pour 1488 frustules comptées ; indice de Shannon 2,61 ; courbe parabolique.

Lieux	Nombre d'échantillons
Bords du torrent	6
Pentes basses au dessus du torrent	7
Pentes hautes près du refuge	4
Col del Fondo	6
Entre Colomates et Col del Fondo	2
Crête de Colomates	13
Crête de Sallfort	20
Récoltes 2021 sur stations de Clauzade	16
Mas Larrieu	7
Total	81

Tab. 2 – Localisations et nombre d'échantillons récoltés à la RNN de la forêt de la Massane et la RNN de Mas Larrieu.

Les abondances absolues des diatomées des crêtes sont plus de deux fois supérieures à celles des pentes (moyenne 47 523 vs 21 493) alors que le nombre moyen d'espèces est inverse, de 31 pour les crêtes et 42 pour les pentes. Cet état est confirmé par la richesse (indices moyens de Shannon) : crêtes 3.08 ; pentes 3.92. **Dès lors nous constatons une divergence prononcée entre les pentes et les crêtes.**

Le classement par abondance dégressive des espèces de l'ensemble pentes et crêtes, nous montre que cinq espèces seulement sont communes aux 38 récoltes,

<i>Evernia</i>	0					
<i>Parmelia</i>	0,4266 $p < 0,05$	0				
<i>Ramalina</i>	0,9053 $p < 0,001$	0,7462 $p < 0,001$	0			
<i>Cladonia</i>	0,5428 $p < 0,01$	0,9676 $p < 0,001$	0,8224 $p < 0,001$	0		
<i>Parmotrema</i>	0,7926 $p < 0,001$	0,6041 $p < 0,001$	0,6041 $p < 0,001$	0,7631 $p < 0,001$	0	
<i>Anaptychia</i>	0,9289 $p < 0,001$	1,000 $p < 0,001$	0,7220 $p < 0,001$	0,3903 $p < 0,05$	0,7389 $p < 0,001$	0
	<i>Evernia</i>	<i>Parmelia</i>	<i>Ramalina</i>	<i>Cladonia</i>	<i>Parmotrema</i>	<i>Anaptychia</i>

Fig. 4. – Corrélations des peuplements des diatomées lichéniques sur les différents lichens récoltés sur les crêtes de la Massane. Nous remarquons que pour leur presque totalité, les corrélations sont fortes, montrant la liaison de ces colonisations.

une commune à 37 et une commune à 36 récoltes. 67 espèces (21 %) englobent 95 % de l'abondance totale des récoltes. Par ailleurs 163 espèces recensées (52 %) ne sont présentes que dans une seule récolte à la fois. Les sept espèces de diatomées dominantes communes aux pentes et aux crêtes se répartissent ainsi en fonction de leur abondance : *Aulacoseira granulata*, 18.36 % (**Fig. 5**), *Cyclostephanos dubius*, 11 %, *Thalassiosira visurgis*, 4.27 %, *Aulacoseira italica*, 6.46%, ce sont quatre espèces d'origine aquatique stricte. Trois espèces sont aérophiles et terricoles : *Pinnularia borealis*, 17.74 %, *Hantzschia amphioxys*, 7.90 %, *Luticola mutica*, 5.82 %. Une espèce, *Thalassiosira visurgis*, dont la présence est faible dans les pentes mais constante et forte sur les crêtes, est une espèce marine-saumâtre présente sur toutes les côtes du globe (Paulmier, 1997).

Nous avons effectué une analyse factorielle des correspondances (AFC) (Doledec & Chessel, 1994) afin de juger de la répartition orographique des récoltes allant des rives de la Massane aux crêtes dominantes de cette vallée. Pour effectuer cette AFC nous avons retenu les 67 espèces réparties dans six groupes distincts de récoltes dont : rives = 1 ; pentes basses = 2 ; pentes hautes = 3 ; Col del Fondo = 4 ; Crêtes et col del Fondo = 5 ; Crêtes des Colomates = 6 (**Figs. 6, 7, 8**). La répartition des trois axes dominants dont l'inertie totale est de 63 % se distribue comme suit : axe 1, 29.8 % ; axe 2, 18.7 % ; axe 3, 14.5 %. Comparativement à l'étude générale (Bertrand *et al.*, 2020), la concentration sur les trois premiers axes est deux fois plus importante : 63 % au lieu de 28.3 %. Cette concentration confirme bien la présence générale des 7 espèces dominantes. Cette AFC est présentée en 3 figures (**Figs. 6, 7, 8**) permettant de comprendre la distribution exceptionnelle des récoltes et ainsi, la répartition des diatomées issues des lichens.

. La **Fig. 6** (AFC axes 1 et 2, inertie 48.5 %) montre la répartition des récoltes dont le centre d'inertie est à l'intersection des deux axes. Elle renseigne également sur l'isolement des groupes 1 et 2, des autres groupes fortement concentrés sur l'axe 3.

. La **Fig. 7** (AFC axes 1 et 3, inertie 44.3 %), de lecture plus facile, montre le groupe 1, des rives, proche du centre général entièrement distribué à droite de l'axe 3. Il confirme ainsi la présence d'espèces diatomiques différentes des autres groupes de récoltes.

Le groupe 5, largement distingué des autres n'est composé que de 2 récoltes de distribution opposée ayant pour support lichénique des *Cladonia*. Or, il a été bien noté (Bertrand *et al.*, 2020) que cette espèce était toujours colonisée par des diatomées aérophiles

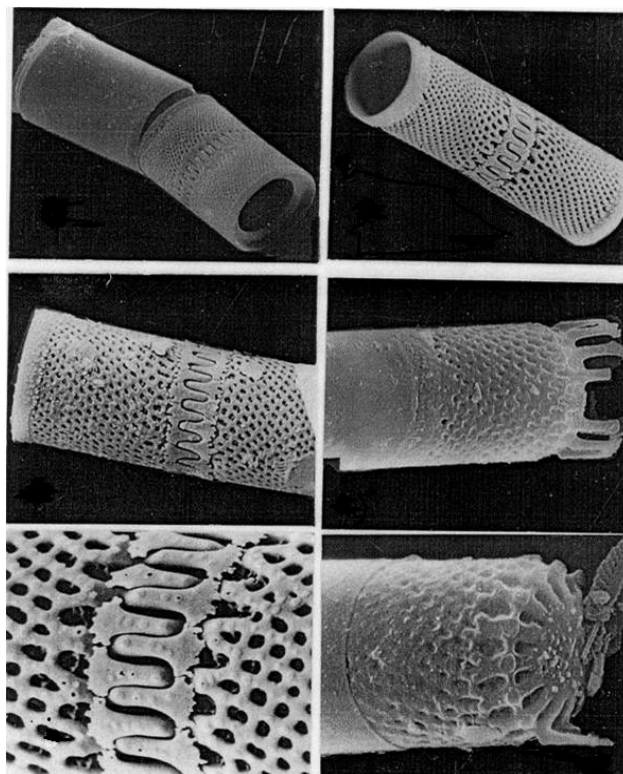


Fig. 5 – Diatomées dominantes des crêtes de la Massane. *Aulacoseira granulata* (photo au microscope électronique) de deux cellules accouplées (abondance 18,5 % dans les lichens et abondance maximale (60,3 %) dans le lac de Villeneuve-de-la-Raho en juin 2022. Diatomées strictement aquatiques des eaux eutrophes.

et terricoles. Les groupes 2, 4 et 6, dont les centres d'inertie sont fortement concentrés, montrent une très large distribution commune. Le groupe 3 des pentes hautes se répartit sur l'axe 1 et au-dessus. Il confirme déjà l'appartenance diatomique au groupe des crêtes.

. La **Fig. 8** (AFC axes 2 & 3, inertie 33.2 %) dissocie plus nettement les récoltes 1 des rives, des autres récoltes qui s'alignent le long de l'axe 3. Les récoltes des diatomées épilichéniques des rives sont donc en grande partie indépendantes des autres récoltes, sauf pour les cinq espèces communes.

Par ailleurs nous avons observé deux genres de diatomées fossiles : *Cyclotella alvarniensis* et *Tertiarius* sp. (5 frustules endommagées dans 4 récoltes). Dans le classement par occurrence des 67 espèces il apparaît que *Cyclotella alvarniensis* se rencontre dans 27 récoltes (71 %) mais en très faible quantité (94) soit une à deux en moyenne par récolte. Sauf une exception caractéristique, la récolte sur lichen *Ramalina* près du refuge, qui comporte dix *C. alvarniensis* à elle seule.

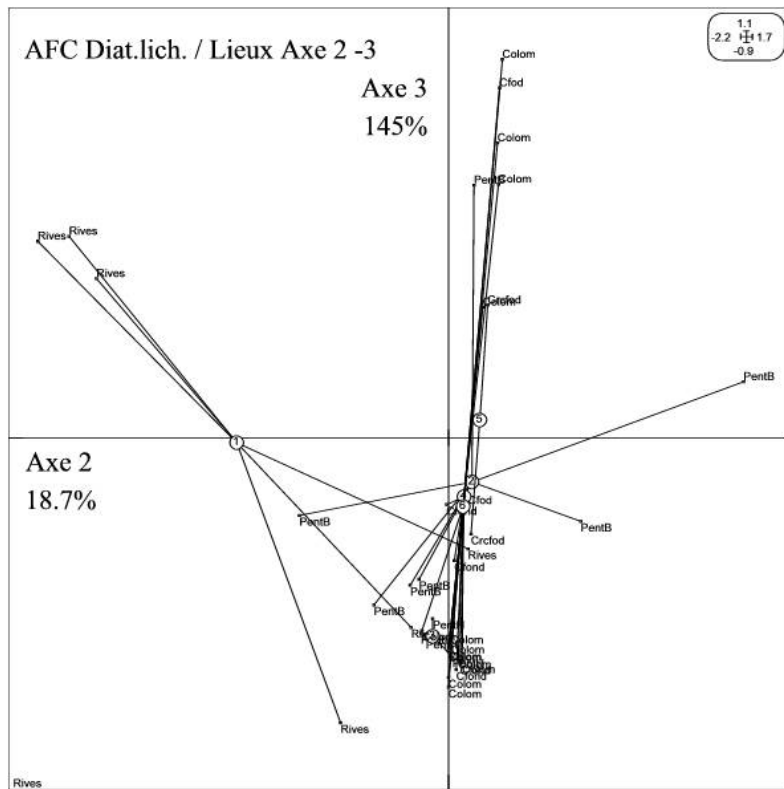
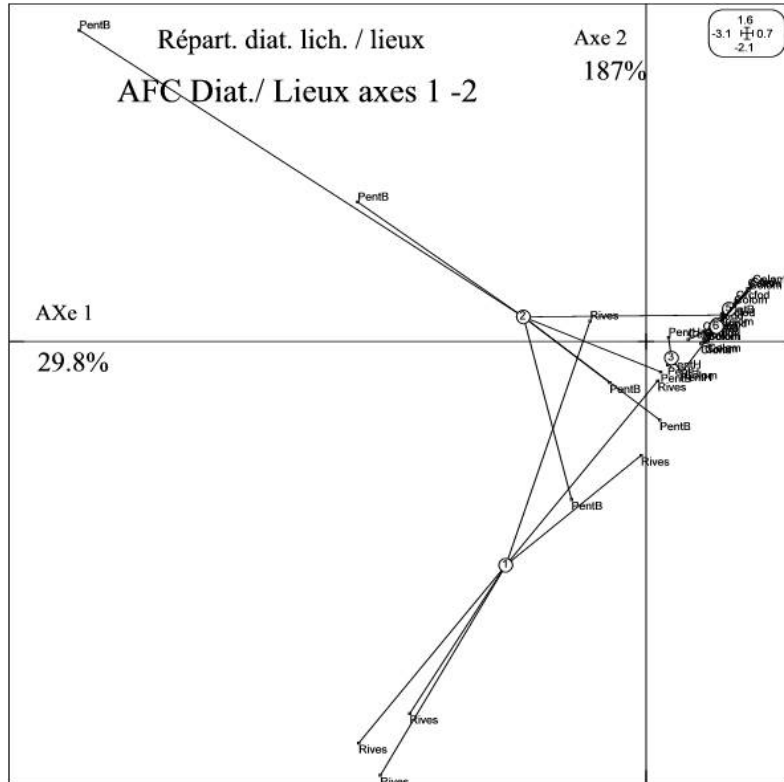


Fig. 6 et 7 – Analyse factorielle des correspondances (AFC) de 95 % de l’abondance des diatomées lichéniques des pentes et crêtes de la Massane. Les 5 % restant sont des espèces mono-récolte ou d’abondance inférieure à 10.

Signalétique : Les cercles numérotés indiquent les centres d’inertie de chaque groupe de récoltes. Rives (Riv 01 à 07) ; Pentes basses (Ptb 1 à 7) ; Pentes hautes (Pth 4) ; Col del Fondo (Cfd 1 à 6) ; Crêtes et Col del Fondo (Crfd 1-2) ; Crêtes des Colomates (1 à 13).

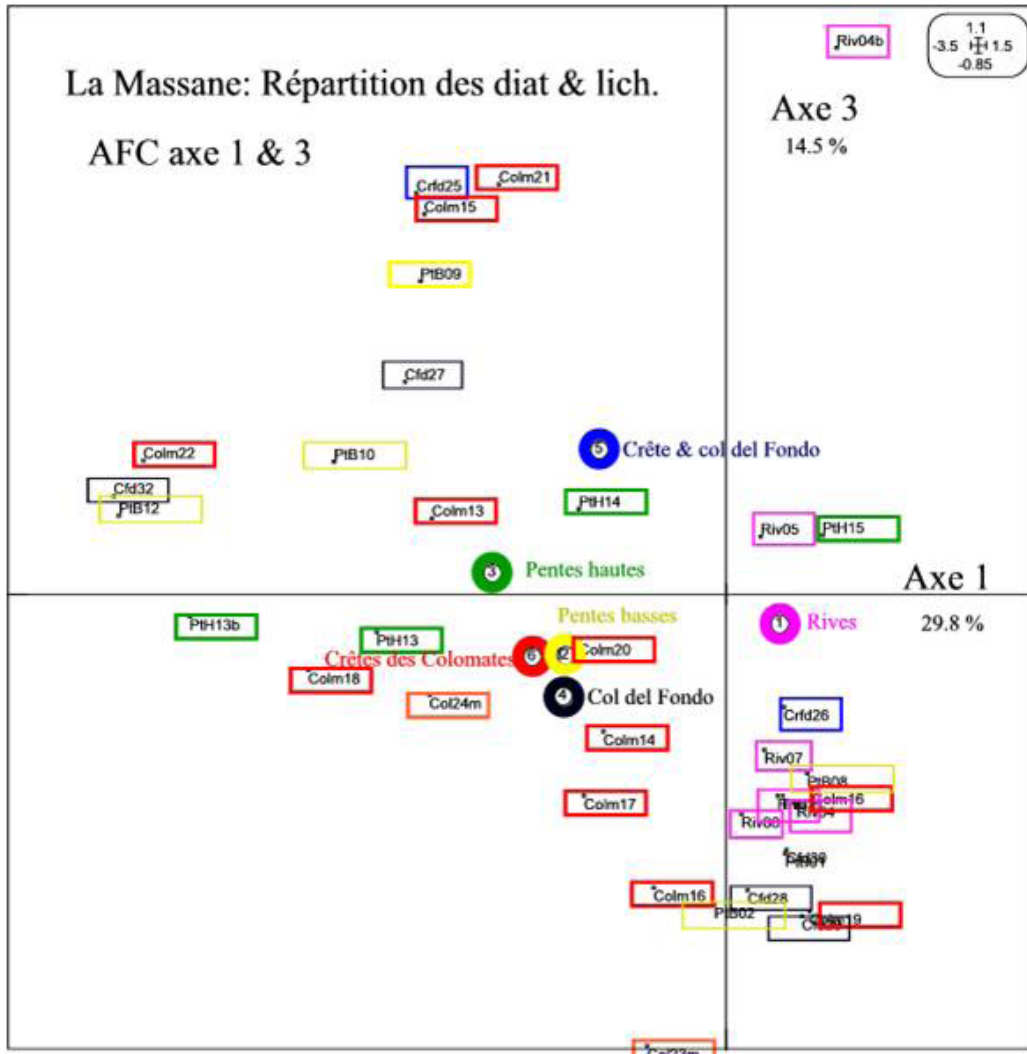


Fig. 8 – AFC 1 & 3 de l’ensemble des pentes et crêtes de la Réserve de La Massane. Les rives du torrents (1) sont bien individualisées (à droite de l’axe 3) mais proche du centre d’inertie principal. La concentration des espèces n’est troublée que par 1 récolte (RivO4b). Par contre les crêtes et col del Fondo (5) sont franchement isolées, dispersées, montrant leur appartenance aux lichens *Cladonia*.

En résumé nous avons déterminé 313 taxons dont 239 espèces sur les pentes et 181 sur les crêtes qui sont plus abondantes que sur les pentes. Sept espèces seulement sont communes aux pentes et aux crêtes, dont le genre *Aulacoseira* diatomée strictement aquatique et deux diatomées fossiles des genres *Cyclotella* et *Tertiarius*. Les diatomées colonisent tous les lichens sans préférence pour un genre spécifique. Les analyses factorielles réalisées montrent que les associations de diatomées peuvent être classées en deux grands groupes : **1.** les diatomées présentes sur les pentes hautes et les crêtes ; **2.** les diatomées présentes sur les pentes basses et les rives de la Massane.

6.2. Diatomées du torrent de la Massane

6.2.1. Récoltes ponctuelles passées

Concernant la qualité des eaux du torrent de la Massane, un seul point de suivi, d’une durée de quatre ans, a été réalisé dans l’agglomération d’Argelès-sur-Mer (aval du pont du Mas Boy), très en aval de la RNN. 88 espèces de diatomées y avaient été récoltées sur 4 ans (moy. 33.6, max. 49, mini 17 de 2010 à 2014). Nous n’avons pas pu avoir accès aux résultats de 2015 à 2020. Pour cette mesure de la qualité des eaux, l’abondance relative est fixée par les normes à 400 frustules par récolte, avec comme résultat, des IBD (Indice Biologique des Diatomées, Prygiel

et Coste) dégressifs de 16 à 11/20 au cours du temps. Par ailleurs, l'analyse des taxons de diatomées durant ces 4 années ne montre aucune corrélation avec ce que nous avons recueilli sur les pentes et les crêtes de RNN de la Massane : corrélation nulle (-0.3024 $p < 0.1$).

6.2.2. Récoltes en RNN en 2022

Dix récoltes dans la rivière de la Massane ont été effectuées le 2 juin 2022, de la source à la limite aval de la RNN : 8 points dans l'eau de la Massane et 2 analyses sur les mousses. La qualité biologique des eaux du torrent dans la réserve est de 13.9/20 (IPS). Ces dix récoltes, avec un comptage de 6924 frustules (moy. 692, max 705, min 676), nous ont donné 65 espèces (max 25, min 13). Quatre taxons sont nettement dominants : *Rhoicosphenia abbreviata* : 41 % (Fig. 9) ; *Platessa oblongella* : 11.3 % ; *Cocconeis placentula* : 7,1 % (Fig. 10) et *Planothidium lanceolatum* : 7,9 % (Fig. 11). La richesse est faible et se traduit par un indice de Shannon moyen de 2.52 (max 3.01, min 1.94). Les courbes de richesse sont toutes logarithmiques en accord avec le fort développement de quelques espèces, comme généralement constaté dans les ruisseaux rapides. 14 taxons présents dans les 12 récoltes représentent à eux seuls 95 % de l'abondance. Par ailleurs 29 taxons ne sont présents que dans une seule récolte pour une abondance de 1.8 %.

Près de la source, ce peuplement est surtout constitué d'espèces de petites dimensions alors que dans les récoltes les plus éloignées de la source, nous récoltons en très faible abondance des *Ulnaria ulna* ainsi que de petites *Fragilaria capucina*.

6.2.3. Comparaison entre torrent, pentes et crêtes

La comparaison entre les deux biotopes montre que seulement 9 taxons sont communs (Tab. 3, en annexe). Dans des volumes d'abondance de 4580 frustules pour le torrent contre 1077 pour les pentes et crêtes. Il est à noter que, dans les pentes et les crêtes, les courbes de richesse sont majoritairement paraboliques alors qu'elles sont logarithmiques pour le torrent.

La corrélation est nulle entre ces deux biotopes (-0.1805 $p < 0.1$).

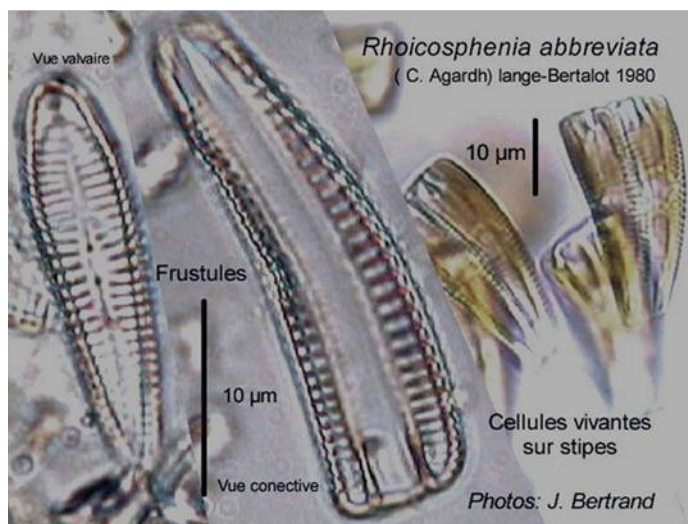


Fig. 9 – Diatomées du torrent La Massane ; *Rhoicosphenia abbreviata* ; abondance 41,5 % sur les rochers et les plantes aquatiques.

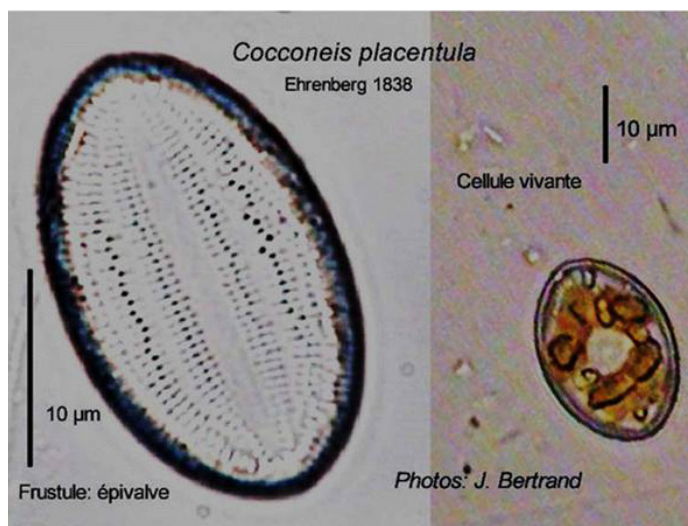


Fig. 10 – *Cocconeis placentula* vue au microscope optique, vivante et sous préparation.

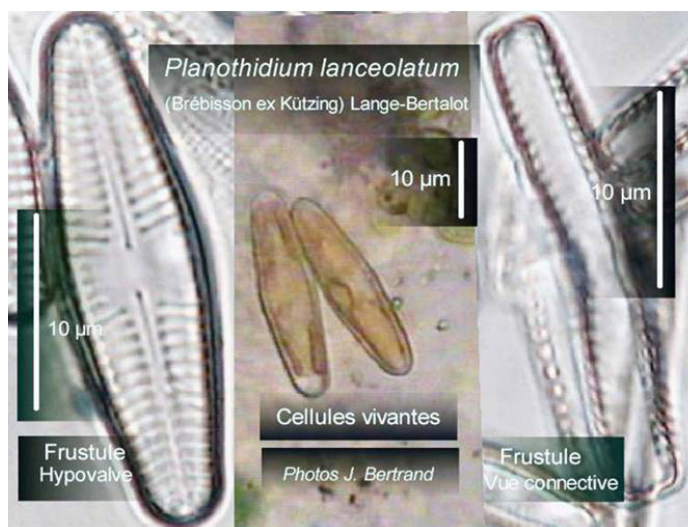


Fig. 11 – *Planothidium lanceolatum* vue au microscope optique, vivante et sous préparation.

6.3. Lac de Villeneuve-de-la-Raho (Fig. 1, 12). Comparaison avec la RNN de la Massane

Deux récoltes ont été effectuées dans le lac :

. Décembre 2021 : 25 espèces, dont 14 espèces communes avec les 67 espèces des pentes et crêtes de la RNN de la Massane. La **corrélacion est nulle (-0.0816 $p < 0.1$)** entre les eaux du lac et les pentes et crêtes de la RNN.

. Juin 2022 : 12 espèces. Les eaux du lac sont saturées d'*Aulacoseira granulata* en filaments (abondance 60 % contre 13 % à la Massane) et de *Fragilaria crotonensis* en plaquettes. Ces deux espèces sont strictement aquatiques. La qualité biologique des eaux au mois de juin est basse (MSA 12/20 ; MSO 11/20) (Bertrand *et al.*, 2015). La **corrélacion est très forte (0.2156 $p < 0.001$)** avec les 67 espèces prélevées dans les pentes et crêtes de la RNN de la Massane. Neuf espèces sont communes.

6.4. RNN du Mas Larriou (Fig. 1, 12)

Sept récoltes, le 1er mars 2022, ont permis d'y dénombrer 198 espèces comprises dans 4703 frustules. 77 espèces (39 %) représentent 95 % de l'abondance, alors que 40 espèces (24.75 %) ne sont représentées que dans une seule récolte, soit 1.02 % de l'abondance. Les courbes de richesse sont à 50 % paraboliques et logarithmiques, avec un indice de Shannon compris entre 3.90 et 5.31.

Neuf espèces sont communes aux deux RNN de la Massane et du Mas Larriou et la **corrélacion est très forte** entre les deux RNN (**0.2735 $p < 0.001$**). Elle est dominée par les mêmes espèces mais en cellules uniques et non en longs rubans comme dans le Lac de Villeneuve-de-la-Raho. En particulier *Aulacoseira granulata* est en quantité équivalente (27 %) dans les deux lieux et *Cyclostephanos dubius* (12 % contre 4.8 % à la Massane).

Fait surprenant, les diatomées d'origine maritime sont rares avec 19 espèces (9.7 %) pour une abondance de 87 (1.85 %) (Paulmier 1997 ; Peragallo 1984). *Raphoneis amphiceros* est la plus courante, avec 23 frustules dans 2 récoltes seulement et *Hantzschia virgata* avec 15 frustules.

6.5. L'herbier Des Abbayes (1932)

Récoltes de 1932

Dans les 10 récoltes effectuées par Des Abbayes sur les crêtes du Puig de Sallfort, 110 espèces sont comprises dans 5363 frustules comptées. Alors que 32 espèces représentent 95 % de l'abondance, 19 espèces (17.3 %) ne sont présentes que dans

une seule récolte et ne représentent que 0.35 % de l'abondance. Les courbes de richesse sont toutes paraboliques avec des indices de Shannon variant entre 1.89 et 4.86, confirmant la très grande diversité des colonisations des diatomées sur les lichens. Parmi les 80 % d'abondance, nous trouvons un panel de diatomées telles que *Diadismis contenta* (34 %), *Pinnularia borealis* (11 %) et *Luticola mutica* (3 %), qui sont des diatomées aérophiles, mais aussi *Orthoseira roseana* et *O. dendroteres* (11.5 %) qui sont des colonisatrices des mousses et des lieux humides, ainsi que *Eunotia praerupta* (6.8 %).

Comparaison avec les récoltes de 2022

Pour effectuer une comparaison objective nous avons effectué dix récoltes sur les mêmes crêtes du Puig de Sallfort. Nous avons également retrouvé 110 espèces, seulement comprises dans 4411 frustules (soit 18 % de moins). Alors que 32 espèces représentent 95 % de l'abondance, 50 espèces (45.5 %) ne sont présentes que dans une seule récolte. Les sept premières espèces, par ordre d'abondance, représentent 77.1 % de l'abondance et sont communes aux 10 récoltes. Il s'agit de *Aulacoseira granulata* et *A. italica* (30.5 %), *Cyclostephanos dubius* (18.5 %), *Pinnularia borealis* (11.2 %), *Hantzschia amphioxys* (7.2 %), *Thalassiosira visurgis* (6.2 %) et *Cyclotella meneghiniana* (3.5 %).

La **corrélacion avec les récoltes de 1932 est nulle (0.0988 $p < 0.1$)**. 24 espèces seulement sont communes, mais d'abondance inverse. Les courbes de richesses sont logarithmiques pour 4 récoltes et paraboliques pour les 6 autres, avec des indices de Shannon variant entre 2.92 et 4.88, confirmant ainsi un changement notable dans le rapport abondance/richeesse.

6.6. L'herbier Clauzade (1958)

Récoltes de 1958

Dans les huit récoltes effectuées par Clauzade dans les pentes de la RNN de la Massane, nous avons trouvé 113 espèces (max 61, min 12 espèces/récolte) comprises dans 2961 frustules (max 1421, min 79 frustules/récolte). 49 espèces (1.65 %) représentent 95 % de l'abondance. Alors que 22 espèces (13.7 %) ne représentent que 0.74 % de l'abondance et ne concernant que les diatomées mono-récoltes. Les courbes de richesse sont tantôt paraboliques, tantôt logarithmiques, confirmant des indices de Shannon compris entre 3.1 et 4.99 (moy. 3.82). Nous constatons une grande diversité, avec 7 taxons particulièrement



Fig. 12 – Carte de la région des Pyrénées-Orientales montrant la situation de la réserve naturelle nationale de La Massane. Nous précisons la présence et la direction des vents dominants (La Tramontane) ainsi que la région des irrigations par pulvérisation haute-pression.

intéressants car ils sont présents dans toutes les récoltes en quantité non négligeable : *Gomphonema minutum* présent dans 4 récoltes mais dominant dans une seule pour 22 % de l'abondance totale (collection. J. Bertrand. n°220 307.02) ; *Navicula cryptotenella*, dans la même récolte, au deuxième rang des abondances totales avec 11.4 % ; les sept espèces suivantes, présentes dans les 8 récoltes communes, représentent 57.2 % de l'abondance, avec *Aulacoseira granulata*, 6.7 % de l'abondance, *Luticola mutica* (6.7 %), *Hantzschia amphioxys* (4.4 %), *Pinnularia borealis* (4%) et *Cyclostephanos dubius* (2 %).

Comparaison avec les récoltes de 2020

Sept récoltes ont été effectuées dans les mêmes lieux que ceux de Clauzade et nous ont procurés 1989 frustules contenant 138 espèces (max 75, min 19). 76 espèces (55 %) renferment 95 % de l'abondance. Cependant 7 espèces sont dominantes dans les 7 récoltes : *Aulacoseira granulata* (14.7 %), *Hantzschia amphioxys* (11 %), *Aulacoseira italica* (10.2 %), *Luticola mutica* (6.7 %), *Cyclostephanos dubius* (5.4 %), *Diademsis contenta* (4.5 %) et *Pinnularia borealis* (3.2 %). À elles seules, elles représentent 55.7 % de l'abondance. Les courbes de

richesse sont plus ou moins mixtes avec un indice de Shannon de 3.80.

La corrélation est très forte ($0.6175 p < 0.001$) entre les deux récoltes de 1958 et de 2020, que ce soit pour les taxons dont l'abondance est de 95 %, ou pour les mono-récoltes (corrélation $0.7612 p < 0.001$) dans lesquelles les taxons communs représentent 38.5 % du total des deux groupes.

7. Discussions - Conclusion

Au total, ce travail aura permis de répertorier 378 taxons de diatomées dans la RNN de la forêt de la Massane, dont 65 trouvés dans la rivière et 313 diatomées épilichéniques, avec seulement 8 espèces en commun (**Tab. 3**). En complément, cette étude a permis de répertorier 197 taxons sur la RNN du Mas Larrieu avec 9 espèces en commun avec celle de la Massane. Ce travail vient conforter l'intérêt de cette approche lichénique pour l'étude des diatomées.

7.1. Des apports d'origine purement éolienne

La quantité considérable d'espèces qui ne sont présentes que dans une seule récolte à 1 ou 2 exemplaires (50 % environ) et le faible nombre

d'espèces communes en grande abondance dans toutes les récoltes (4 %), permet de conclure que les apports de diatomées sur les lichens sont aléatoires et, de ce fait, probablement d'origine purement éolienne. La distribution aléatoire des diatomées est confirmée par les comparaisons intra-genres des peuplements lichéniques entre les rives et les pentes qui montre des corrélations faibles à nulles entre les populations de diatomées et leur localisation. Le nombre de diatomées est plus faible sur les pentes que sur les crêtes, mais le nombre d'espèces est deux fois supérieur sur les pentes où cette population est représentée par une majorité de petites diatomées de moins de 10 µm et dont les plus grosses représentantes sont *Hantzschia amphioxys* (8 %) et quelques *Pinnularia borealis* (5 %) (Bertrand *et al.*, 2020). Tout cela montre bien le caractère aérophile des espèces et l'origine éolienne de leur dispersion. Leur présence est logique en ces lieux soumis à l'influence des vents dominants, parmi lesquels, la Tramontane est le plus important (60 % du temps).

Avec une direction nord-ouest à sud-est, la Tramontane est canalisée par les vallées et souffle perpendiculairement aux crêtes de la Massane (Fig. 12) où sa vitesse peut atteindre et parfois dépasser 180 km/h (réf. Météo). La forêt peut être balayée par des courants « rabattants » propices au dépôt de particules diverses, poussières et diatomées (Fig. 13). Le gradient altitudinal brutal, exagéré par l'action du vent, génère de la condensation et des précipitations favorables également au dépôt de matériaux transportés.

7.2. Une dissémination aéroportée de diatomées d'eau eutrophisée

La présence, largement dominante, des *Aulacoseira* (22 %), diatomée strictement aquatique, habituellement issue d'eaux eutrophisées, pose en revanche un problème dans la RNN de la Massane, à une altitude de 600 à 900 mètres, en l'absence de nappe d'eau significative située à proximité immédiate. Nous avons démontré plus haut que les associations d'espèces présentes dans la rivière étaient complètement indépendantes des associations d'espèces aéroportées, comme soutenu par le calcul de la qualité des eaux (IPS 13.9/20) qui dénote d'une bonne qualité biologique.

Nous avons alors émis l'hypothèse d'une pollution anthropique aéroportée dont l'origine serait à rechercher en dehors de la RNN. C'est dans la plaine du Roussillon que nous avons recherché la source la plus probable de telles diatomées issues d'eaux

eutrophisées. Nos recherches nous ont rapidement orienté vers le lac de Villeneuve-de-la-Raho, lac très fréquenté en période estivale et, de l'avis général, extrêmement pollué. D'une surface de 230 ha, ce lac situé à 25 km au nord-ouest de la Massane a été créé en 1970 par le Conseil Général pour alimenter en eau les plaines agricoles environnantes. Une première récolte (décembre 2021) n'avait pas montré de corrélation entre le lac et les diatomées de la Massane. L'absence de *Aulacoseira* y était probablement due à la dormance de cette diatomée. Mais une nouvelle récolte (juin 2022) nous a confirmé la saturation des eaux du lac par les *Aulacoseira* et d'autres espèces d'eau fortement eutrophisées (Van Dam *et al.* 1994). La très forte corrélation entre les eaux de ce lac et les crêtes de la Massane peut s'expliquer par la contamination aéroportée des crêtes de la RNN par les diatomées eutrophes issues des eaux d'irrigation et surtout de leur aspersion sous haute pression sur les cultures arboricoles et maraîchères de toute la plaine.

Il devenait ensuite indispensable d'évaluer l'étendue géographique de cette « pollution » dont les diatomées sont d'excellents indicateurs. Les récoltes effectuées dans la RNN du Mas Larrieu, au nord d'Argelès-sur-Mer, et au bord de la mer sont sans appel : la présence des *Aulacoseira* y est également importante, avec une forte corrélation avec la RNN de la Massane, alors que sur l'ensemble des peuplements, seules 9 espèces sont communes aux deux réserves.

7.3. Âge du début de la contamination agricole par voie aérienne

Les lichens sont des accumulateurs permanents de diatomées. Il est donc impossible de fixer une date de commencement de la dissémination diatomique. Par contre, la comparaison de séries de récoltes de lichens collectionnées par le passé et mis en herbier avec les récoltes actuelles, devait permettre de juger si les transformations d'origine anthropique suspectées étaient bien réelles. Elle devait nous permettre de situer le début de cette dissémination diatomique par voie aérienne dans les milieux naturels, dont les diatomées sont de formidables indicatrices. Deux collections lichéniques ont été étudiées, celle de Des Abbayes (1932) et celle de Clauzade (1958).

La collection de Des Abbayes de 1932 : la présence de diatomées aérophiles y est importante et normale alors que les *Aulacoseira* y sont absentes. Ces diatomées strictement aquatiques et spécifiques des eaux eutrophes sont pourtant abondantes sur les crêtes du Sallfort en 2021. Cette absence de corrélation

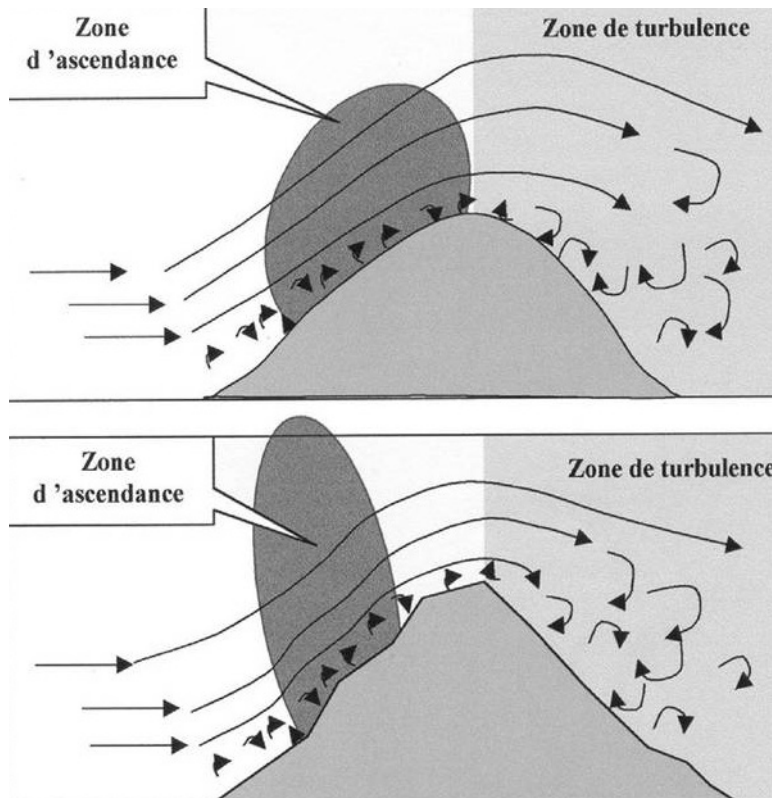


Fig. 13 – Schéma des vents rabattants lors du franchissement d'une crête de montagne, le flux d'air est accéléré sur la crête et se disperse en tourbillons sur la face opposée. Les vitesses et les dispersions sont fonction de la forme et l'aspérité des crêtes.

permet de conclure qu'en 1932, il n'y avait pas de contamination des crêtes de la RNN par des diatomées aquatiques d'eau eutrophisée.

La collection Clauzade de 1958 : l'inventaire des diatomées épilichéniques nous montre cette fois une très forte corrélation avec les espèces actuelles. Si l'on compare les indices de Shannon entre les récoltes de 1958 et de 2020, ils sont égaux (3.82 en 1958 et 3.80 en 2020), mais l'abondance des espèces est plus importante en 1958 (2961) qu'en 2020 (1989). Les espèces mono-récoltes sont également bien corrélées entre 1959 et 2020, ainsi que les espèces aérophiles qui sont les mêmes et représentées parmi les 8 premières espèces (60 % de l'abondance). Nous remarquons que *Aulacoseira* y a déjà atteint 6.7 % en 1958 (22 % actuellement). Il y a bien un début de contamination par les eaux agricoles.

Ces résultats restent malgré tout compatibles avec notre hypothèse car, bien que l'irrigation forcée à haute pression n'ait commencé qu'en 1970 avec la création du Lac de Villeneuve-de-la-Raho, l'irrigation des cultures et des vergers du Roussillon est bien antérieure, mais avec des pulvérisations moins

efficaces et moins violentes, telles que l'irrigation par gravité ou par petits asperseurs basse pression. Avec la généralisation de l'irrigation haute pression, l'abondance d'*Aulacoseira* atteint maintenant 22 %.

7.4. Disparition de certaines espèces. Origine climatique ?

La disparition de certaines espèces telles que les *Orthoseira*, diatomées spécifiques des lieux humides et des mousses, dont la présence est constatée sur 5 des 7 récoltes de l'herbier Des Abbayes 1932 mais aussi de l'herbier de Clauzade 1958, pose d'autres questions. Quelle peut-être la part des changements climatiques enregistrés sur la RNN dans leur disparition, avec le réchauffement enregistré (+1,9°C depuis 1976), la diminution des précipitations (-150 mm depuis 1959) et l'occurrence accrue des sécheresses, canicules et vents violents desséchants ?

7.5. Peu d'espèces marines

Le peu d'espèces marines épilichéniques trouvées dans la RNN du Mas Larrieu pose des questions qui

restent pour l'instant sans réponse. Pourquoi un taux si faible de diatomées alors que les embruns sont denses et fréquents en arrière-dune ? Les espèces marines se fixeraient-elles moins sur les lichens ? Les vents marins souvent violents inhiberaient-ils la fixation durable des diatomées sur les lichens ?

7.6. Une diatomée fossile d'origine méridionale

La présence d'une diatomée fossile (*Cyclotella alvarniensis*, Straub F. & Aboal M., 1992), originaire de la région de Murcie, en Espagne, est quasi constante sur les pentes et les crêtes de la Massane et au Mas Larriu où elle est retrouvée dans 11 récoltes. Cette diatomée est par ailleurs absente sur les échantillons provenant des herbiers. Cette espèce est également trouvée en faible quantité dans toutes les récoltes issues des Pyrénées (Bertrand *et al.* 2020). Sa répartition géographique et les causes de sa dispersion ne sont pas claires. Son dépôt a-t-il pour origine des vents violents de sud, amenant également les argiles rouges du Sahara ?

8. Conclusion

Dans un précédent travail (Bertrand *et al.* 2016, 2020), nous avons montré que les lichens étaient toujours colonisés par les diatomées mortes capturées par le mucus exsudé des algues et/ou par le mycélium du lichen, avec la constatation que le nombre de diatomées épilichéniques était toujours très supérieur à celui des diatomées des écorces d'arbres situées à proximité (39 à 105 espèces *vs* 29 à 35 espèces sur les écorces), supérieur aussi à celui des diatomées de l'eau de rivière qui s'écoule à proximité (30 à 37 espèces dans l'eau). Les lichens accumulent les diatomées de manière aléatoire. Dans l'environnement immédiat des grands fleuves et des étangs de grandes dimensions, les diatomées des lichens situés sur les arbres sont apportées par l'action des vents. Par contre, l'influence des vents est nulle pour les rivières encaissées ou à l'intérieur des forêts.

Dans le présent travail nous démontrons que la dispersion et la répartition des diatomées épilichéniques est aléatoire, et de ce fait, probablement d'origine purement éolienne, qu'elle soit d'origine naturelle ou/et anthropique. Leur répartition est déterminée par les vents dominants sur les reliefs, la topographie et les conditions aérologiques locales (**Fig. 13**).

Les associations sont particulièrement contaminées par une diatomée *Aulacoseira*, curieusement abondante sur les crêtes et les pentes de la RNN,

diatomée qui a été identifiée en grand nombre dans le lac de Villeneuve-de-la-Raho où elle témoigne d'un fort niveau d'eutrophisation et de pollution des eaux (**Fig. 12**). Nous démontrons que l'irrigation haute pression des vergers et des cultures de la plaine du Roussillon est à l'origine d'une dissémination aérienne des diatomées sur de longues distances et d'une véritable « pollution agricole » qui s'étend à la totalité de la région et atteint les bords de Méditerranée.

L'étude des diatomées épilichéniques de deux collections anciennes de lichens conservés en herbier nous permet une approche du début de cette « pollution agricole ». Elle est absente en 1932 (herbier Des Abbayes) et est à son début en 1958 (herbier Clauzade) où la diatomée *Aulacoseira* atteint 6 % des associations. Elle est actuellement de 22 %. L'évolution actuelle des cultures, notamment céréalières et maraîchères, dans la plaine du Roussillon et l'impact prévisible des aspersions agricoles sur les milieux naturels doit nous alerter.

Les changements climatiques enregistrés sur la RNN sont vraisemblablement à l'origine d'une modification des associations et de la disparition de certaines diatomées. Depuis 2016, on observe des changements dans la distribution des vents et l'on constate que la Tramontane n'est plus le vent dominant, changement qui pourrait entraîner des modifications d'humidité avec des conséquences sur les diatomées liées à ces milieux humides.

L'inventaire des diatomées, actuellement axé sur les diatomées aérophiles et aquatiques, devra être poursuivi, mais la disparition probable des taxons des milieux humides et des mousses, en lien avec ces changements climatiques, suggère de réorienter nos études vers des taxons d'affinité plus terrestre.

Dès à présent, reconstituer des herbiers de lichens de référence pourrait être un moyen de suivi intéressant à mettre en œuvre.

Remerciements

Merci à François Charles et son équipe (Gilles, François et Béatrice) de l'OOB (Observatoire Océanologique de Banyuls) pour leur aide généreuse et inventive à la filtration des eaux du lac de Villeneuve-de-la-Raho. Merci à Valentine Ruiz et à Claudie Parra pour leur aide à l'extraction des échantillons d'herbiers ainsi qu'à la collecte de lichens frais sur les crêtes de Colomates. Merci à la Fondation Hermès pour le soutien financier apporté à ces missions exploratoires. Merci à Valérie Peeters pour la mise à jour des dénominations des diatomées. Thanks to our friend Peter Culleton for the translation

of the abstract.

Références

- Bertrand J., Ector L. & Renon J.-P. (2015) - Écologie des mares. Mesures de la qualité des eaux par les diatomées. Deux nouveaux indices spécifiques, comparaison avec l'indice IPS. *Symbioses* nouvelle série 33 : 50-72.
- Bertrand J., Coste C., Le Cohu R., Renon, J.-P., & Ector L. (2016) - Étude préliminaire sur la présence de diatomées sur les lichens. *Botany Letters* 163(2) : 93-113.
- Bertrand J., Coste C. & Rolland D. (2020) - Inventaire des diatomées sur les lichens et causes de leur présence. *Carnets Natures* vol. 7 : 41-67. https://carnetsnatures.fr/volume%207/diatomees-lichens_Bertrandetal.pdf
- Canard A. & Poinsot D. (2004) - La répartition spatiale des individus et des peuplements par la méthode des quadrats. *Rapport, Université de Rennes*. 28 p.
- Doledec S. & Chessel D. (1994) - Co-inertia analysis : an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology*, 31 : 277-294. [doi:10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x)
- Garrigue J., Magdalou J.-A. & Sorel D. (2018) - Climatologie, analyse des données 2017. *Travaux de la Massane*, n°112. 36 p.
- Krammer K. (2002) - Diatoms of Europe, *Cymbella*, Edited by Horst Lange-Bertalot Vol. 3. 584 p.
- Lange-Bertalot H. (2001) - Diatoms of European Inland Waters and comparable Habitats. *Navicula sensu stricto*, 10 genera separated from *Navicula sensu lato*, *Frustulia*. Edited by Horst Lange-Bertalot Vol. 2. 526 p.
- Lange-Bertalot H, Malgorzata B. & Witkowski A. (2011) - *Eunotia* and some related genera, Diatoms of Europe, Edited by Horst Lange-Bertalot Vol. 6. 747 p.
- Lombard M., Vas N. & Dalstein L. (2014) - Effet de l'ozone sur la végétation. *Travaux de la Massane*, n° 102. 28 p.
- Lowe R. L., Kociolek P., Johansen J. R., Vijver B. Van de, Lange-Bertalot H. & Kopalová K. (2014) - *Humidophila* gen. nov., a new genus for a group of diatoms (Bacillariophyta) formerly within the genus *Diademsis* : species from Hawai'i, including one new species. *Diatom Research*, 29 (4): 351-360. [doi:10.1080/0269249X.2014.889039](https://doi.org/10.1080/0269249X.2014.889039)
- Magdalou J.-A., Hurson Ch. & Garrigue J. (2005) - Étude des effets de la conjonction sécheresse/canicule de 2003 sur la forêt de la Massane. *Travaux de la Massane*, n°72. 49 p.
- Magdalou J.-A., Hurson Ch. & Garrigue J. (2009) - Dynamique du bois mort et impact des crues sur quelques espèces riveraines. *Travaux de la Massane*, n°80. 52 p.
- Moreau H., Grimsley N., Subirana L. & Margaine M. (2011) - Suivi spatio-temporel des microalgues du fleuve côtier. *Travaux de la Massane*, n° 91. 11 p.
- Oddou-Muratorio, S. *et al.* (2015) - Impact du dépérissement et de l'isolement reproducteur sur la qualité de la régénération du hêtre (*Fagus sylvatica*) ». *Travaux de la Massane*, n°100. 100 p.
- Paulmier G. (1997) - Atlas des diatomophycées des côtes françaises et des aires océaniques adjacentes. IFRMER-DRV / RH / RST / 97-14 / Concarneau. 439 p.
- Peeters V. & Ector L. (2017a) - Atlas des diatomées des cours d'eau du territoire bourguignon, Centriques, Araphidées ; *Direction régionale de l'Environnement et de l'Aménagement et du logement Bourgogne-Franche-Comté*, vol. 1. 309 p.
- Peeters V. & Ector L. (2017b) - Atlas des diatomées des cours d'eau du territoire bourguignon, Naviculacées ; *Direction régionale de l'Environnement et de l'Aménagement et du logement Bourgogne-Franche-Comté*, vol. 3. 323 p.
- Peeters V. & Ector L. (2018) - Atlas des diatomées des cours d'eau du territoire bourguignon, Monoraphidées, Brachyraphidées, *Direction régionale de l'Environnement et de l'Aménagement et du logement Bourgogne-Franche-Comté*, vol. 2. 271 p.
- Peragallo M., 1984 - Diatomées Marines de France et ses districts maritimes voisins, *Ed. Tempère 1897 -1908, repris 1984 Koeltz Scientific Books D-6240 Koenigstein*.
- Prygiel J. & Coste M. (2000) - Guide méthodologique pour la mise en œuvre de l'Indice Biologique Diatomées NF T 90-354. *Cemagref, Agence de l'Eau* : 134 p. + 89 pl. + cd-rom TAX'IBD français/anglais.
- Shannon C.E. & Weaver W. (1949) - The mathematical theory of communication. *Urbana and Chicago. The Mathematical Gazette*, 34(310) : 312-313.
- Smith C.W., Aptroot A., Coppins B. J., Fletchert A., Gilbert O. L., James P. W. & Wolseley P. A. (2009) - The lichens of Great Britain and Ireland.

British lichen society, London : 1-1046.

Straub F. & Aboal M. (1992) - Note sur une forme tripolaire tripolaire de *Cyclotella* (Bacillariophyceae) du SE de l'Espagne et révision du taxon *Alvarniensis* Wuthrich 1979. *Bulletin de la Société neuchâteloise de Sciences naturelles*, t. 115 : 13-29.

Thioulouse J., Chessel D., Doledec S. & Olivier J.-M. (1997)-ADE-4:amultivariateanalysisandgraphical display software. *Statistic and Computing*, 7 (1): 75-83. [doi:10.1023/A:1018513530268](https://doi.org/10.1023/A:1018513530268)

Van Dam H., Mertens A. & Sinkeldam J. (1994) - A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 28 (1) :

DOAJ
DIRECTORY OF
OPEN ACCESS
JOURNALS



Soumis le 11 octobre 2022

Accepté le 13 novembre 2022

Publié en ligne (pdf) le 17 novembre 2022

Annexe. Tab. 3 – Liste des 142 espèces de diatomées pour une abondance de 95 % dans chaque lieu de récoltes et pourcentage en rapport du nombre d'espèces par récolte.

Taxons diatomées	Pentes et Crêtes de la RNN de la Massane	RNN du Mas Larieu	Torrent La Massane	Argelès-sur-mer (ville)	Lac Villeneuve de la Raho	Herbier Des Abbayes 1932	Herbier Clauzade 1958
<i>Achnantheidium duardtii</i> Rimet & Couté		0,13					
<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki	2,38	1,57	3,94	4,85		7,74	0,84
<i>Achnantheidium pyrenaicum</i> (Hustedt) Kobayasi		3,72					
<i>Achnantheidium rivulare</i> Potapova & Ponader				4,80			
<i>Achnantheidium subatomus</i> (Hustedt) Lange-Bertalot				1,04			
<i>Achnantheidium subhudsonis</i> Cantonati et Lange-Bertalo				1,65			
<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing		0,09					
<i>Amphora pediculus</i> (Kützing) Grunow	1,19	0,19					0,41
<i>Amphora veneta</i> Kützing				0,24			
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	0,3				1,49		
<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen	0,15	2,30				0,89	
<i>Aulacoseira crenulata</i> (Ehrenberg) Twaites	1,34						
<i>Aulacoseira distans</i> (Ehrenberg) Simonsen	0,26	0,39				0,24	3,38
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	21,53	21,52			60,30	0,89	6,72
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrenb.) Simonsen	3,81	2,54				0,24	0,61
<i>Caloneis bacillum</i> (Grunow) Cleve							0,2
<i>Caloneis molaris</i> (Grunow) Krammer	0,13						
<i>Cocconeis euglypta</i> (Ehr.) Grunow			5,24	0,52			
<i>Cocconeis lineata</i> (Ehrenberg)	0,57	1,15		1,32			
<i>Cocconeis neodiminuta</i> Krammer in Ricard		0,09					
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehrenberg						0,24	0,91
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	0,45		7,11				
<i>Coscinodiscus lineatus</i> Ehrenberg		0,09					
<i>Cyclostephanos dubius</i> (Fricke) Round	5,57	12,67			1,63	0,78	2,70
<i>Cyclotella alvarniensis</i> Staub F. & Aboal M	0,85	0,09					
<i>Cyclotella memeghyniana</i> Kützing	2,84	2,83		0,24			0,54
<i>Cyclotella ocellata</i> Pantocsek	1,81	2,38					0,57
<i>Cyclotella striata</i> (Kützing) Grunow		0,26					
<i>Cymbella cymbiformis</i> Agardh	0,13						
<i>Cymbella leptoceros</i> (Ehrenberg) Kützing							0,61
<i>Cymbella turgidula</i> Grunow sensu Cleve & Möller						0,56	
<i>Denticula tenuis</i> Kützing	0,31						
<i>Diatoma hyemalis</i> (Roth) Heiberg	0,21		1,25			0,63	
<i>Diatoma vulgare</i> Bory							0,31
<i>Diploneis elliptica</i> (Kützing) Cleve		0,13					
<i>Diploneis forcipata</i>		0,17					
<i>Discostella stelligera</i> (Hüsedt) Houk & Klee							0,20
<i>Discotella wolterckii</i> (Hüsedt) Houk & Klee	1,01	1,19					0,51
<i>Encyonema neogracile</i> Krammer	0,17						
<i>Encyonema silesiacum</i> (Bleisch in Rabh.) D.G. Mann	0,11	1,06		2,03		0,37	

Taxons diatomées	Pentes et Crêtes de la RNN de la Massane	RNN du Mas Larieu	Torrent La Massane	Argelès-sur-mer (ville)	Lac Villeneuve de la Raho	Herbier Des Abbayes 1932	Herbier Clauzade 1958
<i>Eolimna minima</i> (Grunow) Lange-Bertalot	1,15	0,55	8,09	2,54		4,38	1,35
<i>Epithemia adnata</i> (Kützing) Brébisson	0,38						
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehrenberg) Mills	0,17						
<i>Eunotia diodon</i> Ehrenberg						0,28	
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow in Van Heurck			1,23			1,34	
<i>Eunotia naegelii</i> Migula	0,29						
<i>Eunotia pectinalis</i> (Kütz.) Rabenhorst						0,34	
<i>Eunotia praeurupta</i> Ehrenberg						6,67	0,51
<i>Fistulifera saprophila</i> Lange-Bertalot & Bonick				1,08			
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazieres	0,71	0,32		0,38		0,82	0,24
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton					33,06		
<i>Fragilaria rumpens</i> (Kütz.) G.W.F. Carlson				0,71			
<i>Fragilaria vaucheriae</i> (Kützing) Petersen				0,94			1,22
<i>Fragiliforma virescens</i> (Ralfs) D.M. William & Roudn		0,19					
<i>Gomphonema clavatum</i> Ehrenberg	0,39						
<i>Gomphonema minutum</i> (Ag.) Agardh		0,74	3,12			0,24	22,66
<i>Gomphonema parvulum</i> Lange-Bertalot & Reichardt	0,55	0,38	1,25	0,33		0,99	0,34
<i>Gomphonema productum</i> (Grunow) Lange-Bertalot & Reichardt							0,57
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst	0,17						
<i>Halamphora holsatica</i> (Hustedt) Levkov		0,21					
<i>Halamphora submontana</i> (Hustedt) Levkov		0,21					
<i>Handmannia bodanica</i> (Eulenstein ex Grunow)							0,31
<i>Hantzschia abundance</i> Lange-Bertalot						0,51	
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) W; Smith	3,98	3,81				1,68	4,36
<i>Hantzschia virgata</i> (Roper) Grunow		0,41				0,45	
<i>Hippodonta pseudacceptata</i> (H. Kobayasi) Lange-Bertalot				1,08			
<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe	1,51	1,52				33,97	5,23
<i>Humidophila gallica</i> (Grunow) R.L. Lowe et al.	0,19						
<i>Hyppodonta capitata</i> (Ehrenberg) Lange-Bertalot		0,13		0,24			
<i>Lemnicola exigua</i> Grunow in Cleve				0,52			
<i>Luticola cohnii</i> (Hilse) D.G. Mann	0,96	0,26				0,54	0,37
<i>Luticola goeppertianna</i> (Bleisch) D.G. Mann	1,01	0,15				1,41	0,31
<i>Luticola mutica</i> (Kützing) D.G. Mann	3,72	5,57				3,24	6,65
<i>Luticola nivalis</i> (Ehrenberg) D.G. Mann	0,29	0,26					
<i>Luticola saxophila</i> (Bock ex Hustedt) D.G. Mann	0,26						
<i>Mayamaea atomus</i> (Kützing) Lange-Bertalot	0,27	0,17		13,42			0,98
<i>Melosira varians</i> Agardh	0,13			2,54			2,03
<i>Meridion circulare</i> (Greville) Agardh	0,22	0,15		0,38			
<i>Navicula capitatoradiata</i> Germain ex Gasse							0,51
<i>Navicula cryptocephala</i> Kützing	0,51			2,68			
<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot		0,41					11,42
<i>Navicula gregaria</i> Donkin		0,45		2,54			

Taxons diatomées	Pentes et Crêtes de la RNN de la Massane	RNN du Mas Larieu	Torrent La Massane	Argelès-sur-mer (ville)	Lac Villeneuve de la Raho	Herbier Des Abbayes 1932	Herbier Clauzade 1958
<i>Navicula menisculus</i> Schumann		0,29					0,51
<i>Navicula radiosa</i> Kützing							0,19
<i>Navicula striolata</i> (Grunow) Lange-Bertalot		0,71					
<i>Navicula tripunctata</i> (O.F. Müller) Bory	0,17						2,91
<i>Navicula trivialis</i> Lange-Bertalot							0,19
<i>Navicula veneta</i> Kützing		0,11		0,38			
<i>Nitzschia debilis</i> Arnott				0,99			
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow	0,45	0,96					
<i>Nitzschia constricta</i> (Gregory) Grunow		0,26					
<i>Nitzschia dissipata</i> (Kützing) Grunow		0,38		0,38			0,74
<i>Nitzschia fasciculata</i> (Grunow) Grunow							1,01
<i>Nitzschia fonticola</i> Grunow	0,17	0,45		1,88			
<i>Nitzschia fossilis</i> (Grunow) Grunow		0,11					0,74
<i>Nitzschia frustulum</i> (Kützing) Grunow				2,31			
<i>Nitzschia inconspicua</i> Grunow	0,19	1,34	0,99	28,97			
<i>Nitzschia microcephala</i> Grunow				0,33			
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W. Smith	0,15	0,31		0,42			
<i>Nitzschia paleacea</i> Grunow		0,32					
<i>Nitzschia perminuta</i> (Grunow) Peragallo	0,13	0,45					
<i>Nitzschia sociabilis</i> Hustedt							0,41
<i>Nitzschia</i> sp1				1,51			
<i>Nitzschia valdestriata</i> Aleem & Hustedt							0,19
<i>Nupela lapidosa</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot var.lapidosa	0,45						
<i>Orthoseira dendroteres</i> (Ehentenber) Genkal & Kulikovskiy						5,52	
<i>Orthoseira roseana</i> (Rabenhorst) Pfitzse						5,95	0,61
<i>Pauliella taeniata</i> (Grunow) Round & Basson			1,27				
<i>Pinnularia acoricola</i> Husredt		0,72					
<i>Pinnularia appendiculata</i> (Agardh) Cleve	0,13						
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg	12,67	0,29				10,38	4,09
<i>Pinnularia obscura</i> Ktrasske						0,26	
<i>Pinnularia subcapitata</i> Gregory	0,17						0,31
<i>Planothidium delicatulum</i> (Kütz.) Round & Bukhtiyarova		0,11					
<i>Planothidium ellipticum</i> (Cleve) Round				0,28			
<i>Planothidium frequentissimum</i> (Brebisson ex Kützing) Lange-Bertalot				1,74			
<i>Planothidium holstii</i> (Cleve) Lange-Bertalot		0,17					
<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brebisson e Kützing) Lange -Bertalot	2,41	3,61	7,89	1,51		1,62	
<i>Platessa conspicua</i> (A.Mayer) Lange-Bertalot		0,17					
<i>Platessa oblongella</i> (Østrup) C.E. Wetzel, Lange-Bertalot & Ector	0,40	0,45	11,33			1,79	
<i>Platessa stewartii</i> (Patrick) Potapova		0,09					
<i>Psammothidium daonense</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot		0,11					
<i>Psammothidium grischunum</i> (Wuthrich) Bukhtiyarova et Round		2,19					
<i>Psammothidium rossii</i> (Hustedt) Bukhtiyarova et Round	0,25						

Taxons diatomées	Pentes et Crêtes de la RNN de la Massane	RNN du Mas Larieu	Torrent La Massane	Argelès-sur-mer (ville)	Lac Villeneuve de la Raho	Herbier Des Abbayes 1932	Herbier Clauzade 1958
<i>Pseudostaurosira</i>				1,46			
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grunow) Williams & Round	2,19	2,41				0,37	1,28
<i>Raphoneis amphicerus</i> (Ehrenberg) Ehrenberg		0,51					
<i>Reimeria sinuata</i> (Gregory) Kocioleek & Stoermer		0,85	1,02	0,89			
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (Agardh) Lange-Bertalot	0,72	0,85	41,21				0,47
<i>Rossithidium pusillum</i> (Grunow) F.E.Round & Bukhtiyarova		1,81					
<i>Sellaphora minima</i>				2,26			
<i>Sellaphora nigri</i> (De Not.) C.E. Wetzel et Ector	2,32	0,13		0,52			1,08
<i>Sellaphora pupula</i> (Kützling) Mereschkovsky	0,29			0,38			
<i>Staurosira construens</i> Ehrenberg				2,12			
<i>Staurosira construens</i> Ehrenberg	0,28	0,29					
<i>Staurosira elliptica</i> Pseudostaurosira elliptica (Schumann) Edlund, Morales & Spaulding	1,57	0,13					
<i>Staurosira martyi</i> (Héribaud) Lange-Bertalot(Heribaud) Lange-Bertalot	0,32						0,34
<i>Staurosirella pinnata</i> (Ehr.) Williams & Round	1,64	0,81					0,84
<i>Tertiarius</i> sp.	0,32						
<i>Thalassiosira visurgis</i> Hustedt	3,61	3,98				0,59	1,18
<i>Ulnaria acus</i> (Kützling) Aboal	0,38						
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	0,85	0,19				0,26	0,41

Abondance des frustules observées des herbiers Des Abbayes et Clauzade						3814	2961
Abondance des frustules observées récoltes de 2020-2022	18565	4703	6924	2123	4007	4411	1989
Nombre d'espèces déterminées	313	197	65	89	10	113	111
Nombre d'espèces retenues pour 95% de l'abondance	66	73	14	41	4	34	50
Ratio % : Nb. sp retenues / Nb. sp. déterminées	21,4	38,1	21,5	46,1	40	31	45