**LE CYCLE DE REPRODUCTION
DE DEUX ESPÈCES ÉTROITEMENT PARENTES
DE CRUSTACÉS AMPHIPODES :
GAMMARUS PULEX ET *G. FOSSARUM***

par A. L. ROUX.

1. — INTRODUCTION

L'hybridation entre espèces proches parentes est souvent limitée ou empêchée par un décalage de leur période de reproduction. La littérature zoologique en fournit de nombreux exemples tant chez les Vertébrés que chez les Invertébrés. Est-ce le cas chez les Gammarus du groupe *pulex* dont deux bonnes espèces *Gammarus pulex* et *G. fossarum* sont très fréquemment sympatriques? Telle était la première question à laquelle cette étude voulait répondre.

Le cycle de reproduction de *G. pulex* a déjà fait l'objet de plusieurs études, en Allemagne, Grande-Bretagne, Suède et Belgique [HEINZE, 1932; HYNES, 1955; MACAN et MACKERETH, 1957; BERG, 1948; REIZER, 1961]. De ces travaux, il ressort que *G. pulex* présente une période de repos sexuel s'étendant du début du mois d'octobre jusqu'à la fin du mois de décembre. Dans la région lyonnaise, cette période semble plus courte et, de plus, la reproduction ne semble pas subir une interruption totale, mais plutôt une baisse d'intensité. Si cette impression se vérifie peut-on attribuer cette différence au décalage de latitude entre les régions précédemment étudiées et la nôtre, et de là à une différence de température ou à une différence des photopériodes? Le choix des points de prélèvements devrait permettre d'obtenir sinon une réponse claire, du moins des éléments de réponse.

Enfin, si le cycle de reproduction de *G. pulex* est relativement bien connu, la bibliographie, ne nous fournit qu'une indication concernant celui de *G. fossarum* [LEHMANN, 1967].

C'est à cet ensemble de questions que se propose de répondre la présente étude.

2. — MÉTHODES

Des prélèvements mensuels de *Gammarus* ont été effectués pendant une année ou plus dans six stations de la région lyonnaise. Cette périodicité n'a pas toujours pu être respectée car dans certaines stations des crues prolongées ne permettaient pas d'effectuer des prélèvements significativement comparables; c'est le cas en particulier de la station située sur le Rhône à Lyon.

Un nombre important de *Gammarus* était prélevé à chaque visite, nombre variable selon la densité de population à la station mais comportant toujours plusieurs centaines d'individus, de 200 à 600 ou plus. Le prélèvement était effectué à l'aide d'une épuisette dont les mailles ne retenaient pas les individus immatures. Le contenu de l'épuisette était déversé dans un grand récipient et, sur les lieux mêmes du prélèvement, les *Gammarus* étaient répartis en deux lots : d'une part les individus en précopulation, d'autre part les individus isolés. Chaque lot était fixé séparément et ramené au laboratoire pour une étude plus complète. Un relevé de la température de l'eau était effectué à chaque visite.

Seuls les individus sexuellement différenciés étaient pris en considération dans les dénombrements effectués au laboratoire. Pour chaque prélèvement et chaque espèce, les dénombrements suivants ont été effectués :

- mâles et femelles en précopulation,
- femelles isolées ovigères, ou ayant des jeunes dans leur cavité incubatrice, ou possédant des soies à leurs oostégites,
- femelles sans soies aux oostégites,
- mâles isolés.

Ces données brutes ont permis de déterminer :

- le pourcentage de chaque espèce dans la population lorsque celles-ci vivent en sympatrie,
- la sex-ratio,
- le pourcentage d'individus en précopulation,
- le pourcentage de femelles en état de reproduction par rapport au nombre total de femelles.

Le nombre de femelles considérées comme étant en état de reproduction est obtenu en ajoutant au nombre de femelles accouplées celui des femelles isolées qui étaient gestantes ou possédaient des soies aux oostégites. Ces dernières doivent être considérées comme étant en état de reproduction car il s'agit soit de femelles dont les jeunes viennent de quitter la cavité incubatrice, la précopulation ayant vraisemblablement été interrompue par le prélèvement, soit de femelles qui viennent d'acquiescer ces soies et qui vont pondre à la suite de la prochaine mue.

Les jeunes ou les œufs contenus dans la cavité incubatrice des femelles n'ont pas été dénombrés car, au moment de la fixation des animaux, les jeunes s'échappent très souvent du marsupium et les œufs sont en partie expulsés par suite des mouvements désordonnés de la femelle.

3. — RÉSULTATS

Station n° 1 : le ruisseau extérieur des grottes de la Balme, à La Balme (Isère). Carte I.G.N., 1/50 000, Montluel, 833 2 × 99,1.

Le point de prélèvement est situé sur le ruisseau environ 150 mètres en aval de sa sortie des grottes. Cette station présente un intérêt dû au fait que la température de l'eau ne subit que de très faibles variations de température au cours de l'année. Comme l'indique la figure 1 C, la température de l'eau y est pratiquement constante toute l'année, elle se situe entre 11°5 et 12°5 C. Par contre la photopériode est normale puisqu'il s'agit d'une station extérieure aux grottes.

L'ensemble des résultats est consigné dans le tableau I, leur représentation graphique est indiquée sur la figure 1, avec les limites de variations pour un coefficient de sécurité de 95 %.

Dans ce ruisseau les deux espèces *G. pulex* et *G. fossarum* coexistent, bien que le pourcentage de *G. pulex* dans la population totale soit extrêmement faible, 1 à 2 %, exception faite du prélèvement du 8 VII dans lequel *G. pulex* représentait environ 15 % du nombre total de Gammares récoltés. Ce faible pourcentage de *G. pulex* dans cette station n'est pas accidentel, il a été vérifié pendant de nombreuses années autres que celles étudiées ici : il s'agit donc bien d'une véritable coexistence et non d'une cohabitation occasionnelle. Cependant, seules les données concernant l'espèce *G. fossarum* peuvent être comparées avec les autres résultats.

La reproduction de *G. fossarum* est continue toute l'année : le pourcentage de femelles en état de reproduction est toujours très élevé, 80 % ou plus du total des femelles récoltées. On ne relève qu'un léger fléchissement de ce pourcentage à la fin de l'automne et à la fin de l'été alors que de mars à mai la presque totalité des femelles sexuellement différenciées sont en état de reproduction (plus de 95 %).

Le pourcentage d'individus en précopulation montre également qu'aucune interruption de la reproduction n'intervient au cours de l'année. Cette proportion ne permet cependant pas d'obtenir d'indications précises. En effet, les méthodes de prélèvement séparent artificiellement un certain nombre d'individus qui se trouvaient en précopulation dans le ruisseau et ceux-ci sont alors

FIG. 1. — Station n° 1 : le ruisseau extérieur des grottes de La Balme. *Gammarus fossarum*.

A : courbe n° 1 : pourcentage de femelles en état de reproduction; courbe n° 2 : pourcentage d'individus en précopulation. B : sex-ratio : pourcentage des mâles dans la population. C : variations de la température de l'eau de la station.

dénombrés dans le lot des individus isolés. D'autre part, le pourcentage des précopulations dépend de la proportion des sexes dans la population. Or la sex-radio subit précisément des variations au cours de l'année. Du milieu de l'hiver jusqu'au début de l'été les femelles sont nettement plus nombreuses que les mâles, pendant le reste de l'année mâles et femelles sont sensiblement à égalité dans la population. la sex-radio est alors voisine de la valeur 1. La comparaison des courbes représentant les variations de la sex-radio et celles du pourcentage d'individus en précopulation montre effectivement une similitude d'allure générale. Les irrégularités de la courbe concernant le pourcentage des précopulations doivent vraisemblablement être attribuées au hasard dans les séparations accidentelles au moment des prélèvements, comme je l'ai signalé plus haut.

Station n° 2 : le Ruisseau de la Mouche à Pierre-Bénite (Rhône). Carte I.G.N., 1/50 000, Givors, 793,5 × 80. Cf. tableau II et figure 2.

Cette station était située sur un petit ruisseau affluent du Rhône sur sa rive droite, dans la banlieue lyonnaise. La station est maintenant détruite à la suite de travaux d'urbanisme qui ont entraîné la canalisation du ruisseau. La situation du point de prélèvement, à proximité de la source, explique les faibles variations de température relevées au cours de l'année, écart maximum de 5° C.

Tout comme dans la station précédente on note la coexistence des deux espèces, et ici encore *G. fossarum* constitue la presque totalité de la population de Gammares.

Aucune période de repos sexuel n'apparaît, la reproduction est continue tout au long de l'année. Le pourcentage de femelles en état de reproduction est même d'une remarquable constance puisqu'il se situe toujours au-dessus de 90 % de l'effectif total des femelles. Cette proportion est même supérieure à celle observée dans le ruisseau de La Balme bien que l'amplitude des variations de température soit ici un peu plus importante.

La proportion d'individus en précopulation indique également une reproduction continue. Comme pour la population du ruisseau de La Balme, la courbe représentant les variations de ce pourcentage et celle représentant les variations de la sex-ratio ont une allure générale commune. Les irrégularités de la courbe figurant le pourcentage des individus en précopulation peut s'expliquer de la même manière que précédemment.

Il convient de souligner que dans cette station le nombre de mâles est toujours nettement inférieur à celui des femelles : le pourcentage de mâles oscille assez régulièrement entre 30 et 40 % de la totalité des individus récoltés. La sex-ratio exprimée sous la forme du rapport nombre de femelles/nombre de mâles est tou-

FIG. 2. — Station n° 2 : le ruisseau de La Mouche à Pierre-Bénite. *Gammarus fossarum*.

A : courbe n° 1 : pourcentage de femelles en état de reproduction; courbe n° 2 : pourcentage d'individus en précopulation. B : sex-ratio : pourcentage des mâles dans la population. C : variations de la température de l'eau de la station.

jours supérieure à 1, elle varie entre 1,5 et 2 pendant la plus grande partie de l'année.

Station n° 3 : le Ruisseau des Vosges à Cailloux-sur-Fontaines (Rhône). Carte I.G.N., 1/50 000, Lyon, 796,5 × 97,6. Cf. tableau III et figures 3 et 4.

Le point de prélèvement étant situé à proximité de la source du ruisseau, la température de l'eau subit des variations saisonnières d'amplitude relativement faible, 3 à 4° C.

Cette station a été retenue pour des prélèvements mensuels car elle héberge les deux espèces de Gammarus en proportions telles que les résultats obtenus lors des dénombrements pour chacune d'elles peuvent être valablement comparés avec ceux des autres stations, exception faite toutefois pour le premier et le dernier prélèvements dans lesquels *G. pulex* est très faiblement représenté. Bien que *G. fossarum* domine largement, *G. pulex* représente habituellement 20 à 25 % de la population totale. L'irrégularité de la courbe 4 C représentant le pourcentage de ce dernier dans la population totale est vraisemblablement à attribuer au hasard des échantillonnages.

L'examen des courbes obtenues montre qu'ici encore la reproduction est continue tout au long de l'année. Qu'il s'agisse de *G. pulex* ou de *G. fossarum*, le pourcentage de femelles en état de reproduction est voisin ou supérieur à 90 % du total des femelles recueillies. On notera d'ailleurs la similitude des courbes obtenues pour *G. pulex* et *G. fossarum* tant pour la proportion de femelles en état de reproduction que pour le pourcentage d'individus en préco-
pulation.

La sex-ratio de *G. pulex* oscille autour de 40 % de mâles tout au long de l'année et nous fournit une courbe tout à fait comparable à celle obtenue pour *G. fossarum* dans le ruisseau de La Mouche. Les conditions écologiques réalisées à ces deux stations sont d'ailleurs très semblables, non seulement pour la température de l'eau mais aussi pour toutes les autres caractéristiques écologiques : nature du fond, végétation, qualités physico-chimiques de l'eau.

En ce qui concerne la sex-ratio de *G. fossarum*, il est difficile de fournir une explication pour l'inversion de la proportion des sexes entre les premiers et les derniers prélèvements pourtant effectués à la même époque de l'année, en automne. Dans les deux premiers prélèvements les mâles représentent 35 à 45 % de la population totale, or une année plus tard, pour les mêmes mois, le pourcentage de mâles est supérieur à 60 %. Il n'est pas possible d'attribuer cette inversion aux hasards d'échantillonnage car la progression est constante au cours de l'année étudiée. Aucune perturbation importante des caractéristiques écologiques n'a d'autre part été relevée au cours de cette même période.

FIG. 3. — Station n° 3 : le ruisseau des Vosges à Cailloux-sur-Fontaines. *Gammarus fossarum*.

A : courbe n° 1 : pourcentage de femelles en état de reproduction; courbe n° 2 : pourcentage d'individus en précopulation. B : sex-ratio : pourcentage des mâles dans la population. C : variations de la température de l'eau de la station.

FIG. 4. — Station n° 3 : le ruisseau des Vosges à Cailloux-sur-Fontaines. *Gammarus pulex*.

A : courbe n° 1 : pourcentage de femelles en état de reproduction; courbe n° 2 : pourcentage d'individus en précopulation. B : sex-ratio : pourcentage des mâles dans la populations. C : proportion de *Gammarus pulex* dans la population totale de Gammarus.

Station n° 4 : une galerie de drainage de la colline de la Croix-Rousse à Lyon (20 Cours Général-Giraud, Lyon). Carte I.G.N., 1/50 000, Lyon, 7929 × 88,4. Cf. tableau IV et figure 5.

Cette station est située dans une galerie artificielle de drainage des eaux interstitielles de la colline de la Croix-Rousse à Lyon. Ce point de prélèvement a été choisi en raison des caractères écologiques particuliers du milieu. La galerie étant fermée, l'obscurité y est presque totale dès l'entrée ou du moins la photopériode normale y est très fortement atténuée; les Gammarès présentent d'ailleurs une pigmentation réduite. La température de l'eau ne varie qu'entre des valeurs relativement proches, entre 12 et 14° C, il s'agit d'une collection d'eaux interstitielles.

La population de Gammarès, appartenant tous à l'espèce *G. pulex*, possédait un effectif relativement réduit par rapport aux populations rencontrées dans les ruisseaux épigés, 200 à 300 individus adultes. L'effectif de la population étant faible, les individus récoltés étaient remis en liberté immédiatement après les dénombrements qui étaient effectués sur place sur les animaux vivants. Seuls les décomptes suivants ont pu être effectués : nombre d'individus en précopulation, nombre de mâles isolés (facilement reconnaissables à la brosse de soies dense sur le flagelle de l'antenne 2), nombre de femelles ovigères isolées et nombre de femelles non ovigères isolées. Les observations n'ont malheureusement pas pu porter sur une année complète car une intervention des services techniques de la ville de Lyon à des fins de nettoyage de la galerie a décimé la population étudiée qui s'est finalement trouvée réduite à une trentaine d'individus. Les résultats obtenus ne sont donc comparables avec ceux des autres stations que pour les neuf premiers prélèvements seulement, les résultats des trois derniers prélèvements ne sont donnés qu'à titre indicatif.

Comme dans les précédentes stations où la température de l'eau était sensiblement constante, la reproduction des Gammarès semble continue au cours de la période étudiée. A chaque visite, près de la moitié des individus étaient en précopulation et la proportion femelles accouplées + femelles ovigères isolées par rapport au nombre total des femelles était voisine de 80 %. Ce dernier pourcentage est sous-estimé si on le compare au pourcentage de femelles en état de reproduction dans les populations étudiées précédemment. En effet, parmi les femelles isolées non ovigères, celles qui possédaient des soies aux oostégites n'ont pu être reconnues puisque les dénombrements étaient effectués sur les Gammarès vivants. Elles n'ont donc pas été considérées comme femelles en état de reproduction.

La valeur de la sex-ratio est voisine de 1, le nombre de mâles est sensiblement égal à celui des femelles pendant la période considérée.

FIG. 5. — Station n° 4 : la galerie de drainage de la Croix-Rousse à Lyon. *Gammarus pulex*.

A : courbe n° 1 : pourcentage de femelles en précopulation + femelles ovigères isolées; courbe n° 2 : pourcentage d'individus en précopulation. B : sex-ratio : pourcentage des mâles dans la population. C : variations de la température de l'eau de la station.

Station n° 5 : le Mornantet à Mornant (Rhône). Carte I.G.N., 1/50 000, Saint-Symphorien-sur-Coise, 781,6 × 71,7. Cf. tableau V et figure 6.

Ce point de prélèvement est situé sur un ruisseau dont l'eau présente d'importantes variations de température, comme le montre la courbe de la figure 6 C. Cette courbe a été obtenue à partir de mesures portant sur plusieurs années, données personnelles ou extraites de travaux de divers auteurs [CASOLI, 1959; COLLARDEAU, 1960; RICHARDOT, 1962]. En effet pour un ruisseau à température variable, une suite de relevés mensuels ne fournit pas une image suffisamment exacte des variations saisonnières de température. C'est la raison pour laquelle cette courbe a été surajoutée aux relevés effectués pendant la période étudiée.

G. pulex est la seule espèce de Gammares présente dans ce ruisseau. Les résultats des dénombrements et leur représentation graphique indiquent nettement l'existence d'une période de repos sexuel dans cette population. Le pourcentage d'individus en précopulation et celui des femelles en état de reproduction ne cessent de décroître durant l'automne pour atteindre un minimum au début de l'hiver. Dès janvier, le taux de reproduction augmente pour atteindre son maximum à la fin du printemps - début de l'été.

La sex-ratio de cette population de *G. pulex* présente de faibles variations au cours de l'année. En automne la proportion des mâles est supérieure à celle des femelles, en hiver le rapport des sexes est voisin de 1, au printemps les femelles sont plus nombreuses que les mâles et en été les mâles sont aussi nombreux ou plus nombreux que les femelles, comme en automne.

Station n° 6 : le Rhône à Lyon. Carte I.G.N., 1/50 000, Lyon, 794,4 × 86,8. Cf. tableau VI et figure 7.

La station choisie est située sur la rive droite du Rhône à Lyon, près du Pont de l'Université. Cette station est maintenant détruite par suite des travaux d'aménagement du Rhône. La température de l'eau y est évidemment variable et, comme pour la station précédente, la courbe représentée sur la figure 7 C est une courbe moyenne des variations saisonnières établie à partir d'enregistrements portant sur plusieurs années¹.

Dans le Rhône à Lyon les deux espèces *G. pulex* et *G. fossarum* coexistent mais la proportion de *G. fossarum* est de beaucoup la plus importante : plus de 90 % des Gammares récoltés. Les populations de Gammares sont beaucoup plus fluctuantes dans un tel

1. Je tiens à remercier M^{me} FONTAINE qui m'a très aimablement permis de consulter les enregistrements de température qu'elle a effectués pendant plusieurs années et m'a permis d'en faire état dans cette publication.

FIG. 6. — Station n° 5 : le Mornantet à Mornant.

Gammarus pulex.

A : courbe n° 1 : pourcentage de femelles en état de reproduction; courbe n° 2 : pourcentage d'individus en précopulation. B : sex-ratio : pourcentage des mâles dans la population. C : variations de la température de l'eau à la station.

FIG. 7. — Station n° 6 : le Rhône à Lyon.

Gammarus fossarum.

A : courbe n°1 : pourcentage de femelles en état de reproduction; courbe n° 2 : pourcentage d'individus en précopulation. B : sex-ratio : pourcentage des mâles dans la population. C : variations de la température de l'eau à la station.

fleuve que dans les ruisseaux étudiés précédemment et les crues nombreuses et importantes perturbent la composition de la faune. C'est précisément à cause des crues que les prélèvements furent moins nombreux et plus irrégulièrement espacés que dans les autres stations.

Comme pour la population de *G. pulex* du Mornantet, on relève une chute du taux de reproduction en automne, une reprise en hiver et un maximum au printemps. L'irrégularité de la courbe correspondant à la proportion des individus accouplés pendant l'été peut être attribuée aux conditions hydrologiques et au petit nombre de relevés effectués. Il n'en demeure pas moins que l'allure générale de cette courbe est comparable à celle obtenue à partir des prélèvements réalisés dans le Mornantet.

La sex-ratio de cette population de Gammares est remarquable : le pourcentage de mâles se situe entre 60 et 70 % de la totalité des individus récoltés, la valeur de la sex-ratio est très inférieure à 1, voisine de 0,5. De plus, aucune variation importante de la valeur de cette sex-ratio n'a été relevée au cours de la période étudiée.

4. — DISCUSSION

De cette étude, il ressort tout d'abord qu'il n'existe aucun décalage des périodes de reproduction de *G. pulex* et *G. fossarum*. Leur rythme de reproduction est tout à fait comparable lorsqu'ils sont soumis aux mêmes conditions écologiques. La diversité des conditions écologiques des stations étudiées permet quelques remarques concernant l'influence de la température et de la photopériode sur le cycle de reproduction.

Les résultats des prélèvements effectués à la station n° 3, dans la galerie de drainage de la Croix-Rousse, peuvent être dissociés de ceux des autres stations. Ce biotope rappelle le milieu hypogé par ses caractéristiques écologiques, en particulier par l'absence d'une photopériode normale. Malgré cette particularité écologique, le rythme de reproduction des Gammares est fort semblable à celui des populations vivant dans un milieu épigé à température constante ou peu variable : aucune période de repos sexuel n'a été mise en évidence. Cette constatation est étonnante lorsque l'on sait que *Niphargus* (Amphipode hypogé) présente un rythme saisonnier des reproduction, avec un maximum en hiver et un minimum en automne [GINET, 1969]. Bien que les données concernant les Gammares soient incomplètes on ne relève cependant pas de différence significative entre les prélèvements effectués d'octobre à janvier et les prélèvements des mois suivants.

Les cinq autres stations peuvent être réparties en deux groupes d'après les variations saisonnières de la température de l'eau. Dans les trois premières stations, ruisseau de La Balme, ruisseau de la Mouche et ruisseau des Vosges, les variations sont très faibles, dans les deux dernières stations, le Mornantet et le Rhône, elles sont au contraire importantes.

Les résultats obtenus ne sont comparables avec ceux des autres auteurs, HYNES [1955] en particulier, que pour les stations du deuxième groupe. Une certaine similitude apparaît : une période de repos sexuel débute en automne et s'achève au début de l'hiver. HYNES constate que « la période de repos sexuel s'achève pendant la période la plus froide de l'année et avant le milieu de l'hiver, de telle sorte que le stimulus qui déclanche la reproduction semblerait être ni un changement de température, ni un changement de la longueur du jour ». Cette conclusion est-elle également applicable aux populations du Mornantet et du Rhône?

Bien que l'influence respective des facteurs température et photopériode soit difficile à dissocier, considérons tout d'abord le facteur température. Au moment de l'entrée en période de repos sexuel, on relève un certain parallélisme entre l'abaissement de température et la décroissance du taux de reproduction. Cette constatation est particulièrement nette si l'on considère la proportion de femelles en état de reproduction dans le Mornantet. Par contre, comme le soulignait déjà HYNES, le déclenchement de la période de reproduction intervient alors que la température de l'eau s'abaisse encore; la proportion d'individus en précopulation et celles des femelles en état de reproduction sont déjà importantes au moment des plus basses températures annuelles, en février. L'intervention du facteur température ne peut donc être invoquée pour cette « reprise » hivernale.

Si l'on met en parallèle les taux de reproduction et les variations saisonnières de la photopériode, il apparaît alors que les plus faibles taux correspondent aux périodes d'éclairement les plus courtes, novembre-décembre (*fig. 6 C*). De même la sortie de la période de repos sexuel correspond à l'accroissement de la longueur du jour. Il existe aussi un certain rapport entre la réduction de la longueur du jour et l'abaissement du taux de reproduction à la fin de l'été.

Comment concilier ces observations? On peut envisager l'existence d'une action synergique des facteurs température et photopériode. L'arrêt de la reproduction serait déterminé en premier lieu par l'abaissement de température, ce dernier étant d'ailleurs plus ou moins concomitant avec la diminution de la longueur du jour. Par contre, la « reprise » de la reproduction serait conditionnée par le changement de photopériode qui deviendrait alors le facteur

déterminant, la température agissant plutôt sur l'intensité de la « reprise », c'est-à-dire sur la pente de la courbe ascendante.

Une telle hypothèse est-elle compatible avec le rythme reproductif observé dans les populations vivant dans des eaux à température constante ou peu variable? Si l'abaissement de température est le facteur déterminant l'apparition d'une période de repos sexuel, il n'est pas étonnant que la reproduction soit continue dans de tels milieux et qu'aucune différence ne se manifeste entre les stations hypogées et épigées à température constante.

Il est d'autre part possible que l'action de ces facteurs soit indirecte plutôt que directe. L'accroissement de la période d'éclairement pourrait par exemple favoriser la croissance des végétaux, algues en particulier, servant de nourriture aux Gammares, ou encore favoriser l'apparition ou la croissance d'autres organismes représentant les proies des Gammares.

La vérification de telles hypothèses ne peut être réalisée que par l'expérimentation au laboratoire. Un essai préliminaire a porté sur une autre espèce, *Gammarus lacustris*, dont les représentants récoltés au début de leur période de repos sexuel sont maintenus en élevage à une température moyenne, 8-9° C. Un premier lot de Gammares était soumis à la photopériode normale, un second lot à une photopériode estivale. La sortie de la période de repos sexuel intervint un mois plus tôt pour les animaux du second lot. Il ne s'agit que d'un essai, les expériences réalisant divers modèles écologiques restent à effectuer.

RÉSUMÉ

Le cycle de reproduction de *Gammarus pulex* et *G. fossarum* a été étudié à partir de prélèvements mensuels effectués dans six stations de la région lyonnaise.

Dans quatre stations la température de l'eau est pratiquement constante ou ne subit que des variations d'amplitude très faible au cours de l'année : la reproduction des Gammares y est continue. Dans les deux autres stations les variations saisonnières de la température de l'eau sont au contraire importantes : les Gammares présentent alors une période de repos sexuel en automne, celle-ci s'achève au début de l'hiver.

L'existence d'un rythme reproductif semble être sous la dépendance d'une action synergique de la température de l'eau et de la photopériode.

THE REPRODUCTIVE CYCLE OF TWO CLOSELY RELATED SPECIES OF AMPHIPODA CRUSTACEA : *GAMMARUS PULEX* AND *G. FOSSARUM*

The reproductive cycle of *G. pulex* and *G. fossarum* was studied by means of monthly samples collected from six stations in the neighbourhood of Lyon.

In four stations, either the water temperature was nearly uniform throughout the year or seasonal variations were restricted to very narrow limits : the reproduction of Gammarids is continuous. In the other two stations, the seasonal variations of water temperature were important : the reproduction ceases in autumn and the resting stage comes to an end in the beginning of winter.

It is suggested that the existence of a reproductive rhythm is due to the synergic influence of water temperature and day-length.

**DER REPRODUKTIONSZYKLUS VON ZWEI ENG VERWANDTEN
AMPHIPODEN KRUSTACEEN-ARTEN : GAMMARUS PULEX
UND GAMMARUS FOSSARUM**

Der Reproduktionszyklus von *Gammarus pulex* und *Gammarus fossarum* wurde an Hand von monatlichen Probennahmen aus 6 Stellen der Gegend Lyons untersucht.

In 4 dieser Untersuchungsstationen ist die Wassertemperatur praktisch konstant oder unterliegt nur sehr schwachen jährlichen Schwankungen : hier ist die Reproduktion der Gammaren kontinuierlich. In den zwei anderen Stationen, sind dem entgegen die jahreszeitlichen Wassertemperschwankungen besonders hoch : hier zeichnen sich die Gammaren durch eine sexuelle Stillstandsperiode aus, die den Herbst überdauert, und bereits am Anfang des Winters beendet ist.

Das Vorhandensein einer rhythmischen Reproduktion scheint demnach von der synergetischen Wirkung der Wassertemperatur und der Photoperiode abzuhängen.

TRAVAUX CITÉS

- BERG (K.). 1948. — Biological studies on the River Susaa. *Folia limnol. scand.*, 4 : 318 pp.
- CASOLI (M. T.). 1959. — Température léthale et réaction à la lumière de quelques larves de Trichoptères. D.E.S. Lyon.
- COLLARDEAU (C.). 1960. — Influence de la température sur la consommation d'oxygène de quelques larves de Trichoptères. D.E.S., Lyon.
- GINET (R.). 1969. — Rythme saisonnier des reproductions de *Niphargus* (Crust. Amphip. hypogé). *Ann. Spéleo*, 24 : 387-397.
- HEINZE (K.). 1932. — Fortpflanzung und Brutpflege bei *Gammarus pulex* L. und *Carinogammarus roeselii* Gerv. *Zool. Jb. (Abt. Zool. Phys.)*, 51 : 397-440.
- HYNES (H. B. N.). 1955. — The reproductive cycle of some british freshwater Gammaridae. *J. Anim. Ecol.*, 24 : 352-387.
- LEHMANN (U.). 1967. — Drift und Populationsdynamik von *Gammarus pulex fossarum* Koch. *Z. Morph. ökol. Tiere*, 60, 227-274.
- MACAN (T. T.) et MACKERETH (T. C.). 1957. — Notes on *Gammarus pulex* in the English Lake District. *Hydrobiol.*, 9 : 1-12.
- REIZER (C.). 1961. — Contribution à l'étude de l'hibernation de *Rivulogammarus pulex pulex* L. *Bull. Inst. agron. Gembloux*, 29 : 150-164.
- RICHARDOT (M.). 1962. — Recherches écologiques et biologiques sur les Ephéméroptères d'un ruisseau temporaire de la région lyonnaise. D.E.S., Lyon.

TABLEAU I. — Détail des prélèvements effectués à la station n° 1, le ruisseau extérieur des grottes de La Balme.

Dates	4 X	22 X	24 XI	31 XII	1 II	7 III	8 IV	4 V	7 VI	8 VII	10 VIII	4 IX	8 X
Total	882	951	438	297	409	316	455	534	405	681	698	839	727
<i>G. pulex</i> .	7	20	18	16	0	3	4	5	12	103	6	9	0
<i>G. fossarum</i>	875	931	420	281	409	313	451	529	393	578	692	830	727
pour <i>G. fossarum</i>													
Mâles	483	504	219	125	128	94	138	193	127	253	351	396	319
Femelles	392	427	201	156	281	219	313	336	266	325	341	434	408
Individus accouplés	388	424	204	100	136	122	98	238	70	144	258	324	392
Individus isolés	487	507	216	181	273	191	353	291	323	434	434	506	335
♀ ovigères isolées	141	173	48	78	162	151	262	215	196	191	150	239	182
♀ sans soies aux oostégites	57	42	51	28	51	7	2	2	35	62	62	33	30
pour <i>G. pulex</i>													
Mâles	6	17	13	12	0	1	3	1	1	64	2	3	0
Femelles	1	3	5	4	0	2	1	4	11	39	4	6	0
Individus accouplés	2	6	4	8	0	0	0	0	2	42	2	2	0
Individus isolés	0	14	14	8	0	3	4	5	10	61	4	7	0
♀ ovigères isolées	0	0	3	1	0	2	1	4	7	16	3	5	0
♀ sans soies aux oostégites	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0

TABLEAU II. — Détail des prélèvements effectués à la station n° 2, le ruisseau de la Mouche.

Dates	4 X	7 XI	7 XIII	8 I	8 II	8 III	17 IV	17 V	14 VI	11 VII	19 VIII	18 IX	11 X
Total	741	406	471	388	394	549	565	919	767	771	733	778	640
<i>G. pulex</i>	39	7	9	9	2	0	1	4	2	2	4	0	0
<i>G. fossarum</i>	702	399	462	379	392	549	664	915	765	769	729	778	640
pour <i>G. fossarum</i>													
Mâles	316	139	191	146	147	177	219	383	292	278	285	316	244
Femelles	386	260	271	233	245	372	445	532	473	491	444	462	396
Individus													
accouplés	296	126	164	120	102	170	276	428	290	204	320	254	240
Individus													
isolés	406	273	307	259	290	379	388	487	475	567	409	524	400
♀ ovigères													
isolées	227	175	170	155	179	264	290	293	310	358	258	288	238
♀ sans soies													
aux oostégites	11	22	19	18	15	23	17	25	18	31	26	47	38
pour <i>G. pulex</i> .													
Mâles	17	3	3	4	1	0	0	1	1	0	0	0	0
Femelles	22	4	6	5	1	0	1	3	1	2	2	0	0
Individus													
accouplés	14	2	0	2	0	0	0	2	0	0	2	0	0
Individus													
isolés	25	5	9	7	2	0	1	2	2	2	0	0	0
♀ ovigères													
isolées	15	3	6	4	1	0	0	0	1	2	1	0	0
♀ sans soies													
aux oostégites	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0

TABLEAU III. — Détail des prélèvements effectués à la station n° 3, le ruisseau des Vosges.

Dates	27 IX	24 X	1 XII	5 I	7 II	13 III	10 IV	16 V	14 VI	10 VII	19 VIII	12 IX	16 X
Total	435	448	298	229	310	390	515	503	620	479	593	661	350
<i>G. pulex</i>	37	163	120	64	67	115	157	93	110	60	138	144	27
<i>G. fossarum</i>	398	285	178	165	243	275	358	410	510	419	455	517	323
pour <i>G. fossarum</i>													
Mâles	134	130	57	62	86	129	181	198	267	227	314	328	188
Femelles	264	155	121	103	157	146	177	212	243	192	141	189	135
Individus accouplés	76	114	60	74	76	128	238	218	288	176	118	220	184
Individus isolés	322	171	118	91	167	147	120	192	222	243	337	297	139
♀ ovigères isolées	188	96	91	65	112	72	53	96	88	81	67	54	27
♀ sans soies aux oostégites	38	2	0	1	7	10	5	7	11	23	15	25	16
pour <i>G. pulex</i>													
Mâles	11	70	39	33	23	42	74	24	46	25	68	57	16
Femelles	26	93	81	31	44	73	83	69	64	35	70	87	11
Individus accouplés	10	68	40	36	16	40	134	32	42	12	52	56	10
Individus isolés	27	95	80	28	51	75	23	61	68	48	86	88	17
♀ ovigères isolées	16	57	58	11	33	51	13	50	41	26	42	36	2
♀ sans soies aux oostégites	5	2	3	2	3	2	3	3	2	3	2	23	4

Dates	2 X	2 XI	20 XII	9 I	7 II	9 III	18 IV	17 V	17 VI	30 VII	31 VIII	26 IX
Total	127	215	211	233	190	238	288	284	268	61	35	32
Mâles	70	112	98	128	108	121	148	140	132	31	14	8
Femelles	57	103	113	105	82	117	140	144	136	30	21	24
Individus accouplés	46	98	98	84	92	98	142	108	150	22	20	12
Individus isolés	81	117	113	149	98	140	146	176	118	39	15	20
♀ ovigères isolées	12	35	32	49	20	45	52	76	35	4	5	11
♀ isolées non ovigères	22	19	32	14	16	23	17	14	26	15	6	7

Dates	5 X	26 X	7 XII	4 I	15 II	8 III	17 IV	17 V	14 VI	10 VII	22 VIII	16 IX	11 X	15 XI
Total	473	208	206	314	279	449	470	535	525	354	274	470	436	355
Mâles	273	126	110	161	139	212	183	257	264	170	185	266	306	216
Femelles	200	82	96	153	140	237	287	278	261	184	89	204	130	139
Individus accouplés	28	4	6	96	150	132	202	250	242	186	100	224	98	40
Individus isolés	445	204	200	218	129	317	268	285	283	168	174	246	338	315
♀ ovigères isolées	155	38	5	18	26	105	146	116	109	80	27	57	63	32
♀ sans soies														
aux oostégites	31	42	88	87	39	66	40	37	31	10	12	35	18	87

TABLEAU VI. — Détail des prélèvements effectués à la station n° 6, le Rhône à Lyon.

Dates	1 X	29 X	8 XII	18 I	7 II	20 IV	20 V	30 VII	24 IX	28 X
Total	484	482	223	155	451	170	373	113	559	537
<i>G. pulex</i>	39	18	7	9	42	28	23	3	25	25
<i>G. fossarum</i>	445	464	216	146	409	142	350	110	534	512
	<i>pour G. fossarum</i>									
Mâles	290	279	157	99	239	94	220	71	354	348
Femelles	155	185	59	47	170	48	130	39	180	164
Individus accouplés	106	30	40	52	192	40	168	32	202	100
Individus isolés	339	434	176	94	217	102	182	78	332	412
♀ ovigères isolées	85	77	18	14	56	25	24	14	50	59
♀ sans soies aux oostégites	17	93	21	7	18	3	22	9	29	55
	<i>pour G. pulex</i>									
Mâles	20	8	7	6	16	19	9	1	16	15
Femelles	19	10	4	3	26	9	14	2	9	10
Individus accouplés	2	0	0	0	10	6	6	0	2	2
Individus isolés	37	18	7	9	32	22	17	3	23	23
♀ ovigères isolées	14	2	2	0	13	5	7	1	2	4
♀ sans soies aux oostégites	4	8	2	3	8	1	4	1	6	5