CYCLE DE REPRODUCTION DE DEUX ESPECES PARENTES DE GAMMARUS DU LIBAN [CRUSTACES, AMPHIPODES]

par N. J. ALOUF¹

Le cycle de reproduction de deux Gammares apparentés au groupe *pulex* semble être en rapport avec le cycle annuel des eaux de pluie. Ces deux espèces préfèrent les eaux calmes des sources. La composition des populations varie d'une station à une autre en fonction de certains facteurs, tels que température, débit et présence humaine.

The reproductive cycle of two related species of *Gammarus* [Crustacea, Amphipoda] from the Lebanon

The reproductive cycle of two *Gammarus* species related to *Gammarus pulex* group depends mainly on rainfall. These two species seem to prefer the calm water of springs. The composition of the population varies from one station to another depending on certain factors such as temperature, water flow and human activities.

1. — INTRODUCTION

Les travaux de Berg (1948), de Hynes (1955), de Macan et Mackereth (1957) et de Roux (1970) sur la biologie de *Gammarus pulex* L. ont montré que le cycle de reproduction de cette espèce présente une période de repos sexuel dont l'importance va de pair avec la latitude. « L'arrêt de la reproduction serait déterminé, en premier lieu, par l'abaissement de la température... La « reprise » ... serait conditionnée par le changement de la photopériode » (Roux 1970). Cette hypothèse expliquerait l'absence d'une période de repos sexuel dans les stations à faible amplitude thermique. Le cycle de reproduction de *Gammarus fossarum* Koch présente les mêmes variations que celui de *G. pulex* (Roux 1970).

Quelle est l'activité sexuelle des Gammares dans une région de plus faible latitude à climat méditerranéen, où l'hiver est très arrosé et l'été absolument sec ? Observe-t-on les rythmes de *G. pulex* et *G. fossarum*, ou bien y a-t-il d'autres modalités ? Enfin, y a-t-il des corréla-

1. Travail subventionné par le Conseil National de la Recherche Scientifique du Liban. Université Libanaise, Faculté des Sciences, Hadath-Beyrouth, Liban.

tions entre cette activité, la densité des femelles ovigères et la maturation des jeunes ?

FIG. 1. — Carte de la région étudiée.

2. — MATERIELS ET METHODES

Des prélèvements mensuels de toute la faune benthique sont effectués dans six stations situées sur quatre cours d'eau débouchant dans la plaine intérieure, la troisième semaine du mois pour la station 4 et la première semaine pour toutes les autres stations (fig 1). Le moyen de récolte est un filet de Surber de 0,1 m² de surface et envi-

ron trois mailles par mm. L'échantillon prélevé est mis directement dans l'alcool, le tri est effectué au laboratoire, les animaux sont conservés dans l'alcool à 70° glycérimé. La température de l'eau est relevée à chaque visite. On rencontre *Gammarus syriacus* Chevreux, 1895 dans la partie aval des cours d'eau et *Gammarus laticoxalis* Karaman et Pinkster, 1977 dans la partie amont. Ces deux espèces correspondent à la description donnée par Karaman et Pinkster (1977), sauf pour les plaques épimérales II et III qui ont le bord inféro-postérieur pointu et les trois premiers articles de AI qui sont dans des rapports différents de ceux de la localité type. Les Gammares sont mesurés, de la base de l'antenne I jusqu'au telson, et dénombrés de la façon suivante :

- ♀ a femelles possédant des soies à leurs oostégites ; elles sont considérées comme en état de reproduction.
- ♀ r femelles sans soies aux oostégites ; elles sont considérées comme en état de repos sexuel. Ne sont prises en considération que celles dont la taille est égale ou supérieure à celle de la plus petite femelle en état de reproduction.
- ♂ mâles dont la taille est égale ou supérieure à celle de la moyenne des femelles. Ils sont considérés, arbitrairement, comme adultes.
- Tous les autres Gammares sont considérés comme juvéniles ; ils ont été dénombrés sans être mesurés.

Ces données permettent de déterminer :

1. Le pourcentage de femelles en état de reproduction par rapport au total des femelles ;
2. La proportion des femelles ♀ a par rapport au total des Gammares ;
3. Le sex-ratio $\frac{\text{♀ a} \times 100}{\text{♀ a} + \text{♂}}$;
4. La taille moyenne et la densité mensuelle des adultes, surtout des femelles ♀ a.

3. — RESULTATS

3.1. Exsurgence Bardauni

Station n° 1 : Carte au 1/50 000^e, feuille de Zahlé, X : 1 632, Y : 2 164, Z : 1 290 m (fig. 1).

Les points de sortie de l'eau se trouvent disséminés sur une surface d'environ 500 m². La zone est aménagée en café-restaurant. Un premier prélèvement est fait près d'un point de sortie d'eau isolé et à faible débit et un autre dans un canal de collecte (en juillet et août 1974 et en 1975). La durée des prospections couvre une année

climatique et demie. Les températures extrêmes observées sont 7,2 °C en juin et 8,8 °C en janvier 1975. *G. laticoxalis* est la seule espèce présente dans cette station. Les deux points de prélèvement seront considérés comme une seule station.

FIG. 2. — Courbes relatives à l'exsurgence Bardauni (*G. laticoxalis*). — A - Lignes verticales : pluviosité journalière en mm (source : service de météorologie nationale). Tireté : sex-ratio. Trait épais : taux de femelles gravides. Traits verticaux en tirets : erreurs standard $P = 95\%$. — B - Nombre d'adultes capturés par prélèvement. Ligne continue : nombre de femelles en activité sexuelle. En pointillé : nombre de mâles. — C. - Taille moyenne mensuelle. Ligne continue : taille moyenne des femelles en activité sexuelle. En pointillé : taille moyenne des mâles.

Le pourcentage de femelles en état de reproduction ne descend pas au-dessous de 50 % du total des femelles. On observe deux périodes à

taux élevé, la première de novembre jusqu'en mars et la seconde en mai (fig. 2). Le sex-ratio de l'ensemble des récoltes, 699 ♀ a et 684 ♂, est de 50. Les valeurs mensuelles évoluent en dents de scie. La taille moyenne des femelles est de $9,91 \pm 0,08$ mm (erreur standard), celle des mâles $12,16 \pm 0,11$ mm. La taille moyenne mensuelle est minimale en hiver et maximale en été. La proportion des femelles en activité sexuelle par rapport au total des Gammares est faible, elle oscille autour du dixième ; les moyennes des mois d'automne et de juin 1975 sont supérieures à cette valeur et celles des mois d'avril 1974 et de l'été 1975 lui sont inférieures. La densité des femelles dans la station augmente durant les mois à activité sexuelle intense et diminue le reste du temps. Cette évolution du nombre des Gammares se remarque, bien qu'il y a des mois à un seul prélèvement et d'autres à deux.

La reproduction des Gammares s'est ralentie en été jusqu'à un arrêt en septembre 1974. Cet arrêt reste, toutefois, à confirmer, car nous pensons qu'il est une conséquence de l'activité humaine. En outre, un seul prélèvement a été fait.

Les périodes d'activité sexuelle intense semblent dépendre des précipitations atmosphériques, pluies et rétention nivale, et de la photopériode. La température, vu la faible amplitude thermique, n'a pas ici un rôle inhibiteur (Roux 1970). Le maintien du taux de reproduction à un niveau relativement élevé serait dû à l'interaction de tous les facteurs précédemment cités.

3.2. Ruisseau Shtaura, la source

Station n° 2 : Carte au 1/50 000^e, feuille de Zahlé, X : 1 612, Y : 2 094, Z : 938 m.

La source jaillit dans un conglomérat dont le diamètre des pierres oscille autour de 15 cm. Le point de prélèvement est à quelques mètres du point de sortie de l'eau. La température est stable, les extrêmes sont de 12 °C en mars et de 15 °C en septembre 1975. *G. laticoxalis* est, pratiquement, la seule espèce rencontrée.

Cette station a été prospectée de juin 1973 jusqu'en octobre 1975. Le nombre de Gammares adultes capturés par prélèvement varie suivant un rythme annuel qui semble en relation avec le régime des précipitations atmosphériques (fig. 3). Les premières pluies de l'automne entraîneraient les Gammares vivant dans le karst, ainsi que d'autres formes vivantes (Décamps et Rouch 1973), vers l'extérieur ; ils réapparaissent dans la source. La récolte d'octobre 1973 était de 34 adultes, celle de novembre fut de 554 adultes. Cette augmentation brusque ne peut être due qu'au fait qu'il y a eu 50 mm de précipitation atmosphérique le trente du mois précédent. Les récoltes des mois d'octobre, novembre et décembre 1974 étaient de 44, 136 et 326 Gammares adultes, respectivement. La hauteur des pluies était de 11,4 mm pour le

2 novembre et de 51,3 mm pour les 22, 23 et 24 du même mois. La densité des Gammares adultes se maintient en hiver, la baisse s'amorce au printemps, continue en été et prend fin avec les premières pluies. La proportion des adultes par rapport au total des Gammares est élevée, elle oscille autour des 2/5.

FIG. 3. — Courbes relatives à la source Shtaura (*G. laticoxalis*). — A Lignes verticales: pluviosité journalière en mm (source: service de météorologie nationale). Tireté: sex-ratio. Trait épais: taux de femelles gravides. — B - Nombre d'adultes capturés par prélèvement. Ligne continue: nombre de femelles en activité sexuelle. En pointillé: nombre de mâles. Les flèches du bas indiquent les premières pluies et leur importances; celles du haut, les variations du nombre. — C - Taille moyenne mensuelle. Ligne continue: taille moyenne des femelles en activité sexuelle. En pointillé: taille moyenne des mâles. Les flèches indiquent les variations de la taille moyenne.

La taille moyenne des mâles est de $11,44 \pm 0,07$ mm. La taille moyenne des femelles est de $9,34 \pm 0,03$ mm; elle baisse en hiver et

augmente en été. Ainsi, elle est de 9,8 mm en été 1973 et 9,2 en hiver ; 9,4 en été 1974 et de 8,9 en hiver. Enfin, elle est de 9,8 mm en été 1975. Donc, la taille moyenne et la densité évoluent inversement l'une à l'autre. Cette évolution est due soit à ce que la pluie entraîne les petits, vivant dans les karsts, plus que les grands ; soit à ce que les précipitations atmosphériques charrient des matières nutritives permettant de nourrir un plus grand nombre de Gammarus et de provoquer une maturation accélérée des jeunes, ce qui s'accorde avec l'hypothèse de Macan et Mackereth (1957), « Population density... depends on the amount of cover available and on the amount of food ». Ou bien, on a les deux possibilités ensemble.

Le pourcentage moyen des femelles en état de reproduction est de 82 % du total des femelles. Les valeurs des mois de juin et de juillet 1973, des sept premiers mois de 1974 et de la période allant de février jusqu'en juin 1975, sont supérieures à cette moyenne. L'activité sexuelle est intense en hiver, le maximum est atteint au printemps ; le ralentissement s'amorce en été et continue en automne jusqu'aux nouvelles pluies. Ce cycle se rapproche de celui du mollusque *Limnaea exerta* qui cesse de se reproduire durant la saison sèche dans la rivière Kibibi en Uganda (Cridland 1958, in Hynes 1970). L'effet des précipitations atmosphériques sur le taux des femelles gravides apparaît deux ou trois mois plus tard, ce qui rappelle les observations faites par Ginet (1969) sur les *Niphargus*.

Le sex-ratio de l'ensemble des récoltes, 2 426 ♀ a et 1 635 ♂, est de 59,7. Les valeurs mensuelles oscillent autour de ce chiffre et évoluent en dents de scie. L'alternance des valeurs supérieures et inférieures à la moyenne s'observe aussi bien en période d'activité sexuelle intense qu'en période de faible activité. Les changements du sex-ratio, du moins dans cette station, ne semblent donc pas sous la dépendance des facteurs contrôlant cette activité.

Le cycle de reproduction de *G. laticoxalis* à Shtaura semble surtout tributaire, comme à Bardauni, du régime des pluies. Le changement de la photopériode maintiendrait le rythme hivernal jusqu'en été et l'instauration de la saison sèche entraîne le ralentissement, quoique tout relatif, de l'activité sexuelle. La fin de l'été peut être considérée comme critique, surtout si les pluies de l'automne tardent à venir. Le rythme de l'activité sexuelle se ralentit à cause du tarissement des ressources alimentaires. La diminution du débit du cours d'eau permet à *G. syriacus* de remonter en amont et de coloniser cette station. Des individus appartenant à cette dernière espèce ont été rencontrés en août, septembre, octobre et décembre 1973, en septembre 1974 ainsi qu'en juillet et septembre 1975, périodes pendant lesquelles le taux de femelles ovigères *G. laticoxalis* est relativement bas. Le prélèvement du mois de juin 1974, caractérisé par la capture d'un grand nombre de Gammarus, semble être dû au hasard.

3.3. Ruisseau Shtaura

Station n° 3 : le cours d'eau à 1 km de la source.

La température varie de 12,5 à 15 °C. La partie prospectée paraît être colonisée par *G. laticoxalis* exclusivement. La station a été prospectée en 1974 et en 1975, les récoltes ont donné 176 ♀ a, 94 ♀ r de taille supérieure à 7 mm et 181 ♂.

	hiver	printemps	été	automne	hiver	printemps	été (2 récoltes)
♀ a	12	11	28	30	58	31	6
♀ r	7	12	17	21	15	16	6
♂	5	13	36	27	62	33	5

Le pourcentage total de femelles en état de reproduction est de 65 %. Le sex-ratio total est de 49. La taille moyenne des mâles est de 11,9 mm, celle des femelles est de $9,5 \pm 0,2$ mm ; la proportion de ces dernières, par rapport au total des Gammares, est toujours faible, comme dans l'exsurgence Bardauni. La reproduction paraît continue dans cette station, bien que la densité et le taux des femelles soient plus faibles que dans la source. Mais, comme le nombre de femelles est faible, toutes les hypothèses restent à vérifier.

3.4. Ruisseau Shtaura

Station n° 4 : le cours d'eau à 3 km de la source.

Cette station a été prospectée en 1973 et 1974. Le ruisseau est déjà pollué. Une petite source qui héberge *G. syriacus* débouche au voisinage du lieu des prélèvements. On rencontre, dans le ruisseau, les deux espèces *G. laticoxalis* et *G. syriacus*, en très faible nombre : une vingtaine d'individus au total, en majorité des *G. syriacus*. La température de l'eau est de 14-16 °C.

3.5. Exsurgence Shamsine

Station n° 5 : Carte au 1/50 000^e, feuille de Rachaya Nord, X : 1 708, Y : 2 005, Z : 871 m.

La source jaillit au pied de l'Anti-Liban, au contact de la plaine intérieure ; deux points de prélèvement ont été choisis, le premier à 1 ou 2 mètres du point de sortie de l'eau, le second à une centaine de mètres plus loin dans une sorte de mare. La température est stable, les extrêmes observés sont 14,8 et 15,8 °C (Alouf 1977). *G. syriacus* se rencontre seul dans cette station.

Quelques familles de bédouins s'installèrent près des sources durant

la seconde moitié de l'année 1974. Ce campement bédouin bouleversa la zone prospectée : rejet de déchets, transformation des sources en bassins temporaires, etc., ce qui se répercuta sur le peuplement. 239 ♀ a furent capturées, dans les sources, durant les 4 premiers mois de 1974 et, seulement, 74 ♀ a le reste de l'année. Les récoltes de l'hiver étaient de 143 ♀ a en 1974 et de 19 ♀ a en 1975. A partir de 1975, un seul prélèvement fut fait dans la région des sources, avec un changement de technique pour augmenter le nombre d'animaux capturés. Les deux prélèvements seront considérés comme un seul pour l'étude de l'activité sexuelle, du sex-ratio mensuel et de la taille moyenne.

Cette station fut prospectée de janvier 1974 à septembre 1975, et en novembre 1975. La reproduction est continue, le pourcentage de femelles ovigères est supérieur à 90 % durant les 4 premiers mois 1974 ; l'activité sexuelle ralentit un peu à partir de mai, jusqu'en septembre ; le taux oscille autour de 70 % ; une reprise s'annonce à partir d'octobre et le taux de 90 % est atteint en novembre. L'activité ne se maintient pas à ce niveau, une chute progressive amène ce taux à 33,4 % en mars 1975. L'activité sexuelle reprend à partir de juin et le pourcentage de femelles ovigères est supérieur à 80 % jusqu'en novembre (fig. 4).

Les différences entre l'hiver 1974 et l'hiver 1975 semblent dues à l'action humaine. Les bédouins avaient jeté une grande quantité de pommes de terre pourries et installé leur bétail près du point de sortie de l'eau, ce qui s'est répercuté sur la reproduction des Gammares. Les bédouins ayant quitté la région à la suite de l'insécurité, le milieu retrouva un certain équilibre, ce qui explique la reprise de l'activité sexuelle des Gammares à partir du mois de mai.

Le sex-ratio est de 67 dans la région des sources et de 49 dans la mare. Le sex-ratio global est de 63. Les valeurs mensuelles sont supérieures ou inférieures à cette moyenne selon que la majorité des Gammares a été capturée dans l'un ou l'autre des lieux de prélèvement, avec, toutefois, des exceptions.

La taille moyenne des mâles est de 15 mm, celle des femelles en activité sexuelle est de $11,7 \pm 0,1$ mm. La proportion de ces femelles par rapport au total des Gammares oscille autour de la moitié dans la zone des sources et du dixième dans la mare.

La reproduction des Gammares dans cette station paraît continue, avec un taux de femelles gravides maximal en hiver et minimal en été. Les résultats de mars 1975 sont considérés, pour le moment, comme un accident d'origine humaine. L'appauvrissement de l'eau de la source en matières nutritives, durant la saison de sécheresse, est compensé par l'enrichissement de la mare, par suite du changement de la photopériode, en flore et en faune. La majeure partie des Gammares est capturée dans les sources en hiver et dans la mare en été.

FIG. 4. — Courbes relatives à l'exurgence Shamsine (*G. syriacus*). — A - Lignes verticales : pluviosité journalière en mm (source : service de météorologie nationale). Trait fin : sex-ratio. Trait épais : taux de femelles gravides. — B - Taille moyenne mensuelle. Ligne continue : taille moyenne des femelles en activité sexuelle. En pointillé : taille moyenne des mâles.

3.6. Source Baraka

Station n° 6 : Carte au 1/50 000^e, feuille de Zahlé, X : 1 602, Y : 2 083, Z : 917 m.

La source est située dans la plaine. A ce niveau, un café-restaurant a été installé et le milieu est perpétuellement perturbé durant la saison chaude. La température de l'eau oscille entre 11,4 °C en hiver et 15,8 °C en été. *G. syriacus* est, pratiquement, la seule espèce rencontrée dans cette station qui n'a été prospectée qu'en 1974.

Le pourcentage de femelles en état de reproduction atteint un maximum de 95 % du total des femelles durant la seconde moitié de l'hiver pour devenir très bas en été ; l'activité sexuelle reprend avec les pluies de l'automne. Le sex-ratio est élevé, avec 175 ♀ et 155 ♂ en hiver et est très bas le reste de l'année. La taille moyenne des mâles est de 14 mm, celle des femelles est de 12 mm. La proportion des

femelles ovigères par rapport au total des Gammarus oscille autour du tiers en hiver et est inférieure au dixième le reste de l'année (fig. 5).

FIG. 5. — Courbes relatives à la source Baraka (*G. syriacus*). — Trait fin : sex-ratio. Trait épais : taux de femelles gravides.

Cette station, située à 1,5 km de la source Shtaura, subit le même régime de pluies. Elle en diffère, toutefois, par sa situation géographique : Shtaura est sur le versant du Mont Liban, Baraka est dans la plaine ; la première source est assez puissante pour engendrer un ruisseau de 1-2 mètres de largeur, la seconde n'engendre qu'un mince filet d'eau ne dépassant pas quelques dizaines de centimètres de largeur.

La reproduction de *G. syriacus*, dans cette station, subit au printemps et en été un ralentissement dont les causes peuvent être d'origine humaine ou propres au rythme biologique de la population. Le ralentissement est accompagné, en avril, par la présence de *G. laticoxalis*. Cette phase d'expansion de *G. laticoxalis* semble facilitée, ou rendue possible, par le recul de *G. syriacus*. Les conditions s'y prêtent, les eaux souterraines, provenant de la fonte des neiges, réapparaissent à cette époque. Une collecte, en juillet 1975, avait pour but de vérifier si l'abondance relative de juillet 1974 était due au hasard ou bien au rythme biologique de l'espèce. La collecte contenait

180 ♀ a de 13 mm de taille moyenne, 50 ♀ r et 207 ♂ de 16 mm de taille moyenne. Ce résultat, apparemment différent de celui de l'année précédente, semble dû à la pluviosité plus importante en 1975 et, ou, à l'état d'insécurité qui a sévit dans le pays. Nous pensons que le second de ces facteurs est plus important car le milieu n'était pas perturbé par manque de visiteurs et de pique-niques.

4. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les Gammare du Liban, du moins ceux qui habitent les sources, ont un rythme biologique qui ne peut être dû aux variations thermiques car l'amplitude maximale observée n'est que de 1 °C à Shamsine, 1,6 °C à Bardauni, 3 °C à Shtaura et de 4,4 °C à Baraka et les périodes de reproduction intense correspondent aux mois où la température s'abaisse (Shamsine et Baraka) ou même tantôt où elle s'élève et tantôt où elle s'abaisse, comme à Bardauni.

L'origine du rythme ne peut être non plus la photopériode, car le ralentissement de la reproduction s'amorce avant l'équinoxe d'automne (parfois avant le solstice d'été) et la reprise a lieu avant le solstice d'hiver. Toutefois, la photopériode serait responsable du maintien de l'activité sexuelle à un niveau élevé au printemps ou en été, selon les stations.

L'eau de pluie pourrait être le principal facteur intervenant dans le cycle de reproduction des Gammare au Liban. Elle déclenche l'activité sexuelle et la maintient à un niveau élevé. Le stimulus déclencheur ne peut être que les matières nutritives charriées en surface par l'eau de ruissellement, après la période de sécheresse estivale. Ce rythme annuel rapproche la périodicité des Gammare, sujet de la présente étude, de celle des invertébrés du milieu souterrain (Turquin 1975 a et 1975 b).

L'éventail de taille des femelles en activité sexuelle de *laticoxalis* va de 7 à 13 mm, aussi bien à Bardauni qu'à Shtaura. La composition, en pourcentage, des deux populations, en classes de 1 mm, est la suivante :

	7 mm	8 mm	9 mm	10 mm	11 mm	12 mm	13 mm
Shtaura	0,5	15,0	42,8	33,8	7,3	0,6	0,0
Bardauni	0,7	10,3	25,4	33,5	21,8	6,5	1,6

L'éventail de taille des femelles *syriacus* va de 9 à 16 mm à Shamsine et de 9 à 16 mm à Baraka (de 9 à 17 mm si on y inclut les récoltes de 1975). La composition, en pourcentage, est la suivante :

	9 mm	10 mm	11 mm	12 mm	13 mm	14 mm	15 mm	16 mm	17 mm
Shamsine	1,9	15,2	28,2	31,5	16,1	5,2	1,8	0,1	
Baraka	1,2	2,3	28,5	40,7	19,2	5,8	1,7	0,6	
Bar. 74-75	0,6	1,1	17,1	35,2	24,7	11,9	6,8	2,3	0,3

Pour *laticoxalis*, les femelles de petite taille sont plus rares à Bardauni et le sex-ratio passe de 60 à Shtaura à 50 à Bardauni. Le même phénomène s'observe pour *syriacus*, le sex-ratio passe de 63 à Shamsine à 53 à Baraka. Quelle en est la raison ? Nous avons pensé, dans un premier temps, que les différences de tailles relevées entre ces populations étaient dues à la cohabitation des deux espèces à Bardauni et à Baraka ; la raréfaction d'une certaine partie de la population serait un moyen d'isolement vis-à-vis de l'autre espèce.

Mais, il est aussi possible de considérer que la température est responsable de l'augmentation de la taille (Thibault 1971), ce qui concorderait avec les observations de Berg (1948) relatives à *G. pulex* dans la rivière Susaa : le froid ralentit l'activité sexuelle, ce qui se traduit par un accroissement de la taille. La température de l'eau à Bardauni est de 7° plus basse qu'à Shtaura.

La baisse de température provoque l'augmentation de la taille en retardant, ou en ralentissant, l'activité sexuelle. Si d'autres raisons retardent cette activité, ne doit-on pas observer les mêmes effets ? Le pourcentage de femelles en activité sexuelle est de 82 % à Shtaura de 70 % à Bardauni. Les conditions écologiques *in toto* sont plus favorables à *G. laticoxalis* à Shtaura qu'à Bardauni. Ceci est vrai pour la taille moyenne comme pour le sex-ratio. De là on peut émettre l'hypothèse que le tassement vers les petites tailles est un indice d'approche d'un certain optimum écologique, de même que l'élévation du sex-ratio et du pourcentage de femelles gravides. Cette hypothèse n'est valable, pour le moment, que pour *G. laticoxalis*, si, toutefois, cette espèce est monotypique. Les données concernant *G. syriacus* ne sont pas suffisantes pour affirmer ou infirmer cette hypothèse.

L'évolution de la densité des Gammarus est sous la dépendance des précipitations atmosphériques qui interviennent sous la forme de pluie à Shtaura et de pluie et rétention nivale à Bardauni. Ainsi, la densité maximale s'observe à la fin de l'automne et au début de l'hiver à Shtaura, en hiver et en mai-juin à Bardauni. L'abondance des matières nutritives, véhiculées par les eaux des précipitations atmosphériques, augmente les chances de survie et par suite les chances de rencontrer le partenaire, quels que soient la nature et le mode d'action de l'hormone sexuelle (Hammoud 1975). Ce phénomène est plus difficile à observer sur *G. syriacus* à cause de l'interférence de la population *s.l.* avec les facteurs écologiques.

L'évolution mensuelle du sex-ratio est en dents de scie, aussi bien en été qu'en hiver. L'hypothèse selon laquelle cette évolution serait liée aux conditions du milieu, telles que la température (Hynes 1955), s'avère insuffisante. L'origine de ces variations devra être cherchée ailleurs, surtout que le sex-ratio total varie d'une station à une autre ; 60 à Shtaura et 50 à Bardauni ; 63 à Shamsine et 52 à Baraka. Ces rapports reflèteraient l'équilibre nécessaire entre mâles et femelles pour que l'espèce se reproduise dans la région. L'équilibre optimal serait celui qui s'établit entre un minimum d'adultes en vue d'avoir le maximum de progéniture. Cet équilibre sera rencontré, pour les stations étudiées, à Shtaura et Shamsine.

REMERCIEMENTS

M. Roux a bien voulu relire le présent travail et suggérer les corrections nécessaires. M. Iskandarani m'a aidé dans les prises d'échantillons et le tri. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma gratitude.

TRAVAUX CITES

- ALOUF (N.J.). 1977. — Nouvelles données sur l'écologie et la biogéographie de *Niphargus nadarini* Alouf (Crustacés, Amphipodes). *Int. J. Speleol.*, 9 : 59-63.
- BERG (K.). 1948. — Biological studies on the river Susaa. *Folia Limnol. Scand.*, 4 : 318 p.
- CHEVREUX (E.). 1895. — Amphipodes terrestres et d'eau douce provenant du voyage en Syrie du Dr Th. Barrois. *Revue Biol. Nord France*, 7 (4-5) : 154-164.
- CRIDLAND (C.C.). 1958. — Ecological factors affecting the numbers of snails in a permanent stream. *J. Trop. Med. Hyg.*, 60 : 1-7.
- DÉCAMPS (H.) et ROUCH (R.). 1973. — Recherches sur les eaux souterraines - 19 - Le système karstique du Baget. I. Premières estimations sur la dérive des invertébrés aquatiques d'origine épigée. *Ann. Spéléol.*, 28, 1 : 89-110.
- GINET (R.). 1969. — Rythme saisonnier des reproductions de *Niphargus* (Crust. Amphip. hypogé). *Ann. Spéléol.*, 24 : 387-397.
- HAMMOUD (W.). 1975. — Contribution à l'étude éthologique et biochimique de la reconnaissance sexuelle chez les Gammarus du groupe *pulex* (Crustacés Amphipodes). Thèse Doctorat de spécialité. Lyon, 106 p.
- HYNES (H. B. N.). 1955. — The reproductive cycle of some British freshwater Gammaridae. *J. Anim. Ecol.*, 24 : 352-387.
- HYNES (H. B. N.). 1970. — *The Ecology of running waters*. Liverpool University Press, Liverpool, 555 p.
- KARAMAN (G. S.) et PINKSTER (S.). 1977. — Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea Amphipoda). Part I. *Gammarus pulex*-group and related species. *Bijdr. Dierk.*, 47 (1) : 1-97.
- MACAN (T. T.) et MACKERETH (T. C.). 1957. — Notes on *Gammarus pulex* in the English Lake District. *Hydrobiol.*, 9 : 1-12.

- ROUX (A. L.). 1970. — Le cycle de reproduction de deux espèces étroitement parentes de Crustacés Amphipodes : *Gammarus pulex* et *G. fossarum*. *Annls Limnol.*, 6 (1) : 27-46.
- THIBAUT (M.). 1971. — Ecologie d'un ruisseau à truites des Pyrénées, le Lissuraga. II. Les fluctuations thermiques de l'eau : répercussion sur les périodes de sortie et la taille de quelques éphéméroptères, plécoptères et trichoptères. *Ann. Hydrobiol.*, 2 (2) : 241-274.
- TURQUIN (M. J.). 1975 a. — Incidence des biocénoses terrestres sur le rythme de ponte de l'Amphipode troglobie *Niphargus*. *Bull. Soc. Zool. France*, 100 (2) : 169-176.
- TURQUIN (M. J.). 1975 b. — Cycle biologique et rythme de ponte chez les crustacés aquatiques troglobies. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 280, série D : 2033-2036.
-