

## LES AMPHIPODES DE LA FAUNE NUTRITIVE DES EAUX DOUCES FRANÇAISES

par ANDRÉ PACAUD

Docteur ès sciences,  
Assistant à la Sorbonne.

---

On sait que les « Crevettes d'eau douce », ou Amphipodes gammaridae de nos ruisseaux et de nos lacs, constituent un élément fondamental pour la production piscicole. Aussi leur aspect est-il familier à tous les pêcheurs. Mais la connaissance plus précise de leur biologie et de leur distribution est nécessaire au pisciculteur, ainsi qu'à l'Officier des Eaux et Forêts désireux de contrôler et d'améliorer la nourriture naturelle des Poissons.

Le grand public croit encore volontiers qu'il n'existe communément chez nous qu'une seule espèce de Crevette d'eau douce, la vulgaire « Crevette des ruisseaux », ou *Gammarus pulex* (L.). Or, il y en a plusieurs autres, qu'un examen quelque peu attentif permet d'ailleurs souvent de distinguer même à l'œil nu. Chacune de ces espèces a un centre de dispersion géographique et des exigences biologiques propres. Bien plus, on sait actuellement que la Crevette des ruisseaux elle-même présente des sous-espèces ou des formes locales multiples dont l'étude plus approfondie s'avère particulièrement importante des points de vue théorique et pratique. Il apparaît en effet que ces diverses formes locales peuvent correspondre, au moins en partie, à des habitats différents, et présenter des exigences particulières. Des recherches très détaillées ont été effectuées à cet égard depuis une quinzaine d'années dans un grand nombre de pays, notamment en Russie, dans les Balkans, dans toute l'Europe centrale ; il est certain que leurs résultats démontrent la nécessité de réviser les données analogues pour la France et d'en multiplier le nombre. Une telle étude dépasserait naturellement de beaucoup le cadre du présent article. Je m'efforcerai simplement ici de donner un aperçu de la question, telle qu'elle se présente à la lumière des derniers documents qui nous soient parvenus. Dans ce but, et avant d'aborder les considérations biologiques proprement dites, il est nécessaire de dire quelques mots de la classification des espèces considérées.

I. — ÉTAT ACTUEL DE LA SYSTÉMATIQUE DE NOS GAMMARIDAE D'EAU DOUCE.

Si l'on se réfère à la classification adoptée par CHEVREUX et FAGE (Amphipods, in : Faune de France, t. IX, 1925) et encore utilisée dans le dernier travail important publié en France sur les Gammariens (M<sup>me</sup> LE ROUX, 1937), les Gammares de nos eaux douces appartiennent à sept espèces, réparties en trois genres distincts, — *Gammarus* Fabricius, — *Echinogammarus* Stebbing, — *Carinogammarus* Stebbing. A la suite des recherches effectuées à l'étranger durant les dernières années, divers remaniements de cette classification ont été proposés, tendant d'abord à démembrer l'ancien genre *Gammarus* Fabricius en plusieurs, tels que *Rivulogammarus*, *Ostiogammarus*, etc.; puis au contraire plus récemment, à intégrer ces nouvelles subdivisions (avec quelques autres) comme sous-genres, dans le genre *Gammarus* révisé. Cette tendance, qui est la dernière en date à notre connaissance, trouve son expression dans la classification adoptée par SCHELLENBERG (*Amphipoda*, in : Tierwelt Deutschlands, 1942.) On peut penser que ce dernier point de vue s'imposera, étant donné l'autorité reconnue de SCHELLENBERG et le caractère rationnel de cette nouvelle nomenclature. Nos Gammares d'eau douce se rangeraient alors dans le seul genre *Gammarus* élargi, notre Crevette des ruisseaux s'appelant désormais *Gammarus (Rivulogammarus) pulex* (L.); une autre espèce très commune dans nos rivières, *Echinogammarus Berilloni* (Catta), réintégrant également son ancien genre, s'appellerait de même *Gammarus (Echinogammarus) Berilloni* Catta. Toutefois, il resterait à examiner, après une étude appropriée, comment s'inséreraient à leur tour dans cette nouvelle classification certaines autres formes françaises, absentes en Europe centrale. Jusqu'à ce que ce travail de révision générale de notre matériel ait pu être effectué, dans des conditions convenables, c'est-à-dire avec la possibilité de prendre connaissance des matériaux et documents étrangers les plus récents, je crois préférable de conserver encore, provisoirement, la nomenclature de CHEVREUX et FAGE (1925). Cette nomenclature, publiée dans un ouvrage accessible à tous, s'appuie d'ailleurs sur des descriptions parfaitement claires, et auxquelles on se reportera avec le plus grand profit. On consultera également les figures des planches IV et V du présent article.

Les sept espèces de Gammares existant dans nos eaux douces d'après CHEVREUX et FAGE sont, par ordre approximativement croissant d'extension territoriale : *Gammarus locustra* (L.), — *Gammarus Duebeni* Lilljeborg. — *Gammarus pungens* M. Edw., — *Gammarus Delebecquei* Chevreux et de Guerne, — *Carinogammarus Roeseli* (Gervais), — *Echinogammarus Berilloni* (Catta), et enfin — *Gammarus pulex* (L.), avec ses formes locales. Nous examinerons successivement, dans ses grandes lignes, l'aire de distribution géographique de chacune de ces espèces, puis ce que l'on sait

actuellement de leurs exigences particulières vis-à-vis du milieu local et enfin des données pratiques sur leurs mœurs, leur nutrition, leur multiplication et leurs parasites.

Je m'attacherai à faire ressortir au passage les points sur lesquels de nouvelles observations, portant sur l'ensemble du territoire, complèteraient utilement nos connaissances actuelles.

## II. — APERÇU BIOLOGIQUE.

### a) *Gammarus locusta* (L.).

Cette espèce est, en principe, marine. Cependant, elle présente des formes adaptées à l'eau douce, observées notamment dans la Loire jusqu'en amont de Nantes, en Provence, en Corse, etc. Ces formes auraient même été parfois rapportées par erreur à *G. pulex*. Toutefois, les caractères des lobes latéraux de la tête (anguleux en avant), des uropodes III (branche interne aussi longue que le 1<sup>er</sup> article de l'externe) et du telson (nombreuses épines) permettent une identification précise (figs. 8 et 9, planche V, comparer avec les figures relatives à *G. pulex*). En dehors de cette possibilité de confusion, je ne crois pas nécessaire d'insister davantage ici sur cette espèce dont l'extension en eau douce demeure de toute façon très restreinte et limitée à certaines régions du littoral.

### b) *Gammarus Duebeni* Lilljeborg.

Cette espèce remarquable notamment par une riche armature de soies ou épines sur les dernières paires de pattes thoraciques (fig. 2, pl. V) est en réalité une forme d'eau saumâtre, mais qui s'adapte à l'eau douce, de sorte qu'on la trouve assez fréquemment dans des ruisseaux à distance notable de la côte.

Géographiquement parlant, son centre de dispersion est l'Atlantique nord. On la trouve sur les rivages de cet océan depuis le Canada et le Groenland jusqu'en Angleterre, puis en bordure de la Mer du Nord et de la Manche jusqu'à Brest.

Ecologiquement, c'est-à-dire au point de vue des exigences vis-à-vis des facteurs locaux du milieu, *Gammarus Duebeni* est caractérisé avant tout par son euryhalinité, lui permettant de passer de l'eau saumâtre contenant de 15 à 17 0/00 de sel jusqu'à l'eau douce. De diverses indications fragmentaires, on peut conclure que cette espèce est également peu sensible aux variations de la plupart des autres facteurs locaux. On l'a trouvée dans des sources chaudes (40° C.) du Groenland méridional ; elle existe aussi bien dans des mares que dans des ruisseaux ou des cascades et elle s'élève parfois considérablement au-dessus du niveau de la mer. Néanmoins, elle

demeure toujours confinée aux régions littorales et son importance pratique est restreinte dans la faune de nos eaux douces.

c) *Gammarus pungens* M. Edw.

On peut en dire tout autant de *Gammarus pungens* (fig. 7, pl. V) qui, selon CHEVREUX et FAGE (1925), semble localisé, en grande abondance d'ailleurs, dans les eaux douces des environs de Montpellier. Cette espèce typiquement méditerranéenne se retrouve en Italie, en Sicile et en Afrique du Nord. Mais nous ne nous y arrêtons pas davantage, étant donné sa faible extension sur notre territoire métropolitain.

d) *Gammarus Delebecquei* Chevreux et de Guerne.

Avec *Gammarus Delebecquei* (figs. 9, 10, 11, pl. IV) nous arrivons à une forme plus importante pour nous, à la fois par sa distribution géographique et par sa position systématique. Selon CHEVREUX et FAGE (1925) cette espèce, très voisine morphologiquement de *Gammarus pulex* (L.), habite essentiellement les Alpes et leurs abords, Jura, Alsace, etc. Ce fait, joint à la similitude de plusieurs caractères morphologiques, suggère l'idée que *Gammarus Delebecquei* s'identifie peut-être, ou du moins s'apparente étroitement, à *Gammarus (Rivulogammarus) pulex fossarum* Koch, considéré par SCHELLENBERG comme une simple sous-espèce de *G. pulex* habitant typiquement les montagnes de l'Europe centrale, notamment les régions alpines. L'opinion que *G. Delebecquei* n'a pas d'individualité spécifique et doit être considéré comme une variété de *G. pulex* (L.) avait déjà été exprimée par HUBAULT (1927, 1931) à la suite d'une étude morphologique très précise. Les données écologiques rapprochent également *G. Delebecquei* de la sous-espèce *G. pulex fossarum* Koch (figs 7 et 8, pl. IV). En effet, on a noté que cette dernière peuple fréquemment (contrairement à la sous-espèce principale *G. pulex pulex*) les eaux très décalcifiées courant sur les roches primitives ; or HUBAULT (1927, p. 106) observe précisément le pullulement de *G. Delebecquei* « dans presque tous les ruisselets des Vosges gréseuses dont les eaux sont absolument dépourvues de calcaire ». Le rattachement de cette forme à la sous-espèce alpine de *G. pulex* décrite par les auteurs d'Europe centrale semble donc s'imposer.

Nous venons de faire allusion à l'influence de la teneur des eaux en sels de chaux. Cette notion est fort importante au point de vue biologique. On sait que les Crustacés ont besoin de calcium pour édifier leur carapace. Une partie de ce calcium est fourni par la nourriture ; mais un appoint plus ou moins considérable est emprunté directement aux sels dissous. Les exigences, à cet égard, des diverses espèces, variétés ou formes locales constituent l'un des facteurs limitant leur extension géographique. Les formes les plus exigeantes périssent dans les eaux décalcifiées ; leur carapace reste molle et fragile après la mue et la mortalité devient considérable.

Seules subsistent les variétés spécialement adaptées. Les données que l'on possède à ce sujet sont encore limitées à des régions ou à des formes particulières. Il y aurait grand intérêt à les compléter systématiquement.

On invoque parfois aussi l'influence de la réaction ionique ou *pH* de l'eau. Cette question se relie évidemment à la précédente, puisque la réaction ionique est en rapport avec la teneur du milieu en carbonates et bicarbonates de calcium et de magnésium.

La vitesse du courant, agissant soit directement comme facteur mécanique, soit indirectement en réglant la teneur en oxygène et la température, doit être considérée également comme un facteur important de la répartition des Gammares en eau douce. Certains auteurs, comme MARTYNOV (1935), lui attribuent même une influence fondamentale sur la différenciation des variétés et formes locales; ils distinguent en effet principalement, dans un groupe spécifique, des types d'eau stagnante (ou limnobiontes) et des types d'eau courante (ou rhéobiontes). J'ai retiré une impression analogue de mes récentes observations sur la répartition des Amphipodes dans le Bassin parisien. Toutefois, ici encore, les données sont très fragmentaires et surtout trop imprécises, attendu que les auteurs des observations anciennes ne croyaient généralement pas nécessaire de descendre jusqu'à la variété ou la forme locale dans la détermination des Gammares récoltés. Il en résulte que la plus grande partie du travail ainsi accompli est à reprendre en s'appuyant sur un examen systématique plus précis. Point n'est besoin d'insister sur le fait qu'il s'agit là d'une remarque très générale, susceptible de s'appliquer à bien d'autres études écologiques.

e) *Carinogammarus Roeseli* (Gervais).

Cette jolie espèce, bien individualisée, est facile à reconnaître à l'œil nu grâce à l'élégante carène, prolongée vers l'arrière en dents aiguës, qui orne le bord dorsal de quatre de ses segments (fig. 4, pl. V). Originnaire du sud-est de l'Europe, largement répandue dans les Balkans, elle gagne la Hongrie, la plaine allemande et le plateau bavarois, puis enfin pénètre en France par le nord-est. On l'observe très communément dans nos départements du Nord, de l'Aisne et de la Somme, dans toute la partie orientale du bassin de la Seine et dans la Saône (PACAUD, 1944). C'est, de beaucoup, l'Amphipode dominant dans plusieurs affluents orientaux de la Seine et dans ce fleuve lui-même sur toute une partie de son cours. En Allemagne, on a noté que *Carinogammarus Roeseli* préfère les régions de basse altitude, contrairement à *G. pulex fossarum*. Il est possible que ce fait soit lié à des exigences particulières relatives à la température ou à la teneur de l'eau en calcium. C'est là un point à élucider. SCHELLENBERG observe encore (1942) que cette espèce abonde surtout dans les ruisseaux à cours lent, quoiqu'on la rencontre aussi parfois dans des ruisseaux rapides. Je l'ai, pour ma part, récoltée à Sens, dans l'Yonne. Mais il est certain qu'au

Bois de Boulogne, par exemple, je la trouve exclusivement dans les bassins et les étangs, à l'exclusion des ruisseaux. Ici encore, il faut souhaiter la multiplication des données précises. En tout cas, l'existence fréquente de cette espèce dans les eaux très lentes atteste des exigences réduites au point de vue respiratoire. SCHELLENBERG note ce fait, et je puis le confirmer, sur la base de résultats expérimentaux. En effet, des essais d'asphyxie réalisés dans un milieu confiné, circulant lentement, à la température de 12° C. m'ont permis de constater que *C. Roeseli* résiste particulièrement bien à l'abaissement progressif de la teneur en oxygène.

Le régime alimentaire de cette espèce paraît très comparable à celui de *G. pulex*, c'est-à-dire qu'il est constitué par un fond de nourriture végétale auquel s'ajoutent en proportion plus ou moins grande, selon le lieu et la saison, des débris animaux variés.

L'importance quantitative de *C. Roeseli*, dans les régions de basse altitude du nord-est de la France et de toute la partie orientale du Bassin parisien, est très grande. Elle justifie des recherches détaillées concernant les limites exactes de son extension géographique et les facteurs écologiques de sa distribution locale.

f) *Echinogammarus Berilloni* (Catta).

D'origine géographique très différente, puisque son centre de dispersion est le sud-ouest européen, *Echinogammarus Berilloni* (Catta) (figs 5 et 6, pl. V) a remonté vers le nord par l'ouest et le centre de la France (Bassin aquitain, littoral atlantique, Poitou, Berry, ouest et centre du Bassin parisien, régions côtières de la Manche et de la Mer du Nord) jusqu'en Allemagne de l'ouest et du sud-ouest. L'extension actuelle de cette espèce en France est donc très considérable ; elle domine quantitativement dans beaucoup de nos cours d'eau, grands et petits, rapides ou lents, souillés ou propres. Dans les mêmes régions, la Crevette dite « vulgaire », *G. pulex*, n'existe souvent que dans les ruisselets minuscules et au voisinage des sources.

Ce fait, trop peu connu du public, et même des milieux s'intéressant à la faune nutritive piscicole, mérite cependant au premier chef de retenir l'attention. En effet, il est certain que les deux espèces n'ont pas exactement les mêmes exigences écologiques. Probablement n'ont-elles pas non plus la même capacité de développement et de multiplication dans le domaine considéré. Leur répartition relative actuelle est-elle le résultat d'un équilibre de peuplement, ou assistons-nous au contraire à un envahissement de nos eaux par l'espèce méridionale refoulant progressivement *Gammarus pulex* ? C'est là une question importante et à laquelle, cependant, nous ne pouvons pas répondre, les données que nous possédons étant encore à la fois trop limitées et trop récentes. Il serait très utile de procéder sur ce point à des observations méthodiques et prolongées sur l'ensemble du territoire.

Par la taille et l'allure générale, *Echinogammarus Berilloni* peut évidemment rappeler *Gammarus pulex* aux yeux d'un observateur non prévenu. Mais un examen plus attentif permet de faire aisément la distinction. Les bouquets de poils (parfois très volumineux) et les groupes d'épines recouvrant les segments dorsaux du tiers postérieur du corps chez *Echinogammarus* constituent déjà un caractère très important et très frappant (1). La conformation particulière de la dernière paire d'appendices postérieurs (troisième paire d'uropodes) constitue également un caractère distinctif macroscopique. La branche interne de ces appendices biramés est rudimentaire chez *Echinogammarus* alors qu'elle est très bien développée chez *Gammarus pulex*, où sa longueur atteint, selon les variétés, 1/2 à 2/3 de celle de la branche externe.

Au point de vue biologique, les données suivantes peuvent être indiquées, en ce qui concerne la répartition comparée d'*Echinogammarus Berilloni* et des formes de plaine de *Gammarus pulex* (se rattachant à la sous-espèce *G. pulex pulex*, considérée pour le moment dans son ensemble).

1° *E. Berilloni* peut vivre dans des eaux plus souillées et plus chaudes, probablement grâce au renouvellement plus rapide et plus efficace de l'eau au voisinage de ses surfaces branchiales ;

2° Cette espèce paraît peu sensible à la vitesse du courant. Elle vit indifféremment dans des eaux à cours rapide, des canaux, des ruisseaux lents et même des mares, alors que nos formes occidentales de *G. pulex* ne se multiplient en abondance que dans des ruisseaux à courant vif ;

3° *E. Berilloni*, très commun dans les régions côtières, y habite même les eaux saumâtres, d'après H. BERTRAND (1943), et manifeste ainsi une euryhalinité nettement plus grande que celle de *Gammarus pulex* ;

4° Le régime alimentaire des deux espèces est comparable, très varié, mais à prédominance végétarienne.

Cette dernière analogie devrait provoquer un état de concurrence dans les stations, très nombreuses, où les deux espèces sont en présence ; et comme, d'après ce qui précède, *E. Berilloni* paraît nettement moins sensible vis-à-vis des conditions physico-chimiques du milieu, cette concurrence devrait jouer dans le sens de l'éviction progressive de *G. pulex*. En fait, le problème n'est pas simple, la notion de concurrence supposant un milieu clos, alors que celui des Gammares est, au point de vue nutritif, largement « ouvert » ; une grande partie des matériaux d'origine animale et surtout végétale, trouvés couramment dans le contenu intestinal de nos Gammares, est en effet en toute saison de nature exogène (spores, pollen, feuilles tombées, etc.). Néanmoins, le problème est posé et demanderait à être examiné sur la base de données quantita-

---

(1) Il ne faut pas confondre ces poils avec les bouquets de tiges de Vorticellidæ, souvent fixés en abondance sur la même région du corps chez *Gammarus pulex*. Aussi un examen à la loupe binoculaire est-il toujours indispensable pour une diagnose sûre.

tives. De même serait-il utile de rechercher, par l'observation du contenu intestinal des poissons, s'il existe quelque différence appréciable dans l'utilisation des deux espèces là où elles habitent en égale abondance.

g) *Gammarus pulex* (L.).

Nous arrivons maintenant à l'espèce la plus anciennement connue et, en fait, la plus largement répandue, géographiquement parlant, ce qui ne veut pas dire, on l'a vu, qu'elle soit la plus commune en n'importe quel lieu. Bien au contraire, on peut dire qu'en l'état actuel des choses dans la région centrale du Bassin de la Seine, par exemple, les stations où elle domine quantitativement sont relativement peu fréquentes. Néanmoins, la grande étendue de son aire de dispersion à travers l'Eurasie en fait un élément faunistique d'une incontestable importance. Une conséquence de cette dispersion est la différenciation de sous-espèces, variétés et formes dont l'étude, longtemps négligée, constitue aujourd'hui l'une des tâches les plus urgentes et les plus complexes qui s'offrent au limnologue.

Ce sont principalement les recherches effectuées dans les Balkans et en Asie, depuis une vingtaine d'années, qui ont attiré l'attention sur l'hétérogénéité de l'espèce *G. pulex* (L.). Les spécialistes de ces régions (KARAMAN, MARTYNOV) se trouvèrent en présence d'un nombre imprévu de variétés et formes locales présentant les adaptations écologiques les plus diverses. De là les propositions (auxquelles nous avons fait allusion) tendant à remanier la systématique du genre *Gammarus*. L'un des faits les plus curieux mis en évidence par ces observations est sans doute la constatation (MARTYNOV, 1935) que toutes les formes de *G. pulex* du Turkestan sont limnobiontes, c'est-à-dire confinées dans les eaux stagnantes, alors que nos variétés occidentales habitent presque uniquement les eaux bien renouvelées.

En Europe centrale, SCHELLENBERG distingue deux sous-espèces et une forme spéciale aux grandes profondeurs lacustres, qui s'appellent respectivement, dans la nomenclature adoptée par cet auteur : — *Gammarus* (*Rivulogammarus*) *pulex pulex* (L.) (figs. 1 à 6, pl. IV), — *Gammarus* (*Rivulogammarus*) *pulex fossarum* Koch. (figs. 7 et 8, pl. IV), — *Gammarus* (*Rivulogammarus*) *pulex fossarum* f. *bodanica* Schellenberg.

La sous-espèce *pulex fossarum* présente, on l'a vu ci-dessus (p. 110), une aire de répartition dont le noyau est constitué par les chaînes alpines et leurs dépendances. C'est un habitant typique des sources et des ruisseaux de montagne à fond rocheux. Son régime alimentaire est comparable à celui des autres formes de *G. pulex*.

La sous-espèce *pulex pulex* présente une aire géographique beaucoup plus vaste dont les limites sont, d'après SCHELLENBERG (1942), mal connues même en Allemagne et en Europe orientale. On ne l'a pas trouvée au sud du Danube en Allemagne. Par contre, elle pénètre dans les régions plates



du nord-est de la France. C'est, typiquement, un habitant des eaux courantes de la plaine, pénétrant cependant parfois aussi dans les lacs. Mais le point le plus saillant peut-être de la biologie de cette sous-espèce, celui par lequel elle semble s'opposer nettement à *pulex fossarum*, c'est sa relative exigence en ce qui concerne la teneur de l'eau en calcium. La concentration qui lui est nécessaire dépasserait la solubilité maxima des carbonates ; d'où la nécessité d'un excès de CO<sub>2</sub> libre, maintenant en solution des bicarbonates. La sous-espèce *fossarum* paraît beaucoup moins sensible à ce facteur du milieu. En France, la biologie de *G. pulex a* été jusqu'à présent assez peu approfondie et cependant il y aurait certainement bien des points à préciser. On a vu qu'on doit vraisemblablement rapporter *G. Delebecquei* à la sous-espèce alpine *G. pulex fossarum* ; or, observée principalement en Europe centrale, *G. pulex pulex*, n'a été repérée avec précision que dans nos provinces du nord-est. Pour la plus grande partie du territoire, on sait seulement que l'espèce manifeste de nombreuses variations (fait signalé par CHEVREUX et FAGE, 1925) ; mais ces variations n'ont pas fait l'objet d'une étude systématique permettant de savoir : — 1° si elles oscillent autour de types définis ; — 2° si ces types correspondent à des variétés écologiques manifestant des adaptations spéciales. Pour le moment, nous devons nous borner, au point de vue biologique, à des notions très générales. Ces notions elles-mêmes sont souvent assez mal connues. J'en rappellerai donc quelques-unes avant de clore cette rapide revue.

*G. pulex* se multiplie par reproduction gamogénétique (ou sexuée). On possède sur ce point, grâce surtout à HEINZE (1932), des données qui sont, d'ailleurs, également valables pour *C. Roeseli*. Les femelles atteignent la maturité sexuelle à l'âge de trois à quatre mois, après une dizaine de mues. A partir de ce moment, les pontes se succèdent à raison d'une tous les vingt à trente jours (ou à intervalles plus espacés pendant la saison froide) jusqu'à la fin de la vie, qui survient au bout de neuf à dix mois. La fécondation est externe, c'est-à-dire que le liquide séminal est projeté par le mâle sur l'orifice de l'oviducte, avant la ponte, ou encore sur les œufs mêmes peu après leur évacuation dans la chambre incubatrice ; cette chambre, située sous le ventre de la femelle, est formée par des lamelles entrecroisées, à la base des pattes thoraciques (ou périopodes). Les œufs ainsi fécondés restent trois à quatre semaines dans la chambre jusqu'à la rupture de leur enveloppe. Un ou deux jours après cette rupture, les jeunes abandonnent la mère et une nouvelle ponte a lieu au bout de peu de temps. Les pontes donnent de huit à trente jeunes, selon la taille de la mère. On comprend, dans ces conditions, l'importance quantitative des Gammare dans la faune nutritive, partout où les conditions physico-chimiques et une abondante nourriture de matériaux végétaux et de débris animaux favorisent leur plein développement.

Ce développement peut, par contre, être entravé par différents autres fac-

teurs d'ordre biologique et, notamment, par l'action de très nombreux parasites. Tout d'abord, une épifaune de commensaux variés, composée principalement de Protozoaires, vit sur les branchies et les pattes de nos Gammareux. Ces organismes, sans être à proprement parler parasites, sont parfois fixés en si grande abondance sur les branchies qu'ils constituent certainement une gêne pour la respiration. J'ai montré autrefois (PACAUD, 1934, 1939) que, chez les Daphnies, autres petits Crustacés très importants de nos eaux douces, les individus porteurs d'une abondante épifaune du même genre sont nettement moins résistants que les autres à l'asphyxie. Cette épifaune se développe surtout, il importe de le noter, dans des eaux chaudes et souillées, riches en matières organiques, c'est-à-dire précisément lorsque les conditions d'oxygénation laissent plus ou moins à désirer.

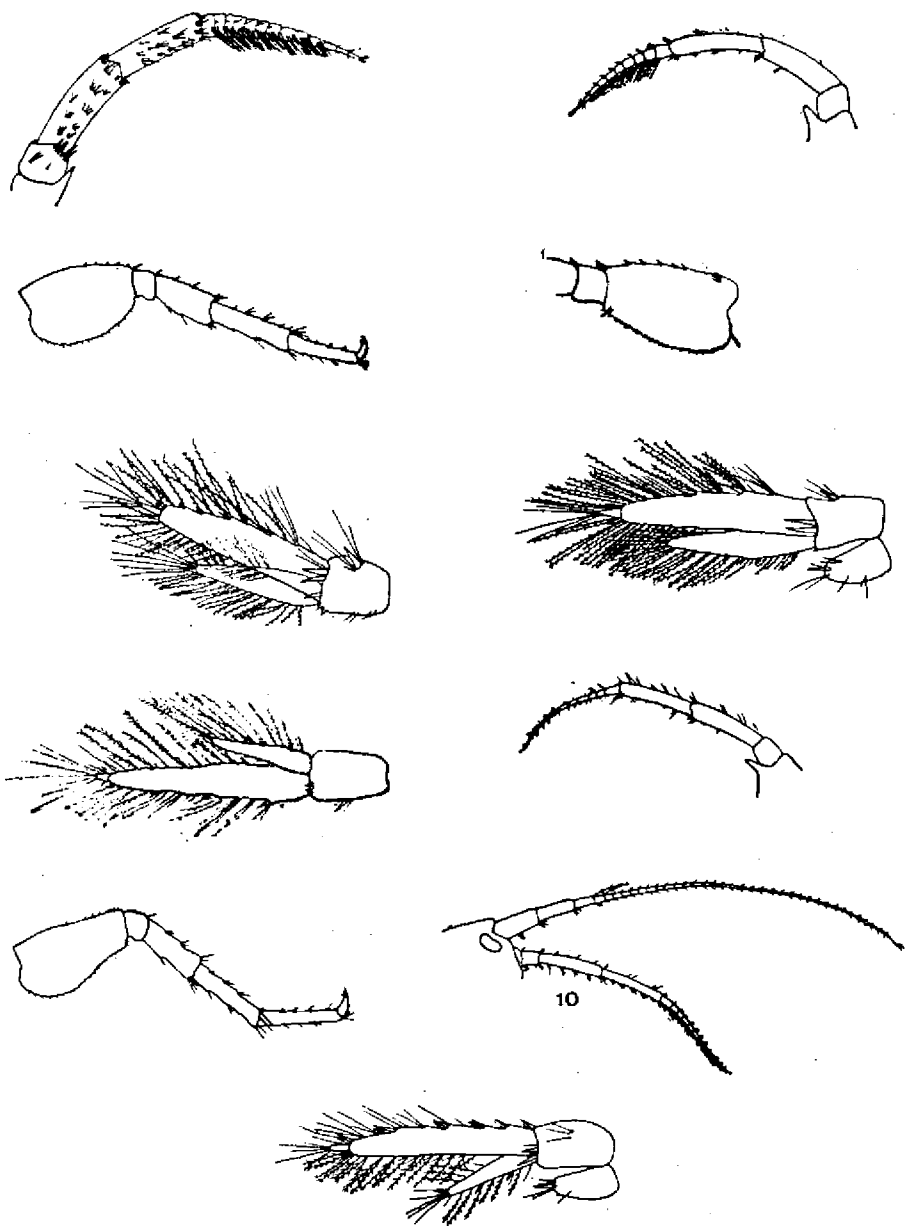
L'inventaire complet de l'épifaune des Gammareux est probablement loin d'être réalisé. On peut trouver des données sur cette question, notamment dans les travaux de EISMOND (1895), FAURÉ-FRÉMIET (1905), ainsi que dans l'ouvrage général de PÉNARD (1922). Ce dernier énumère quatorze espèces de Protozoaires vivant sur les Gammareux. Nous citerons parmi ces espèces : — *Spirochona gemmipara* Stein, — *Lagenophrys ampulla* Stein (sur les branchies), — *Lagenophrys nassu* Stein (sur les pattes), — *Epistylis Steinii* Vrz. (= genre *Intranstylum* Fauré-Frémiot 1905) (sur les branchies et les pattes), — *Opercularia protecta* Pénard (= *Opercularia gammari* Fauré-Frémiot 1905) (sur les pattes). — Ajoutons-y *Zoothamnium parasita* Stein (sur les pattes), — *Vorticella nebulifera* O. F. Müller, — *Dendrocometes paradoxus* Stein (sur les branchies), — *Rhyncheta gammari* Eismond (sur les branchies) — et nous aurons un aperçu des commensaux les plus fréquents sur les Gammareux de nos eaux douces.

Toutes ces données se rapportent, en principe, à *Gammarus pulex* ; mais la plupart d'entre elles sont certainement valables pour les autres Gammareux ayant un habitat analogue. On constate, en effet, à cet égard, une grande uniformité quand on examine par exemple les commensaux d'individus de *G. pulex*, *E. Berilloni* ou *C. Roeseli* provenant d'une même station. Ce qui est bien défini, d'une façon générale, en tant que support, ce n'est pas l'espèce de Gammareux, c'est l'organe, branchie ou patte. On en comprend la raison en remarquant que les caractéristiques essentielles de l'habitat, nécessaires à chacun de ces Protozoaires, sont liées à l'oxygénation de l'eau au voisinage du support et à la nature des mouvements de ce dernier (1).

De nombreux parasites vrais s'attaquent également aux Gammareux et contribuent, sans aucun doute, à limiter leur multiplication. Parmi les Protozoaires, citons d'abord les Grégariens, qui infestent l'intestin, puis des Microsporidies, telles que *Plistophona Blochmanni* et *Telohania Mül-*

---

(1) Je prie Monsieur le Professeur FAURÉ-FRÉMIET, auquel je dois une partie importante des documents sur cette épifaune, de bien vouloir trouver ici l'expression de mes très sincères remerciements.



11

PLANCHE IV

*Gammarus (Rivulogammarus) pulex (L.)*

A. — Sous-espèce *pulex pulex* ♂ : FIG. 1, antenne de la 2<sup>e</sup> paire (d'après nature, provenant de la Marne à Neuilly-sur-Marne) ; FIG. 2, antenne de la 2<sup>e</sup> paire (d'après SCHELLENBERG, 1942) ; FIG. 3, péréiopode de la dernière paire (d'après CHEVREUX et de GUERNE, 1892) ; FIG. 4, article basal du péréiopode de la dernière paire (d'après SCHELLENBERG, 1942) ; FIG. 5, uropode de la 3<sup>e</sup> paire (d'après nature, provenant de la Marne à Neuilly-sur-Marne) ; FIG. 6, uropode de la 3<sup>e</sup> paire (d'après CHEVREUX et de GUERNE, 1892).

B. — Sous-espèce *pulex fossarum* Koch ♂ : FIG. 7, uropode de la 3<sup>e</sup> paire (d'après SCHELLENBERG, 1942) ; FIG. 8, antenne de la 2<sup>e</sup> paire (d'après SCHELLENBERG, 1942).

C. — Sous-espèce *Delebecquei* ♂ (identique à la précédente, décrite comme espèce distincte par CHEVREUX et de GUERNE) ; FIG. 9, péréiopode de la dernière paire (d'après CHEVREUX et de GUERNE, 1892) ; FIG. 10, antennes (d'après CHEVREUX et de GUERNE, 1892) ; FIG. 11, uropode de la 3<sup>e</sup> paire (d'après CHEVREUX et de GUERNE, 1892).

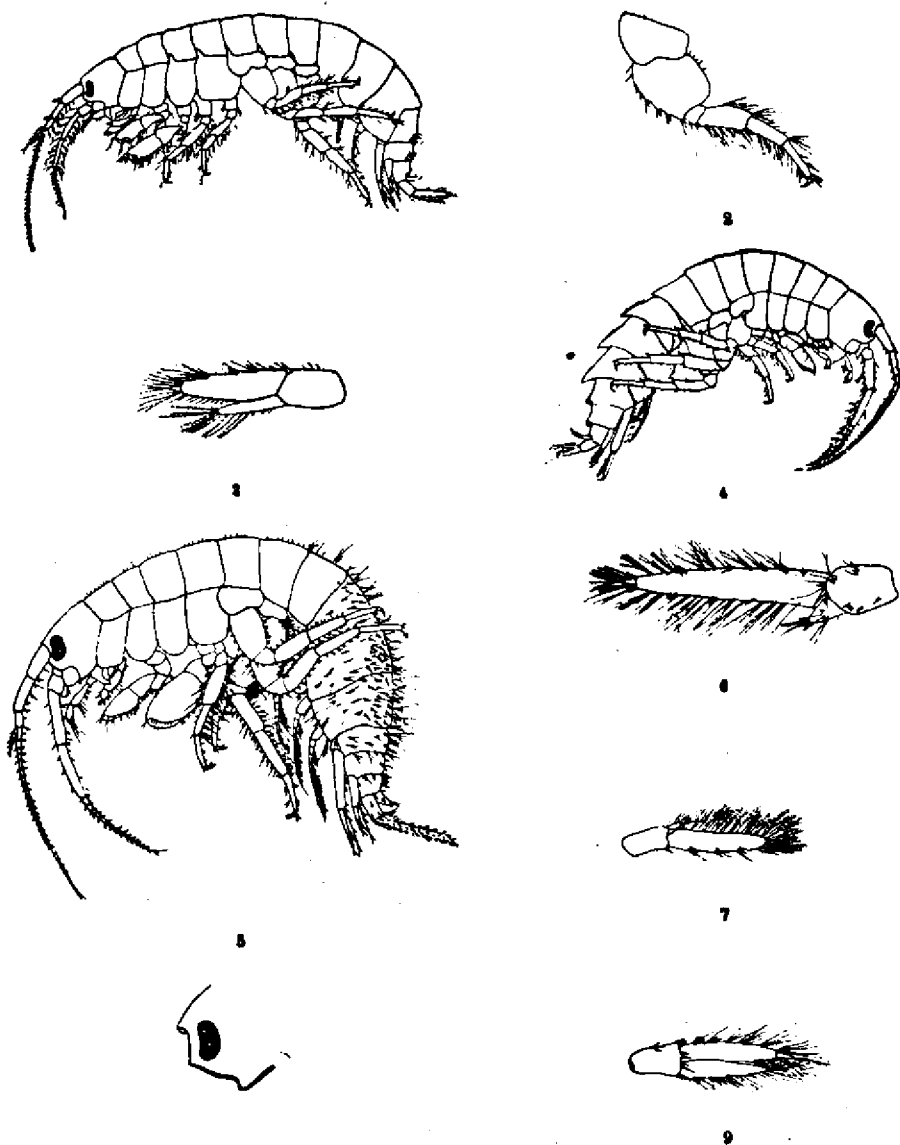


PLANCHE V

- FIG. 1. — *Gammarus (Rivulogammarus) Duebeni* Lilljeborg ♂ (d'après SCHELLENBERG, 1942).  
 FIGS. 2 et 3. — *Gammarus (Rivulogammarus) Duebeni* Lilljeborg ♂, 5<sup>e</sup> péréiopode et uropode de la 3<sup>e</sup> paire (d'après SCHELLENBERG, 1942).  
 FIG. 4. — *Gammarus (Rivulogammarus) Roeseli* Gervais (= *Carinogammarus Roeseli* auct.) ♂ (d'après SCHELLENBERG, 1942).  
 FIG. 5. — *Gammarus (Echinogammarus) Berilloni* Catta ♂ (d'après CHEVREUX, 1896).  
 FIG. 6. — *Gammarus (Echinogammarus) Berilloni* Catta, uropode de la 3<sup>e</sup> paire (d'après nature, individu provenant de l'Yerres à Crosnes).  
 FIG. 7. — *Gammarus pungens* M. Edw. ♂, uropode de la 3<sup>e</sup> paire (d'après CHEVREUX et FACE, 1925).  
 FIGS. 8 et 9. — *Gammarus (Gammarus) locusta locusta* (L.) ♀, bord antérieur de la tête et uropode de la 3<sup>e</sup> paire (d'après SCHELLENBERG, 1942).

leri, qui se développent en abondance à l'intérieur même des tissus, donnant des masses d'un blanc jaunâtre visibles par transparence à travers la carapace.

Les Vers ne manquent pas non plus, naturellement, dans cette faunule parasitaire ; ils sont particulièrement intéressants par le fait que certains d'entre eux, utilisant les Gammarens comme hôte intermédiaire, vont infester ensuite différents Vertébrés. Citons notamment les Cestodes *Hymenolepis collaris* et *H. tenuirostris*, qui terminent leur cycle chez des oiseaux aquatiques. BAYLIS (1931) a trouvé également dans la cavité générale de *Gammarus pulex* des formes larvaires de deux Vers qui, à l'état adulte, parasitent les Truites : un Nématode, *Cystidicola* (?) *farionis* et un Trématode *Crepidostomum* (*Stephanophiala*) *farionis*. Notons que ce dernier Ver commence son cycle chez un Mollusque (*Pisidium* ou *Sphaerium*) et qu'on a observé d'autre part certains de ses stades de développement chez la larve et chez l'imago d'une Ephémère (*Ephemera danica*). Chez *Gammarus pulex* encore ont été observées des Filaires, par exemple, *Filaria* (*Spiroptera*) *pulicis* Linstow ; cette dernière forme a été identifiée par SEURAT (1918) à la forme larvaire du *Tetrameres fissispina* (Dies.) qui infeste à l'état adulte le ventricule succenturié du Canard sauvage. On a trouvé également chez *G. pulex* un Acanthocéphale, *Polymorphus minutus* (= *boschadis*), qui provoque l'arrêt de la maturation des gonades chez ses hôtes femelles.

Les observations parasitologiques sont beaucoup moins nombreuses chez les autres Gammarens d'eau douce, du moins en ce qui concerne les espèces habitant notre territoire. Notons cependant que POISSON (1921) a signalé une Grégarine, *Cephaloidophora echinogammari* chez *Echinogammarus Berilloni*.

#### CONCLUSIONS

Cette rapide revue, destinée à donner un aperçu des connaissances actuelles sur les Gammarens de nos eaux douces, visait en même temps à signaler les points sur lesquels des observations nouvelles, coordonnées sur une large échelle, seraient particulièrement souhaitables. Elle aurait atteint l'un de ses buts, si elle facilitait la mise en train de telles observations, en précisant leur base de départ et leur orientation.

Nous en retiendrons donc en premier lieu qu'il existe communément dans nos eaux douces, non seulement dans les provinces côtières, mais sur toute l'étendue du territoire métropolitain, plusieurs espèces de Gammarens, différant par leur origine géographique comme par leurs exigences biologiques.

Bien mieux, l'espèce la plus généralement connue du public, *G. pulex*, est loin d'être actuellement partout la plus commune. Cette espèce doit, d'ailleurs, être considérée comme hétérogène au double point de vue morphologique et écologique ; en effet, elle présente des sous-espèces, variétés et formes ayant parfois un habitat très nettement différent, d'où l'intérêt

pratique de leur étude. Celle-ci, activement poussée en divers pays, s'impose également pour la France. La répartition relative, sur notre territoire, des deux sous-espèces *pulex pulex* et *pulex fossarum*, différentes notamment par leur comportement vis-à-vis de la teneur de l'eau en calcium, doit en tout cas être précisée le plus rapidement possible.

De même, une large enquête sur la pénétration d'*E. Berilloni* vers l'intérieur à partir des régions côtières et sur celle de *C. Roeseli*, sensiblement en sens inverse, à partir du nord et du nord-est, est incontestablement désirable.

Or ce programme exige de multiples prélèvements, effectués à intervalles réguliers et de façon coordonnée, sur de nombreux points. Il ne peut donc être réalisé par un spécialiste isolé ; si le concours de ce dernier est évidemment nécessaire pour les diagnoses, surtout quand on doit distinguer sous-espèces et variétés, la récolte du matériel ainsi qu'un triage grossier pourraient fort bien être exécutés selon un programme d'ensemble par des pisciculteurs éclairés ou des gardes-pêche. Chaque échantillon devrait porter non seulement la date et le lieu exact du prélèvement, mais encore des indications relatives à la nature du fond, à la vitesse du courant, à l'abondance des débris en suspension, à la température de l'eau, à sa richesse en sels alcalino-terreux (dureté, comme première approximation) et à sa teneur en chlorures (dans le voisinage de la mer). Il y aurait naturellement intérêt à ce que ces indications soient données conformément à un questionnaire-standard, comme il est d'usage en pareil cas. L'outillage très simple ainsi que les instructions générales pourraient sans nul doute être fournis par le Service Central des Recherches Hydrobiologiques de l'Administration des Eaux et Forêts, organisme pleinement qualifié pour susciter et coordonner des études de ce genre intéressant au premier chef la pisciculture.

Des examens de contenu intestinal de Poissons, effectués d'autre part, renseigneraient directement sur l'importance piscicole des différents Amphipodes observés.

Le matériel ainsi rassemblé pourrait être mis ultérieurement à la disposition des spécialistes, qui seraient très heureux de trouver là de précieux documents pour leurs études théoriques. Ainsi serait obtenu un avancement de nos connaissances qu'il serait impossible de concevoir sans une harmonieuse et étroite collaboration entre la recherche théorique, d'une part, et les grands Services de recherche appliquée disposant des moyens indispensables d'enquêtes et de prélèvements méthodiques, d'autre part.

BIBLIOGRAPHIE

- BAYLIS (H. A.). — *Gammarus pulex* as an Intermediate Host for Trout-parasites. *Annals and Magazine of Natural History*, Série 10, vol. VII, 1931, p. 430.
- BERTRAND (H.). — Récoltes de Crustacés Malacostracés et de Pycnogonides dans la rivière du Trieux. *Bull. du Laboratoire Maritime de Dinard*, Fasc. XXV, 1943, pp. 6-18.
- BÆCKER (Ed.). — Ueber das Vorkommen von *Echinogammarus Berilloni* Catta in Westfalen — *Zool. Anz.*, Band 66, n° 1/4, 1926, pp. 5-8.
- BREBISSE (M. de). — Catalogue méthodique des Crustacés terrestres, fluviatiles et marins recueillis dans le département du Calvados. *Mémoires Soc. Linn. du Calvados*, T. II, 1825, pp. 249-252.
- CHEVREUX (Ed.). — Sur le *Gammarus Berilloni* Catta. *Bull. Soc. Zool. de France*, XXI, 1896, pp. 29-33.
- CHEVREUX (Ed.) et de GUERNE (J.). — Description de *Gammarus Delebecquet* nov. sp. du lac d'Annecy. *Bull. Soc. Zool. de France*, XVII, 1892, pp. 136-142.
- CHEVREUX (Ed.) et FAGE (L.). — Faune de France, vol. 9, Amphipodes, Paris, 1925.
- EISMOND. — Studya nad pierwotniakami. *Pamięt. fizyogr.* 13, 1895.
- FAURÉ-FRÉMIET (E.). — Notes sur quelques formes nouvelles de Vorticellidae. *Zool. Anz.*, Bd. 29, 1905, p. 430.
- HEINZE (K.). — Fortpflanzung und Brutpflege bei *Gammarus pulex* L. und *Cariogammarus Roeselii* Gervais — *Zool. Jahrb.*, Abt. Physiol., 51, 1932, pp. 397-440.
- HUBAULT (Et.). — Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Suppléments au Bull. Biol. de Fr. et de Belg.* Supp. IX, 1927.
- HUBAULT (Et.). — Contribution à l'étude faunistique des sources de la craie sénonienne. *Bull. Biol. de Fr. et de Belg.* T. LXV, 1931, pp. 152-169.
- KARAMAN (St.). — Beitrag zur Kenntnis der Süßwasser — Amphipoden. *Bull. Soc. Scient. Skoplje*, 9, Sc. nat., Nr. 3, 1931, pp. 93-107.
- KARAMAN (St.). — Beitrag zur Kenntnis der Süßwasser — Amphipoden. *Naturw. Abh. Ljubljana*, 1, 1932, pp. 179-232.
- LEGUEUX (M. L.). — Sur la répartition géographique d'un Crustacé Amphipode : *Echinogammarus Berilloni* Catta. *Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 7<sup>e</sup> série, T. IX, 1926, pp. 67-68.
- LE ROUX (M. L.). — Les Amphipodes Gammariens dans le Calvados. Répartition et caractéristiques biologiques. *Mémoires de la Soc. Linn. de Normandie*. Nouvelle série, Section Zool., vol. 1, fasc. 2, 1937.
- LINSTOW (O. von). — Beobachtungen an Helminthenlarven. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXIX, 1892, pp. 325-342.
- MARTYNOV (A.). — K poznaniiu Amphipoda tekutchikh vod Turkestana. (En russe avec résumé en anglais.) *Trudy Zoologiticheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. (Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. U.R.S.S.)* 2 (2/3) 1935, pp. 411-508.
- PACAUD (A.). — Algues monocellulaires et répartition de *Moina brachiata* Jur. *C. R. Soc. Biogéogr.*, T. CXV, 1934, pp. 1588-1589.
- PACAUD (A.). — Contribution à l'écologie des Cladocères, *Bull. Biol. de Fr. et de Belg.*, Supplément XXV, 1939.
- PACAUD (A.). — Sur les Amphipodes Gammariens des eaux superficielles dans la région centrale du Bassin Parisien. *Bull. Soc. Zool. de France*, T. LXIX, Nr. 2, 1944.
- PENARD (E.). — Études sur les Infusoires d'eau douce. Georg et C<sup>ie</sup> Edit., Genève, 1922 (p. 320).
- POISSON (R.). — *Cephaloidophora echinogammari* n. sp., grégarine parasite du tube digestif d'*Echinogammarus Berilloni* (Catta). Répartition géographique de ce gammaride. Remarque sur *Frenzelina mercieri* n. sp. *C. R. Soc. Biol.*, T. LXXXIV, 1921, pp. 73-75.
- SCELLENBERG (A.). — *Echinogammarus Berilloni* (Catta), ein Bewohner deutscher Gewässer. *Zool. Anz.*, LXII, 1925, pp. 327-328.

- SCHELLENBERG (A.). — Die hoehere Krebsfauna im Süßwasser Deutschlands, ihre Zusammensetzung und ihr Artenzuwachs. *Arch. Hydrob.*, 31, 1937, pp. 229-241.
- SCHELLENBERG (A.). — Kritische Bemerkungen zur Systematik der Süßwassergammariden. *Zool. Jahrb., Abt. Syst.*, 69, 1937, pp. 469-516.
- SCHELLENBERG (A.). — Krebstiere oder Crustacea. IV : Flohkrebse oder Amphipoda. *Die Tierwelt Deutschlands*, Teil 40, Jena, 1942.
- SCHUMANN (F.). — Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung einiger Salze, insbesondere des kohlen sauren Kalkes, für Gammariden und ihren Einfluss auf deren Häutungsphysiologie und Lebensmoeglichkeit. *Zool. Jahrb. Allg. Zool.*, 44, 1928, pp. 623-704.
- SEURAT (L. G.). — Contributions nouvelles à l'étude des formes larvaires des Nématodes parasites hétéroxènes. *Bull. Biol. de Fr. et Belg.*, T. LII, 1918, pp. 344-378.
- SPANDL (H.). — Amphipoden aus dem noerdlichen und oestlichen Spanien, gesammelt von Dr. F. HASS in den Jahren 1914-1919 (Amphipods from N. and E. Spain). *Senckenbergiana*, Band 8 (2), 1926, pp. 128-132.
- STEBBING (Th. R. R.). — Amphipoda. I. Gammaridea. *Das Tierreich*, XXI, Berlin, 1906.
- VANDEL (A.). — Une nouvelle station de l'Amphipode *Echinogammarus Berilloni* (Catta) — *Feuille des Naturalistes*, n° 14, 1925.
- VANDEL (A.). — La répartition de deux Amphipodes, *Gammarus pulex* (L.) et *Echinogammarus Berilloni* (Catta) dans le Sud-Ouest de la France. *Bull. Soc. Zool. de France*, T. LI, 1926, pp. 35-39.
- VIRIEUX. — Crustacés d'eau douce de la région jurassienne. *Bull. Soc. Hist. Nat. du Doubs*, n° 27, 1912 (1914), pp. 13-14.
- WILLER (A.). — Nahrungsuntersuchungen bei dem Flohkrebs (*Gammarus pulex* L.). *Zeitschr. Fischerei*, N. F. 5, 1922, pp. 66-123.

---

*Addendum.*

En voie de publication au *Bull. Soc. Zool. de France*, 1945 :

- PACAUD (A.). — Données morphologiques et écologiques sur les variétés de *Gammarus (Rivulogammarus) pulex* (L.) en France métropolitaine.
-