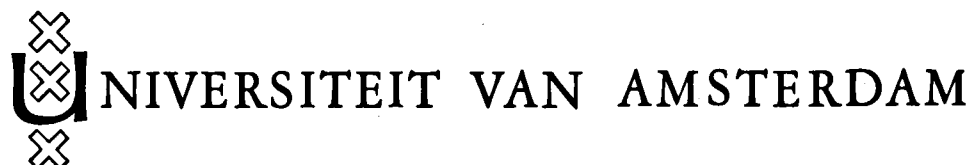


# BULLETIN ZOOLOGISCH MUSEUM



Vol. 3 No. 13

18-X-1973

## CYCLES ANNUELS DE *GAMMARUS DUEBENI DUEBENI* LILJEBORG, 1852, ET DE *GAMMARUS PULEX PULEX* (LINNE, 1758) LE LONG DE LA COTE FRANÇAISE DU BOULONNAIS

F.A.J. van den Beld

### SUMMARY

1. The life-cycles of *Gammarus duebeni duebeni* Liljeborg and *G. pulex pulex* (Linnaeus) have been studied in three stations (2 in fresh waters on the cliff coast, 1 in rockpools) on the French Channel coast, through monthly sampling during a good year. In every sample, the number of precopulae have been counted, and physico-chemical environmental factors, such as  $Ca^{++}$ -contents, chlorinity, pH, and temperature, have been measured. The samples have been tested on homogeneity, after which the cephalic length was measured. Likewise, the sex and the stage of development (females either or not in reproductive stage, males, juveniles) have been determined.

2. In *G. d. duebeni* as well as in *G. p. pulex* there appears to exist a linear correlation between the total length of the body and the cephalic length. This correlation provides a means to study the age composition of the various populations through measuring the cephalic length.

3. For each of the three populations studied, life-cycle histograms were designed showing that:

- Rockpool populations of *G. d. duebeni* (from Audresselles) reproduce in winter;
- Populations of the same species living in trickles from a chalk-cliff (at Cran d'Escalles) reproduce in summer;

- Populations of *G. p. pulex* living in a fresh stream on the cliff (at Pointe de la Rochette) reproduce in summer.

4. The temperatures in the rockpools of Audresselles and in cliff waters at Pointe de la Rochette show a yearly fluctuation correlated with the air temperatures. On the other hand, the trickles from the cliff at Cran d'Escalles show almost constant water temperatures all year round. The pH-values showed great variation and the measurements were considered too unreliable, so these remained out of consideration. The chlorinity of the cliff waters studied, showed some fluctuation, probably due to silt spray from the sea and to evaporation. In the rockpools, much greater fluctuations occurred. The  $Ca^{++}$ -contents in the cliff waters varied a little in an irregular way; in rockpools the fluctuations were stronger and runned parallel to those in the chlorinity.

5. The reproductive period of the three populations under study has been determined by: (a) the percentage of reproducing females, and (b) the numbers of precopulae in the monthly samples. The latter method proved to be handsome to obtain a rapid picture of the intensity and of the period of the reproduction.

- *G. p. pulex* in a stream on the cliff at Pointe de la Rochette showed an intensive reproduction

period in the spring and summer, and a resting period in the autumn and early winter. These different periods are possible induced by the combined influence of temperature and photoperiodicity.

- *G. d. duebeni* on the cliff at Cran d'Escalles shows peaks in reproduction in the months of April and May; the reproduction almost stops in autumn. In this type of biotope, with its constant temperatures, the increase in day-length may induce the start of the reproduction periode.

- *G. d. duebeni* in rockpools at Audresselles reproduces in autumn and winter; in summer the reproduction almost stops. It seems logic that this subartic/boreal species, living in a biotope where the temperature may rise to very high values in the summer months, concentrates its reproduction period in the colder part of the year.

## 1. INTRODUCTION

Les Gammarides (Crustacés, Amphipodes) furent frequemment l'objet de recherches scientifiques durant les décennies passées, et ceci non seulement en raison de leur intérêt scientifiques, mais aussi à cause de leur importance économique.

C'est Kinne (1953 a) qui insista sur la grande importance des Amphipodes, et en particulier des Gammarides, comme source alimentaire pour plusieurs espèces de poissons (comestibles), et il souligna l'importance de la biologie, de l'écologie et de la capacité reproductrice comme facteurs liés aux aspects économiques de la pêche, ce qui doit être mis en évidence par une recherche élaborée.

A ce sujet, c'est Kinne lui-même qui étudia *Gammarus duebeni duebeni* Liljeborg, 1852, aussi bien dans les conditions naturelles qu'au laboratoire. *Gammarus pulex pulex* (Linné, 1758) fut aussi l'objet de plusieurs publications successives, malgré des confusions sur la systématique et l'écologie du groupe *pulex* (Pinkster, 1969, 1972).

Au cours de la recherche dont il est ici question, on a cherché à établir le cycle annuel et la (les) période(s) de reproduction de trois populations de la côte N.O. de France, à l'aide d'échantillonnages mensuels pendant plus d'une année. Deux stations comportaient des *G. duebeni duebeni*, et

une troisième station était peuplée par *G. pulex pulex*.

La mesure de quelques facteurs physiques et chimiques a permis:

- d'obtenir quelques informations sur l'écologie des trois populations.
- d'établir une corrélation entre un ou plusieurs des facteurs mesurés et le déroulement des cycles annuels,
- de donner une certaine importance aux différences et aux similitudes qui apparaissent en comparant ces trois stations, même dans les cas où une corrélation véritable ne pouvait être mise en évidence.

## 2. REMERCIEMENTS

La présente recherche fut entreprise dans le cadre de mes études de doctorat du 3ème cycle, et elle fut supervisée par M. le Professeur J.H. Stock et M. le Dr. S. Pinkster. Je tiens à exprimer ma reconnaissance pour l'aide qu'ils m'ont apporté dans cette étude.

L'agréable coopération de M. le Professeur H. Boulangé (†) et de son successeur, M. le Professeur H. Hoestlandt, de la Faculté Libre des Sciences de Lille, directeurs de la station biologique "Lab. Ch. Maurice" à Ambleteuse-sur-Mer (Pas-de-Calais), France, qui était à ma disposition pour le travail sur le terrain mérite aussi d'être mentionnée.

Du point de vue financier, ce travail a pu être réalisé grâce à une subvention de l'Université d'Amsterdam.

Enfin je tiens à remercier M. H. Olofsen, qui m'a assisté lors du traitement arithmétique et statistique, et M. R. Robelus, avec qui j'ai pu collaborer de façon très agréable lors des sept premiers mois de la présente recherche.

## 3. MATERIAUX ET METHODE

### a) Description des stations.

Les lieux des prélèvements sont tous trois situés

sur la côte française N.O. entre Calais et Boulogne (département du Pas-de-Calais).

Sur les côtes françaises de la Manche, les différences entre marée basse et marée haute sont importantes: lors des marées hautes d'équinoxe, l'eau de mer peut atteindre une hauteur de neuf mètres au-dessus du niveau de la plus basse marée. Le long de cette côte la plage est alternativement sablonneuse avec dunes et rocheuse avec falaises abruptes ou grèves.

- Station no. 1 -

Cran d'Escalles. Le site du prélèvement se trouve à 200 m environ au nord de l'accès à la plage que l'on atteint depuis le village d'Escalles par une route latérale à la N.40, au sud du village.

La station consiste en petit ruisseaux sortant la falaise (calcaire crétacique supérieur) à plusieurs niveaux au-dessus d'une plage de galets. Dans ces ruisseaux, *Gammarus duebeni duebeni* vit principalement parmi les cailloux, parfois entre les mousses qui couvrent partiellement ces cailloux. Ce genre de biotope est mentionné (catégorie 2-C-b) dans le mémoire concernant la présence de *G. duebeni duebeni* en Europe (Pinkster et al., 1970: 117).

Le vent de mer prédominant amène des ions Na et Cl dans ces ruisseaux; des changements brusques de salinité sont possibles lors des périodes de grosse mer par l'action des embruns. Cependant, l'on ne doit pas attacher trop d'importance à ces changements, car l'écoulement assez rapide des cours d'eau entraîne un apport constant d'eau douce. Le degré d'acidité, la température et la teneur en calcium de l'eau peuvent également subir des changements sous l'action des embruns, mais ces variations seront ordinairement négligeables.

- Station no. 2 -

Audresselles. Le site du prélèvement se trouve au nord du village, au pied d'un escalier en pierre qui mène à la plage; il est constitué par des cuvettes supra-littorales, où vit *Gammarus duebeni duebeni*.

Ces cuvettes supra-littorales contiennent de petits volumes d'eau saumâtre et stagnante, près de la mer. En raison de leurs dimensions réduites, elles subissent de grands changements de température et de salinité (évaporation, pluies, marées pendant les vives-eaux); elles constituent l'habitat le plus caractéristique de *G. duebeni duebeni* dans les régions plus tempérées de son aire de distribution (Pinkster et al., 1970).

- Station no. 3 -

Pointe de la Rochette. Ce site de prélèvement, le plus méridional des trois, se trouve à environ 500 m au nord de Wimereux, et il est accessible par un escalier dans la falaise au lieu dit Pointe-aux-Oies.

Dans la falaise principalement formée de couches du Portlandien, de petits ruisseaux d'eau douce prennent naissance s'écoulent sur un petit plateau argileux où poussent divers Phanérogames (en particulier *Tussilago farfara* L.), et descendent vers la mer.

Dans ces ruisseaux, l'on rencontre *Gammarus pulex pulex* parmi la végétation, mais en plus grand nombre parmi les nombreux cailloux.

*Gammarus pulex pulex* est présent entre la source et la base du plateau argileux. Dans le cours inférieur, on trouve *G. duebeni duebeni*, mais en nombre très limité (cf. Robelus, non publié). Quant aux facteurs du milieu aquatique, cette station est l'intermédiaire entre la station no. 1 et la station no. 2. La température de l'eau varie plus ou moins parallèlement aux fluctuations annuelles de la température de l'air; les variations du taux d'ions Cl et Ca sont faibles. Sur la carte ci jointe (fig. 1) les trois stations sont mentionnées. Pour des données plus détaillées, il est conseillé de se reporter à la carte de France au 1: 50.000ème; feuille XXI-3, Marquise, carte éditée par l'Institut Géographique National à Paris.

b) Echantillonnage

Les Gammarides furent recueillis à l'aide d'une épauvette rectangulaire, avec une ouverture de 30 x 20 cm et des mailles d'environ 1 mm<sup>2</sup>.

Au Cran d'Escalles et à la Pointe de la Rochette, on plaçait cette épuisette dans le cours d'eau. On remuait ensuite les cailloux (et la végétation) en amont; les Gammarides qui s'y trouvaient étaient ainsi entraînés par le courant et aboutissaient dans l'épuisette. Après chaque capture, tous les Gammarides de l'épuisette étaient soigneusement transférés dans un tube en matière plastique; on comptait globalement le nombre d'animaux capturés, et l'on continuait jusqu'à ce qu'un total d'au moins cent exemplaires soit recueilli.

A Audresselles, on remuait les cailloux au fond de la cuvette, à l'aide de l'épuisette ou du pied. Ensuite, les animaux ainsi mis en mouvement, étaient capturés avec l'épuisette.

Les animaux recueillis étaient fixés au formol à 4 %.

On a l'impression que les animaux juvéniles sont peu représentés dans les échantillons mensuels; ceci peut être dû à la grandeur des mailles du filet, mais aussi au fait que l'on remarque moins

facilement ces animaux lors des captures.

#### c) Utilisation des échantillons.

Après le travail sur le terrain, on vérifiait tout d'abord l'uniformité taxonomique des échantillons pris dans les différentes stations. Ensuite, on déterminait pour chaque animal, à l'aide du microscope binoculaire, muni d'un oculaire micrométrique:

- la longueur de la tête, comme indice pour la longueur du corps (voir plus loin). D'abord, ces mesures étaient effectuées avec la précision d'une unité micrométrique (0.035 mm); ultérieurement on les reportait dans des classes de table d'une valeur de 5 unités micrométriques chacune (0,175 mm).

- le sexe; les petits animaux, qui ne pouvaient pas être déterminés sexuellement, étaient appelés juvéniles.

Les signes pour caractériser les animaux ♂ et ♀, les stades reproducteurs, non-reproducteurs et juvéniles, sont indiqués dans le tableau no. I.

Tableau I.

Signes pour caractériser les sexes et les stades de développement chez *Gammarus d. duebeni* et *Gammarus p. pulex*

	<i>pulex</i>				<i>duebeni</i>			
	mâle	femelle (non-reproductrice)	femelle (reproductrice)	juvénile	mâle	femelle (non-reproductrice)	femelle (reproductrice)	juvénile
calcéoles (A2)	+	-	-	-	+	-	-	-
flagelle A2 à rangées de poils denses	+	-	-	-	-	-	-	-
épine palmaire mediale sur Gn2	+	-	-	-	+	-	-	-
oostégites	-	+	+	-	-	+	+	-
poils sur les oostégites	0	-	+	0	0	-	+	0
marsupium, contenant des oeufs ou des jeunes	0	-	+	0	0	-	+	0

0 = inutilisable; + = présent; - = absent.

## d) Les mesures.

La détermination de la longueur du corps (distance entre l'extrémité antérieure de la tête et l'extrémité postérieure du telson) n'est pas facile chez les Gammarides, en raison de la courbure du corps, ce qui diffère d'un individu à l'autre. Nous n'avons pas employé cette mesure assez imprécise, comme le furent Hynes (1954) et Kinne (1952), mais nous avons à la suite de Dennert, et al., (1969) mesuré la longueur médiane dorsale de la tête.

Il est évident que la longueur de la tête ne peut servir comme indicateur pour la longueur du corps, que dans le cas où ces deux grandeurs sont corrélatives.

Chez *Gammarus saddachi* Sexton, Dennert et al., (1969) avaient démontré qu'il existait une corrélation linéaire entre la longueur du corps (de 4 à 16 mm) et la longueur de la tête. Chez *G. chevreuxi* cette relation n'est pas linéaire (Sexton, 1924).

Nous n'avons pas connaissance qu'une telle corrélation ait été mise en évidence pour *G. duebeni duebeni* ou pour *G. pulex pulex*.

C'est pour cela que nous avons déterminé, à l'aide de l'oculaire à micromètre, la longueur de la tête et la longueur du corps de 59 exemplaires de *G. pulex pulex* et de 76 exemplaires de *G. duebeni duebeni*, choisis au hasard parmi les échantillons recueillis. Puisque le corps est courbe, il fut mesuré en parties.

## Note:

Lorsque l'on essaye d'obtenir une indication des âges d'une population de Gammarides à l'aide des longueurs du corps, il ne faut pas oublier que des animaux de même âge peuvent être de longueurs différentes.

En ce qui concerne *G. duebeni duebeni*, c'est Kinne (1952) qui a constaté expérimentalement que ces Gammarides ont une variation moyenne de 0,5 mm et une variation maximale de 1,1 mm (la longueur du corps étant de 12 mm).

*Gammarus duebeni duebeni*

L'on a d'abord envisagé la linéarité des données pour les 76 Gammarides examinés. En raison des indications fournies pour *G. saddachi*, on a recherché une relation linéaire entre la longueur de la tête ( $L_t$ ) et celle du corps ( $L_c$ ).

Dans le cas de *G. duebeni duebeni* le coefficient de sécurité c'est à dire la valeur en-dessous de

laquelle l'on pouvait admettre la linéarité de la relation avec une certitude de 95% était voisine de 2. La valeur trouvée était 0,0009 donc nettement inférieure à 2, ce qui met en évidence la linéarité de la corrélation entre  $L_t$  et  $L_c$ . Ensuite on détermina la ligne de régression.

Valeurs trouvées:

coefficient de corrélation	= 0,99
coefficient de direction	= 11,89
constante	= -2,36

La ligne de régression est ainsi calculée:

$$L_t = 0,084 L_c + 0,20.$$

Cette ligne est représentée sur le graphique de la fig. 2b.

*Gammarus pulex pulex*

Dans ce cas, également, on a recherché la linéarité entre la longueur de la tête et celle du corps pour les 59 Gammarides examinés.

Le coefficient de sécurité (confiance de 95%) était voisin de 2,1, la valeur trouvée était 0,005.

La relation entre  $L_t$  et  $L_c$  était donc également et nettement linéaire.

Ici, aussi, on a calculé la ligne de régression:

Valeurs trouvées:

coefficient de corrélation	= 0,97
coefficient de direction	= 10,72
constante	= -1,72

La ligne de régression est ainsi calculée:

$$L_t = 0,093 L_c + 0,16.$$

Cette ligne de régression est représentée dans la fig. 2a.

Il n'est pas superflu, étant donné les résultats obtenus, de présenter ici quelques remarques sur la méthode décrite ci-dessus, au sujet de la détermination des longueurs de corps des Gammarides.

D'abord, il faut signaler que les lignes de régression trouvées pour *G. saddachi* (cf. Dennert et al., 1969) et pour *G. duebeni duebeni* et *G. pulex pulex* (présente publication) ne sont valables que pour des animaux dépassant une longueur minimale. La ligne de régression pour animaux plus petits (cf. Sexton, 1924; et Girisch, non publié) fait un angle avec celle des animaux plus grands (constatation pour *G. chevreuxi*). Ensuite, il ne semble pas exact d'appliquer immé-

diatement la corrélation trouvée pour *Gammarus zaddachi* à toute la famille des Gammarides. Stock & Pinkster (1970), dans leur publication concernant *Gammarus duebeni celticus* et *Gammarus duebeni duebeni* respectivement en eau douce et en eau saumâtre, ont un peu prématurément parlé de "directly proportional" pour les longueurs de la tête et du corps, malgré le fait qu'ils ont employé des mâles adultes d'une longueur de la tête supérieure à 1 mm.

Finalement il faut signaler que la ligne de régression, telle qu'elle figure dans la publication de Dennert et al. (1969: 17, figs. 8), ne correspond pas exactement à la formule qui l'accompagne. Après calcul de la ligne, qui a été correctement dessinée (Dennert, communication personnelle), on obtient la formule  $L_t = 0,093 L_c + 0,22$ . Cette formule montre une grande analogie avec celles obtenues pour *G. d. duebeni* et *G. p. pulex*.

En résumé, nous obtenons un aperçu de la répartition des âges au sein d'une population, à l'aide des mesures de longueur de la tête des Gammarides recueillis, étant donné que l'on a mis en évidence que ces longueurs montrent une corrélation linéaire avec la longueur du corps. Ceci est valable, tout en reconnaissant que la partie juvénile de la population trouble quelque peu les résultats en raison d'une méthode de mesure trop peu précise. Nous pouvons nous demander ce que signifie cette anomalie par rapport aux variations de longueur que signale Kinne (1952) chez des animaux de même âge.

e) Détermination des facteurs physiques et chimiques du milieu aquatique.

- le pH -

Le degré d'acidité de l'eau des différentes stations fut mesuré à l'aide d'un Radiomètre (type P.H.M. 24-c), puis avec du papier-indicateur. La signification des valeurs trouvées s'est avérée peu intéressante, car les variations en un site de prélèvement étaient négligeables (0,9 pH au maximum). Ensuite, parce que l'appareil n'était plus disponible on fut obligé d'employer des papiers indicateurs pendant la seconde période d'observation. Une comparaison des valeurs obtenues

à l'aide de ces deux méthodes fut impossible (le papier indiquant, de façon imprévisible, un pH inférieur de 0,1 à 0,2 unités à celui donné par le pH-mètre électrique). Pour ces raisons la mesure du pH n'a pu être retenue.

- la température -

Du mois d'avril au mois de novembre 1970, on a mesuré la température de l'eau avec un téléthermomètre (Yellow-Springs Instr. Co. Inc.) d'une précision de 0,1°C.

Durant les mois suivants les mesures de température furent effectuées à l'aide d'un thermomètre à mercure, d'une précision de 0,1°C.

- la chlorinité -

Le taux de chlorinité de l'eau dans les trois endroits de prélèvement fut déterminé au laboratoire, par un chlorinimètre "E.E.L.", en mg/l.

- le taux de calcium -

Le taux de calcium fut également déterminé après le retour au laboratoire, avec un titreur "Oxford", en mg/l.

#### 4. LE CYCLE ANNUEL

On a mesuré la longueur de la tête sur des échantillons mensuels. Ensuite, une distribution fut établie, rangeant les animaux par classe de longueur de tête de 0,175 mm.

Le pourcentage des animaux appartenant à une même classe fut déterminé.

Les figs. 3, 4 et 5 présentent les graphiques des populations respectives, d'où ressortent les distributions mensuelles des longueurs de la tête, et donc plus ou moins nettement la distribution des âges.

Au-dessus de l'axe horizontal, on a porté le nombre de femelles, au-dessous celui des mâles. Les femelles en état de reproduction apparaissent en hachure.

Les animaux dont on n'a pu déterminer le sexe (les juvéniles) sont portés de façon symétrique de part et d'autre de l'axe des abscisses (cf. histogrammes du cycle annuel, Hynes, 1954).

Un problème apparaissait pour la classe de longueur de la tête qui comprenait à la fois des

animaux juvéniles, des adultes mâles et des adultes femelles. Dans cette classe, on a porté le pourcentage des juvéniles symétriquement de part et d'autre de l'axe des abscisses; les pourcentages des mâles et des femelles fut ensuite superposés. (Trait horizontal dans le bloc pour les mâles, hachures pour les femelles).

Ensuite, on a indiqué pour chaque échantillon:

- la date d'échantillonnage
- le nombre total d'animaux recueillis (N dans les diagrammes)
- le facteur de mensuration (ce nombre, multiplié par la largeur de la classe de longueur de la tête (0,175 mm), donne la valeur exacte de l'écart-type  $\sigma$ ).

Note:

A Audresselles l'échantillonnage ne fut pas effectué au mois de décembre. Les cuvettes étaient alors gelées; pour la même raison les facteurs du milieu ne furent pas mesurées.

- Audresselles - *G. duebeni duebeni* (fig. 3) - La reproduction a lieu de septembre au printemps. En automne et en hiver, la population comporte surtout des femelles reproductrices et des mâles adultes. On trouve des stades juvéniles à partir du mois de novembre, en quantités minimales d'abord, en plus grand nombre à partir du mois de février. Les animaux adultes meurent au printemps, les femelles d'abord, suivies par les mâles quelques temps après.

Les juvéniles deviennent adultes vers les mois d'août-septembre, et le cycle se renouvelle.

- Cran d'Escalles - *G. duebeni duebeni* (fig. 4) - La reproduction est maximale pendant les mois d'avril, de mai et de juin; minimale (jusqu'à zéro) pendant l'hiver.

Pendant ces mêmes mois de l'hiver, les juvéniles, qui sont apparus en mai-juin, deviennent adultes, alors que leurs parents meurent.

La reproduction, au Cran d'Escalles, est moins intensive que celle d'Audresselles.

- Pointe de la Rochette - *G. pulex pulex* (fig. 5) Bien que beaucoup plus intensive, la reproduction se déroule ici plus ou moins parallèlement à celle du Cran d'Escalles. Le maximum de la reproduction a également lieu aux mois d'avril, de mai

et de juin; il y a une période calme en novembre et en décembre, alors que les stades juvéniles grandissent et que les adultes meurent. Le cycle recommence donc au printemps.

## 5. FACTEURS DU MILIEU

### a) Température

Pendant les trois premiers mois de cette étude, la température de l'eau n'a pas été mesurée à Audresselles et à la Pointe de la Rochette. Cependant, les mesures effectuées ultérieurement permettent de reconstituer les variations annuelles de la température aux stations mentionnées. Comme le montre la fig. 6, la température de l'eau à Audresselles et à la Pointe de la Rochette évolue parallèlement à la température de l'air à ce niveau.

Au Cran d'Escalles, la température de l'eau suit un régime tout à fait différent. Nous voyons que la température des ruisseaux qui sortent de la falaise reste à peu près constante au cours de l'année. Si l'on veut distinguer des écarts, on peut dire que la température varie entre +10° C et +11° C. La valeur maximale (11,0° C) fut enregistrée pendant l'été, la température minimale (10,1° C) fut mesurée au mois de décembre. Plus loin, on examinera si les variations de température ont une incidence sur le cycle annuel des Gammarides dans les trois stations.

### b) Chlorinité (fig. 7)

En ce qui concerne la teneur en ions-Cl, l'eau du Cran d'Escalles et celle de la Pointe de la Rochette sont semblables. La fig. 7 montre que la concentration d'ions-Cl varie quelque peu au cours de l'année.

Bien que les sommets des courbes ne correspondent pas exactement, on peut dire que dans ces stations, l'eau contient plus d'ions-Cl pendant l'automne et le printemps que pendant le reste de l'année.

Cette augmentation peut être due à: un apport plus important par les embruns et à une augmentation de l'évaporation.

Le premier maximum à la Pointe de la Rochette serait surtout dû à une évaporation plus intense, tandis que l'apport d'ions par le vent serait responsable en particulier pour le maximum d'

automne à la Pointe de la Rochette, et au Cran d'Escalles qui est beaucoup moins exposé.

*G. pulex pulex* est une espèce d'eau douce; il y aura peu de problèmes d'osmorégulation à la Pointe de la Rochette, avec un taux de chlorure moyen de 125 mg/l environ.

*G. duebeni duebeni* est une espèce d'eau saumâtre; du point de vue de l'osmorégulation la situation est nettement plus critique au Cran d'Escalles, avec un taux de chlorure moyen d'environ 50 mg/l. Cependant, il ne faut pas perdre de vue trois faits importants:

- deux fois par mois, en période de vives eaux la salinité des ruisseaux augmente, pendant un temps assez bref, grâce aux embruns.

- les ions-Cl semblent jouer un rôle beaucoup moins important qu'on ne le pensait antérieurement. La teneur en ions-Na, qui semble être beaucoup plus importante (Sutcliffe, 1967) ne fut pourtant pas mesurée, mais on peut estimer que, par action des embruns, elle sera plus élevée qu'en eau douce, comme c'était le cas pour la chlorinité.

- le taux en ions-Ca dans les cours d'eau des falaises est très élevé, donc ils regnent dans ce milieu des conditions osmorégulatrices relativement favorables.

A Audresselles, la chlorinité des cuvettes est sujette à des variations importantes au cours de l'année. Pendant les mois de septembre et d'octobre, alors que l'eau de mer peut atteindre un niveau très élevé par vives-eaux, nous observons une teneur en ions-Cl pratiquement égale à celle de l'eau de mer (chlorinité d'environ 20‰ dans la région étudiée).

Par contre, en ce qui concerne la température, l'apport régulier d'eau de mer dans les cuvettes a une action stabilisatrice, et Kinne (1953a) mentionne que les conditions de salinité défavorables sont supportées le plus facilement lorsque les températures sont optimales.

Bien que non mesurées, les variations de T et de S pour des périodes brèves (évaporation et augmentation de température sous l'action du soleil, influence de la pluie) méritent d'être mentionnées ici.

Ceci permet d'affirmer que le pouvoir d'adapta-

tion physiologique des Gammarides dans les cuvettes est mis à rude épreuve. Il était d'ailleurs connu, que le potentiel physiologique de *G. duebeni duebeni* est très important.

#### c) Taux de Calcium (fig. 8)

La teneur de l'eau en ions-Ca varie au cours de l'année, tant au Cran d'Escalles qu'à la Pointe de la Rochette, bien qu'on n'ait pas pu déceler de périodicité dans ces fluctuations.

On comprend aisément que l'eau de ces stations contient relativement beaucoup de calcium (respectivement environ 100 mg/l et 125 mg/l en moyenne), étant donné que les endroits de prélèvement sont situés dans des formations calcaires. A Audresselles, la fluctuation du taux de calcium est très claire; elle se déroule parallèlement à celle du chlorure, ce qui n'est pas étonnant (principe de Knudsen).

L'influence de l'eau de mer sur ces cuvettes a déjà été mentionné dans le paragraphe sur la chlorinité.

## 6. PERIODE DE REPRODUCTION

La période reproductrice fut déterminée pour les trois populations à l'aide de données qui se superposent quelque peu.

Le pourcentage des animaux juvéniles ne fut pas utilisé pour situer la période reproductrice, parce que cette donnée ne semble pas sûre, en raison de la méthode de capture.

1) Le pourcentage des femelles reproductrices, qui comporte:

- des femelles avec oeufs
- des femelles porteuses de jeunes
- des femelles sans oeufs ni stades juvéniles, mais avec des soies bien développés sur les lames incubatrices.

constitue une méthode plus claire et plus sûre, pour exprimer l'intensité de reproduction d'une population.

2) L'importance du nombre d'animaux en stade précopulatoire est évidemment lié à l'intensité de la reproduction.

Dans les trois stations on a noté les pourcentage des femelles reproductrices ainsi que le nombre de couples précopulés, en fonction du



temps (fig. 9).

Au sein des populations étudiées, les graphiques des femelles reproductrices et celles des couples précopulés se relie assez nettement.

Cependant, le graphique des couples précopulés renferme quelques inexactitudes; ceci est dû au fait que:

- le nombre réel de couples précopulés est probablement plus élevé que le nombre constaté, puisque la méthode d'échantillonnage a pour effet de rompre un nombre inconnu de précopulations.
- on a utilisé des nombres absolus et non pas des pourcentages (le nombre de couples précopulés n'est pas donné en relation avec le nombre total de Gammarides contenus dans l'échantillon).
- on a divisé en classes les nombres de précopulations, c'est à dire:
 

aucun	( 0 couples précopulés)
quelques-uns	( 1 - 5 couples précopulés)
plusieurs	( 6 - 10 couples précopulés)
beaucoup	(11 - 15 couples précopulés)
en abondance	( > - 15 couples précopulés)

En règle générale, nous pouvons cependant affirmer que, bien qu'elle soit une mesure moins exacte que le pourcentage de femelles reproductrices, la méthode qui consiste à compter le nombre de couples précopulés permet d'obtenir rapidement un aperçu de l'intensité reproductrice et de la période reproductrice d'une population de Gammarides lors du travail sur le terrain.

#### *Les Gammarus p. pulex* de la Pointe de la Rochette.-

Les courbes obtenues pour *G. pulex pulex* montre une variation, déjà connue pour cette espèce, lorsqu'elle vit dans des eaux sujettes à des fluctuations de température annuelles (Hynes, 1955; Roux, 1970).

La reproduction est maximale pendant le printemps et l'été, une période de repos reproductrice étant située en automne et jusqu'au début de l'hiver.

Hynes et Roux (cf. ci-dessus) ont attiré l'attention sur le fait que le début de la période de

repos coïncide avec le déclin de la température et de la longueur des jours. Puisque ni l'un ni l'autre de ces facteurs, isolément, ne parvient à induire la phase de repos de la reproduction, Roux (1970) suppose que ce sont les actions jointes de la température et de la photopériodicité qui entraînent ce repos.

Les résultats obtenus à la Pointe de la Rochette ne supportent ni n'infirmement cette hypothèse; cependant nous envisageons la nécessité de la vérifier par des expériences au laboratoire.

#### *Les Gammarus d. duebeni* du Cran d'Escalles.-

La reproduction de la population d'eau saumâtre de *G. duebeni duebeni* dans les ruisseaux de la falaise a lieu durant le printemps et l'été avec un maximum très accusé pour les mois d'avril et de mai.

Le nombre de couples précopulés évolue parallèlement au pourcentage de femelles reproductrices. Entre les mois d'août et de janvier, on n'a pas observé de couples précopulés; entre janvier et juillet on en dénombra de quelques-uns à plusieurs.

Il est à remarquer que le nombre des couples précopulés ainsi que le pourcentage de femelles reproductrices sont nettement inférieurs à ceux des populations des cuvettes d'Audresselles, durant tout le cycle reproducteur, qui est, lui aussi, nettement plus bref.

Peut-être, ceci est-il dû au fait que les animaux furent recueillis en bordure de leur biotope; il est possible que l'on n'ait pas obtenu un échantillon correspondant à la population qui vit dans les crevasses de la falaise.

Il est plus simple de supposer que *G. duebeni duebeni* occupe dans les ruisseaux un biotope sans concurrence et qu'une reproduction intensive ne soit pas nécessaire; ou d'admettre que les limitations de l'habitat (quantité de nourriture) rendent impossible un grand développement de la population (indice: animaux de tailles relativement petites), ce qui entraînerait qu'une reproduction trop intensive ne soit même pas souhaitable.

Le cycle reproducteur de *G. d. duebeni* ne montre pas, au Cran d'Escalles, une corrélation évidente

avec les facteurs du milieu qui ont été mesurés, ni dans le sens négatif, ni dans le sens positif. Le taux de calcium est sujet à des fluctuations très irrégulières, ne mérite pas d'être retenu comme facteur contrôlant la reproduction. La chlorinité, dont l'influence sur la vie de ces Gammarus d'eau saumâtre est en général importante, semble sans importance au Cran d'Escalles. Les maxima de chlorinité ne sont pas en corrélation avec les oscillations de la reproduction. Quant à la température c'est un facteur constant pendant toute l'année au Cran d'Escalles, ce qui ne peut donc pas influencer la reproduction. Il est cependant possible, que la température soit ordinairement le facteur qui marque le début et la fin de la reproduction, mais que, à température constante la photopériodicité joue un rôle déterminant pour cette reproduction. Il est possible que les facteurs liés de température et de photopériodicité contrôlent la reproduction, comme cela était supposé pour *G. p. pulex* (cf. ci-dessus) et qu'au Cran d'Escalles, à température constante, ce soit l'accroissement de la longueur des jours qui induise le début de la reproduction.

#### Les *Gammarus d. duebeni* d'Audresselles.-

Bien que nous ne disposions malheureusement pas de données pour le mois de décembre, le graphique permet cependant de conclure que pour les *G. d. duebeni* des cuvettes la reproduction commence au mois d'août et s'arrête au mois d'avril. Pendant l'automne et l'hiver, la population comporte un tiers de femelles reproductrices. Pendant les mois de mai, juin et juillet, on ne rencontre (presque) pas de femelles reproductrices. Le nombre de couples précopulés, augmente lui aussi pendant l'automne, pour atteindre un maximum pendant l'hiver, et décroître ensuite graduellement au printemps, sans cependant ne jamais tomber à zéro. A Audresselles, comme dans les autres stations, les facteurs du milieu tels que le taux de calcium et la chlorinité ne semblent pas influencer directement le cycle de reproduction. Cependant nous pouvons constater qu'il existe une corrélation négative entre la température et la reproduction.

En automne, lorsque la température commence à baisser, nous voyons augmenter le pourcentage de femelles reproductrices. Vers le printemps, à température croissante, ce pourcentage diminue. La reproduction a donc lieu pendant la période froide de l'année.

Il semble qu'on pourrait expliquer ainsi ce phénomène:

- *G. d. duebeni* est une espèce d'origine sub-arctique-boréale (cf. par. ex. Jazdzewski, 1970) et sur les côtes françaises de la Manche elle se trouve proche de la limite méridionale de son aire de distribution.
- Pendant l'été, les températures peuvent devenir très critiques pour *G. d. duebeni*, surtout dans les cuvettes à volume d'eau très réduit.
- Le développement des oeufs dans le marsupium et probablement aussi la (pré)copulation constituent, à l'égard de la température et de la salinité de l'eau, la phase la plus sensible du cycle annuel (Kinne, 1953a).
- La salinité des cuvettes varie au cours de l'année de façon irrégulière et forte.

Il semble dès lors logique, que la reproduction ait lieu pendant la période des températures les plus favorables, c'est à dire les plus basses.

#### 7. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DENNERT, H.G., A.L. DENNERT, P. KANT, S. PINKSTER & J.H. STOCK, 1969. Upstream and downstream migrations in relation to the reproductive cycle and to environmental factors in the amphipod, *Gammarus zaddachi*. *Bijdr. Dierk.*, 39: 11-43.
- GIRISCH, H., inédite. De beschrijving van de migratie van *Gammarus chevreuxi* en *Gammarus zaddachi* in een getijde gebied. Doctoraal verslag, Universiteit van Amsterdam (1972).
- HYNES, H.B.N., 1954. The ecology of *Gammarus duebeni* Lilljeborg and its occurrence in fresh water in western Britain. *J. anim. Ecol.*, 23: 38-84.
- , 1955. The reproductive cycle of some British freshwater Gammaridae. *J. anim. Ecol.*, 24: 352-387.
- JAZDZEWSKI, K., 1970. Biology of Crustacea Malacostraca in the Bay of Puck, Polish Baltic Sea. *Zool. Pol.*, 20: 423-480.
- KINNE, O., 1952. Zum Lebenszyklus von *Gammarus duebeni* Lillj. nebst einigen Bemerkungen zur Biologie von *Gamm. zaddachi* Sexton subsp. *zaddachi* Spooner. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 1: 187-203.
- , 1953a. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lilljeborg, 1. *Z. wiss. Zool.*, 157: 427-491.
- , 1953b. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni*, 6. Produktionsbiologische Studie. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*,

2: 135-145.

PINKSTER, S., 1969. Redescription of *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758) based on neotype material (Amphipoda). *Crustaceana*, 18: 177-186.

-----, 1972. On members of the *Gammarus pulex*-group from western Europe. *Bijdr. Dierk.*, 42 (2): 164-191.

PINKSTER, S., A.L. DENNERT, B. STOCK & J.H. STOCK, 1970. The problem of European freshwater populations of *Gammarus duebeni* Liljeborg, 1852. *Bijdr. Dierk.*, 40 (2): 116-147.

ROBELUS, R., inédite. De oekologische verspreiding van Amphipoda, behorende tot de familie van de Gammaridae en van Isopoda, behorende tot de familie van de Sphaeromidae, in schokbiotopen van het supra- en eulittoraal van de Franse Kanaalkust. Doctoraal verslag, Universiteit van Amsterdam (1972).

dam (1972).

ROUX, A.L., 1970. Le cycle de reproduction de deux espèces étroitement parentes de Crustacés Amphipodes: *Gammarus pulex* et *Gammarus fossarum*. *Ann. Limnol.*, 6 (1): 27-49.

SEXTON, E.W., 1924. The moulting and growth-stages of *Gammarus*, with descriptions of the normals and intersexes of *Gammarus chevreuxi*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, (n.S.) 13 (2): 340-401.

STOCK, J.H. & S. PINKSTER, 1970. Irish and French freshwater populations of *Gammarus duebeni* sub-specifically different from brackish water populations. *Nature (London)*, 228: 874-875.

SUTCLIFFE, D.W., 1967. Sodium regulation in the amphipod *Gammarus duebeni* from brackish-water and fresh-water localities in Britain. *J. exp. Biol.*, 46: 529-550.

F.A.J. VAN DEN BELD

Adresse postale:

Institut de Zoologie taxonomique,

Université d'Amsterdam,

Plantage Middenlaan 53, Pays-Bas

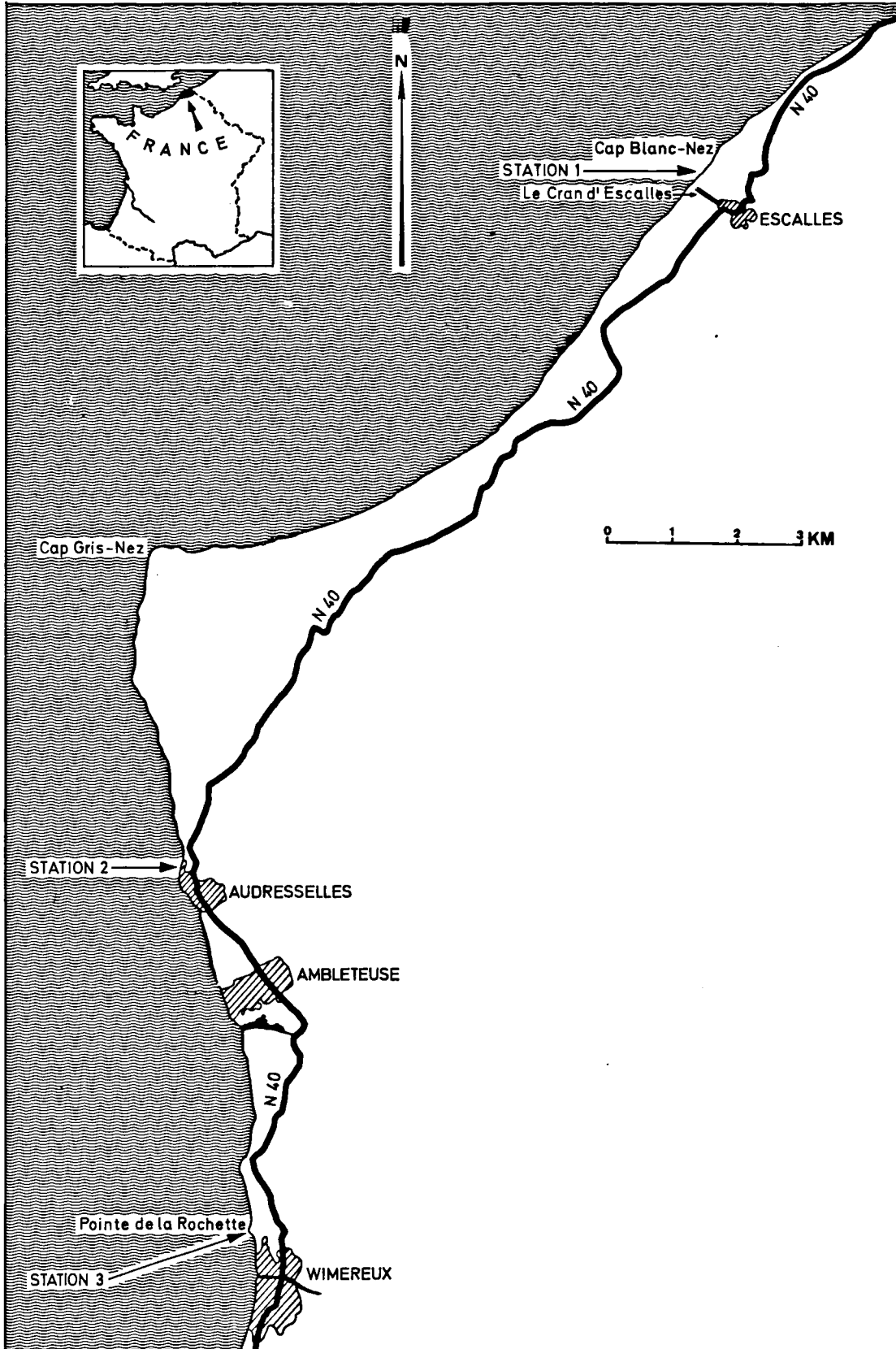


Fig. 1. Carte de la région du Boulonnais (France) indiquant la place des stations de prélèvement.

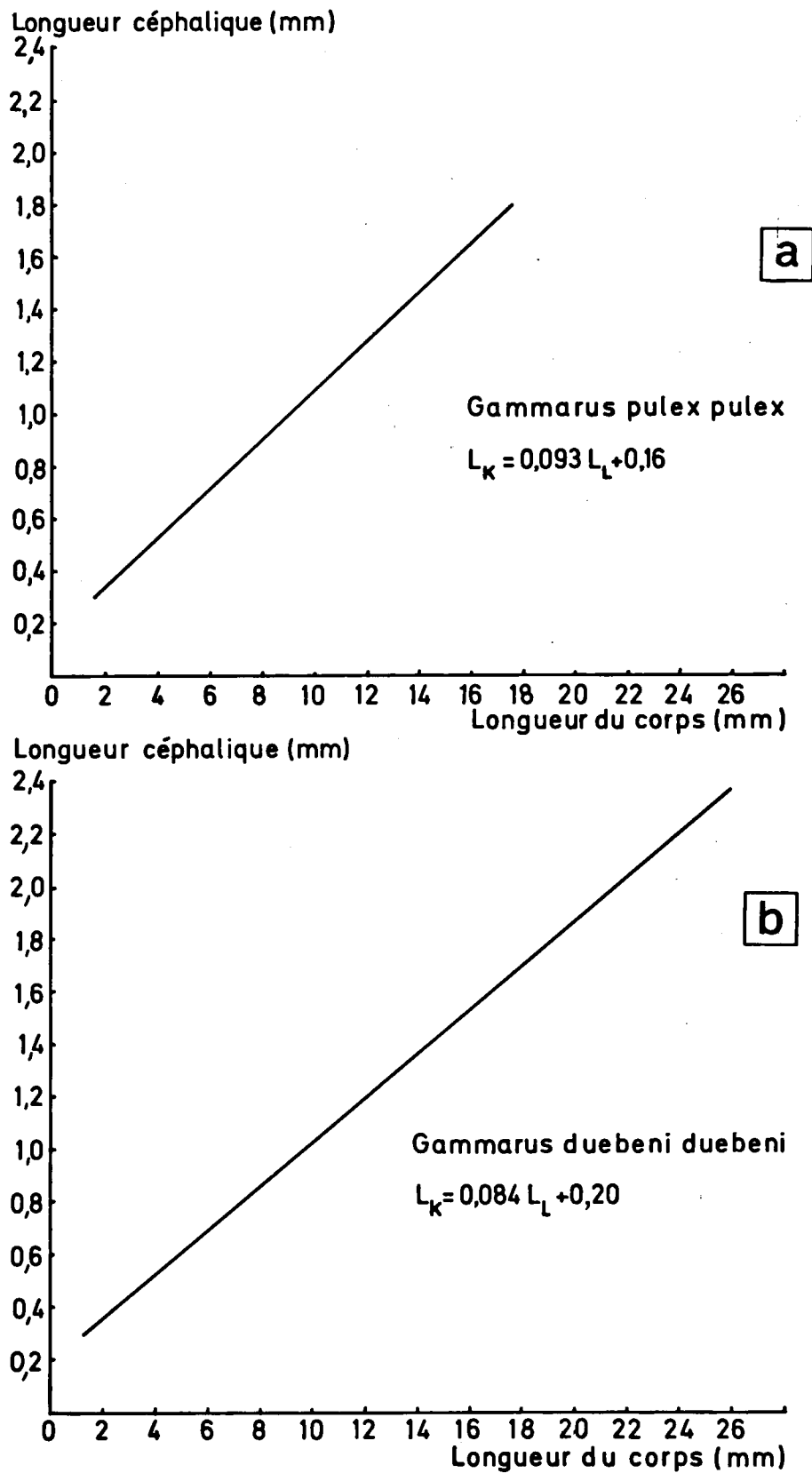


Fig. 2. Corrélation entre la longueur de la tête ( $L_c$ ) et celle du corps ( $L_k$ ) chez *Gammarus pulex pulex* (fig. 2 a) et chez *Gammarus duebeni duebeni* (fig. 2 b).

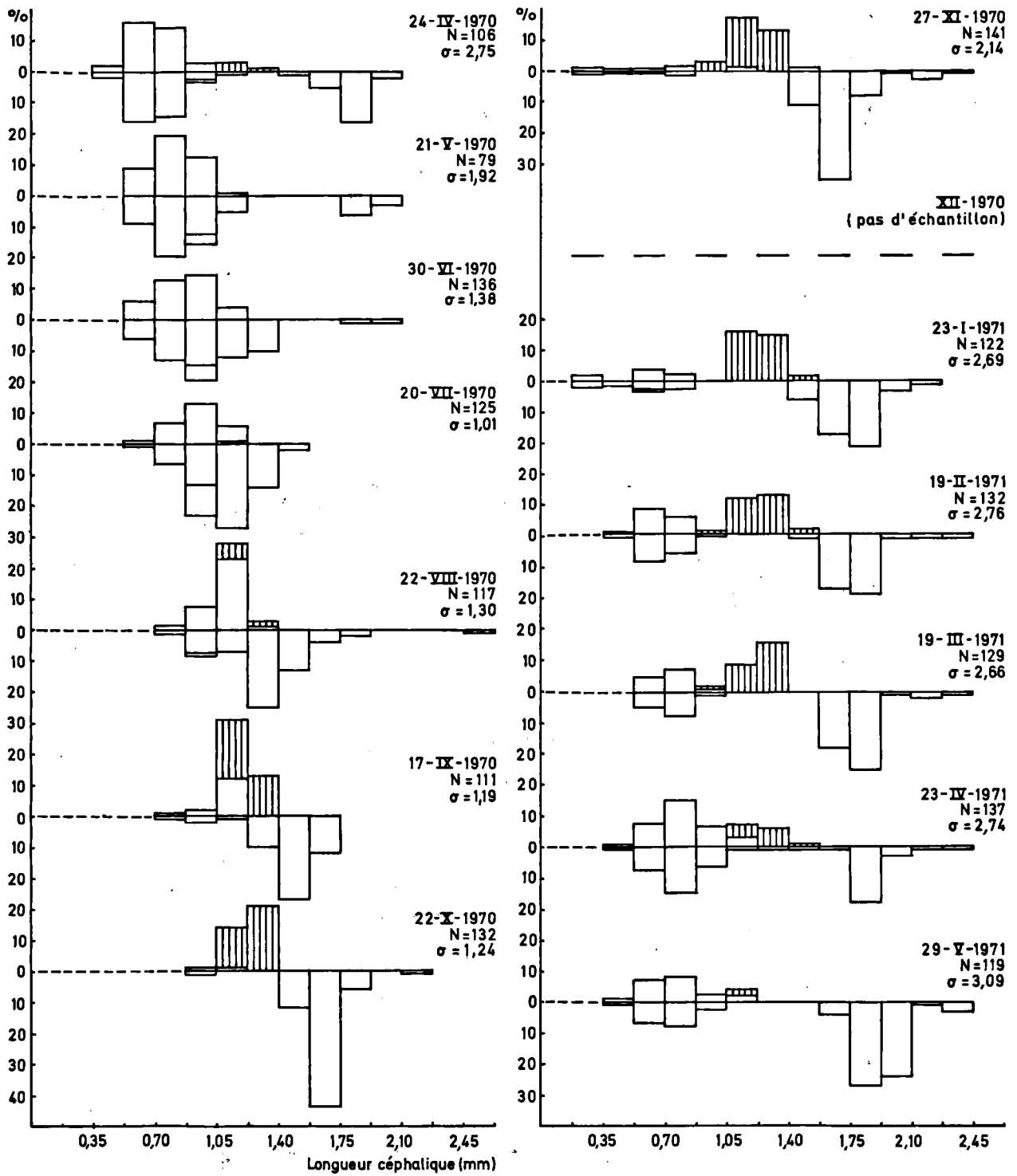


Fig. 3. Cycle annuel de *Gammarus duebeni duebeni* à la Station 2 (cuvettes d'Audresselles). Au-dessus de l'axe horizontal, on a porté le nombre de femelles, au-dessous celui des mâles; les femelles en état de reproduction en hachure. Les juvéniles sont porté de façon symétrique de part et d'autre de l'axe des abscisses. Voir aussi le texte, § 4.

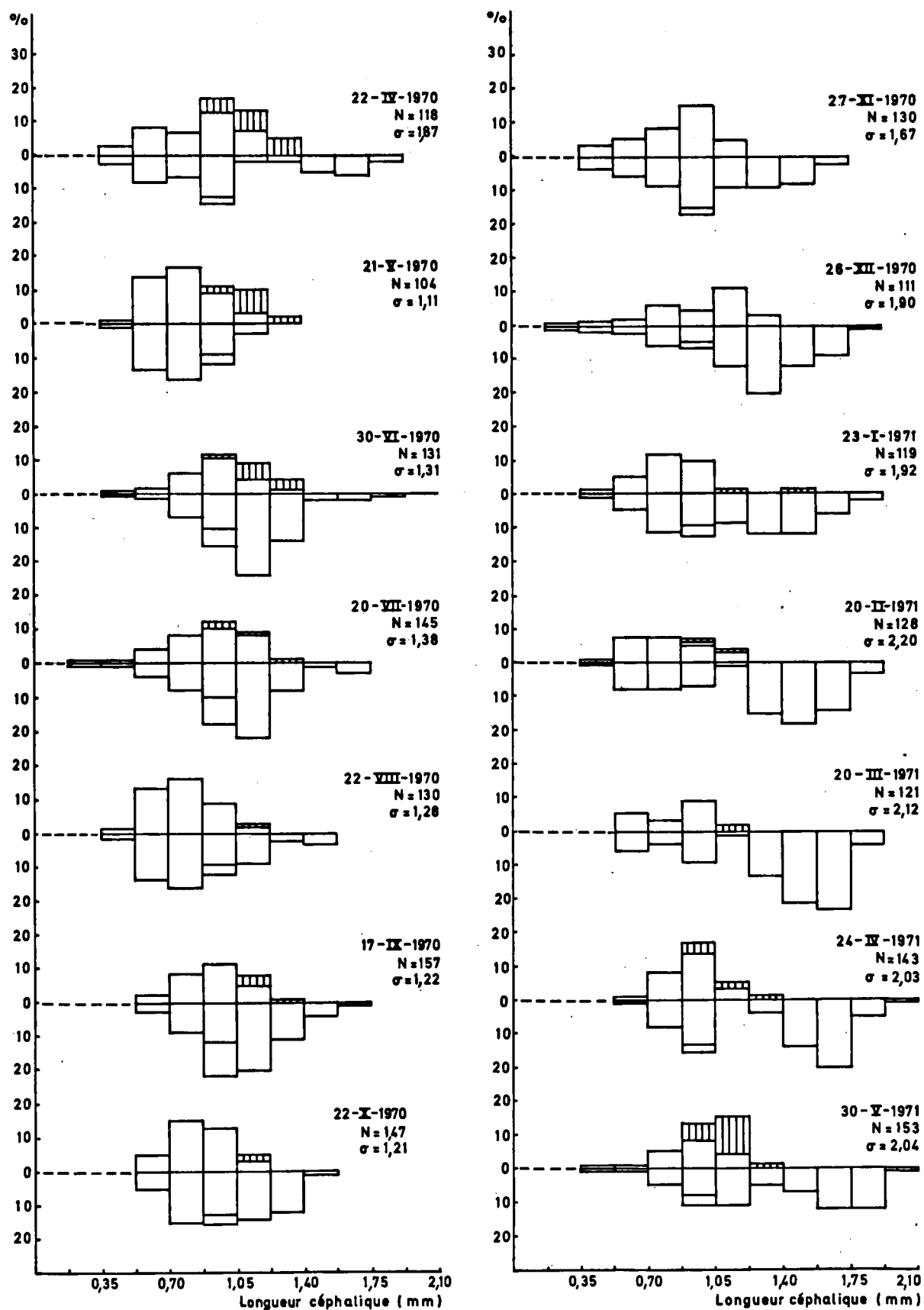


Fig. 4. Cycle annuel de *Gammarus duebeni duebeni* à la Station 1 (ruisseau au bas de la falaise au Cran d'Escalles). Explication: voir fig. 3.

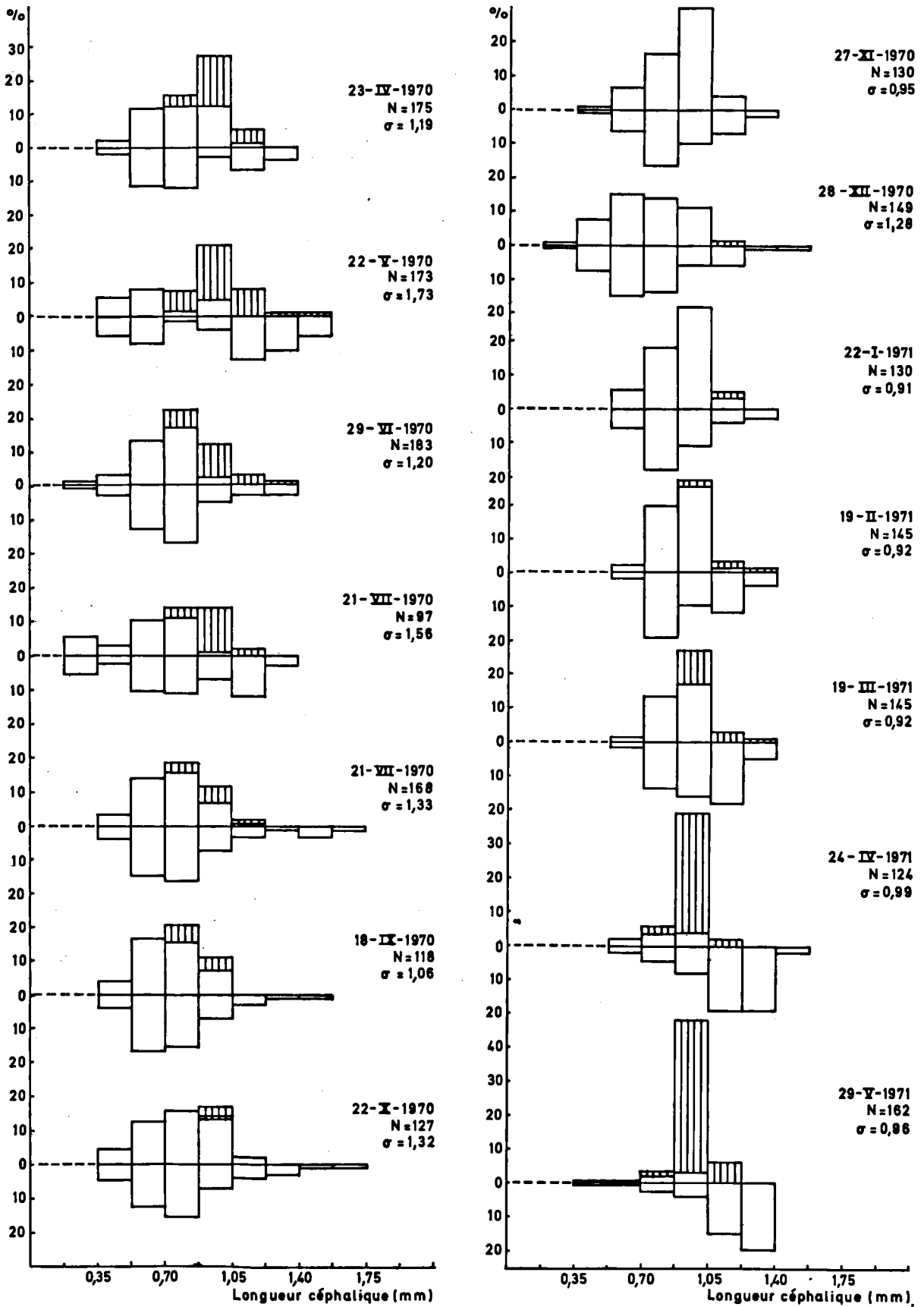


Fig. 5. Cycle annuel de *Gammarus pulex pulex* à la Station 3 (ruisseau au bas de la falaise à la Pointe de la Rochette). Explication: voir fig. 3.



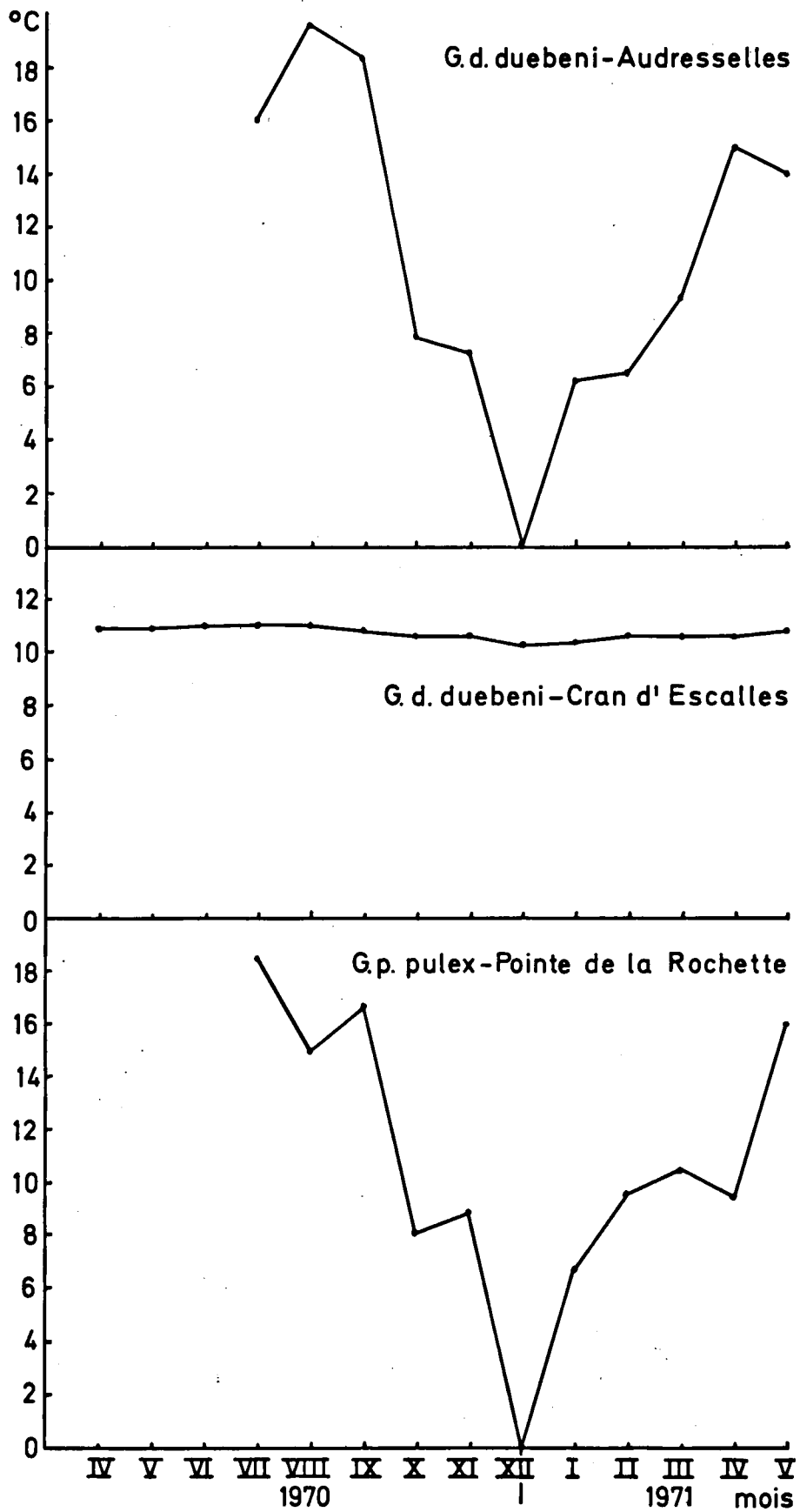


Fig. 6. Variation de la température de l'eau aux trois Stations.

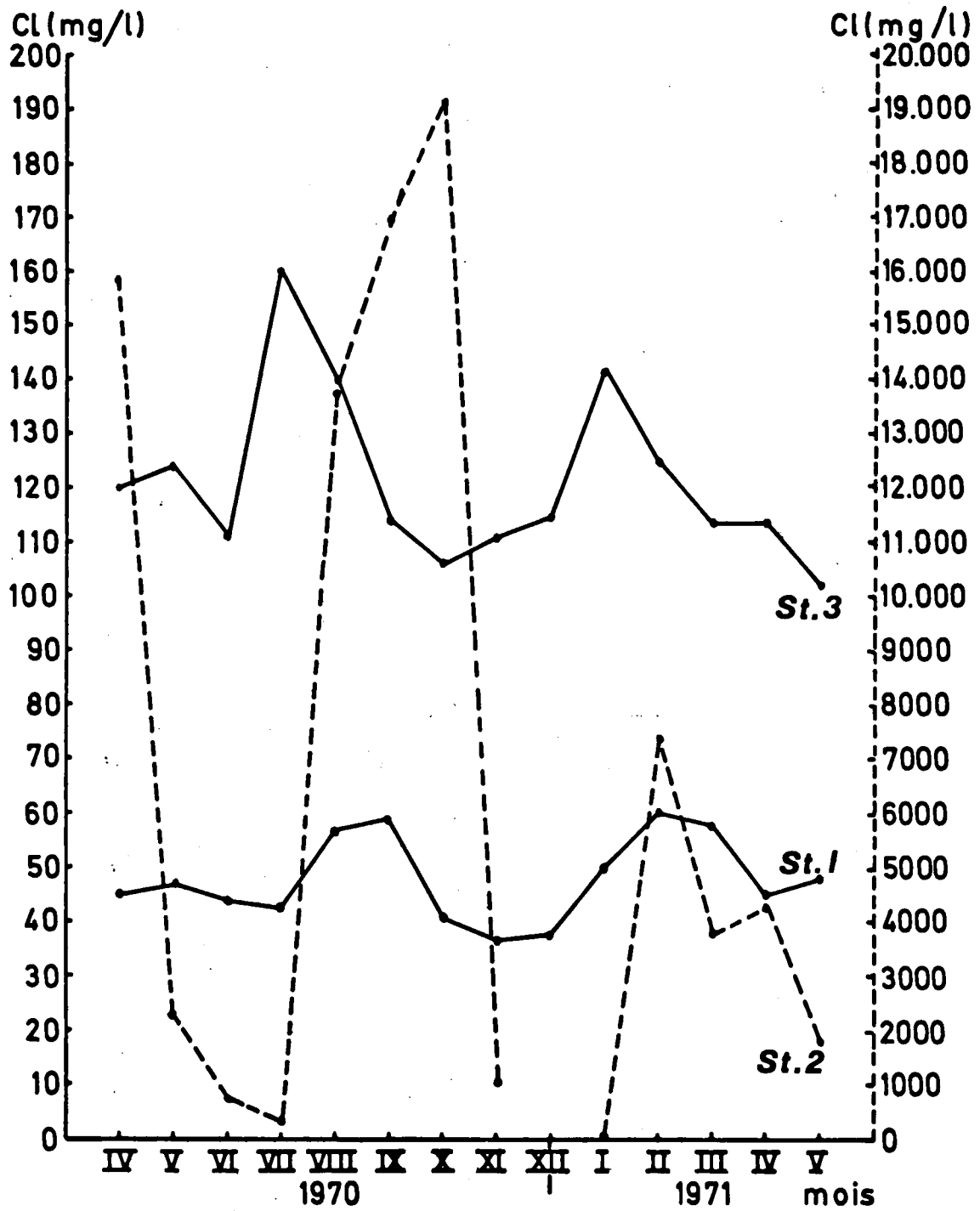


Fig. 7. Teneur en ions-Cl au cours de l'année aux Stations 1, 2 et 3. Pour les Stations 1 et 3 on utilise l'échelle gauche et pour la Station 2 celle de droite.

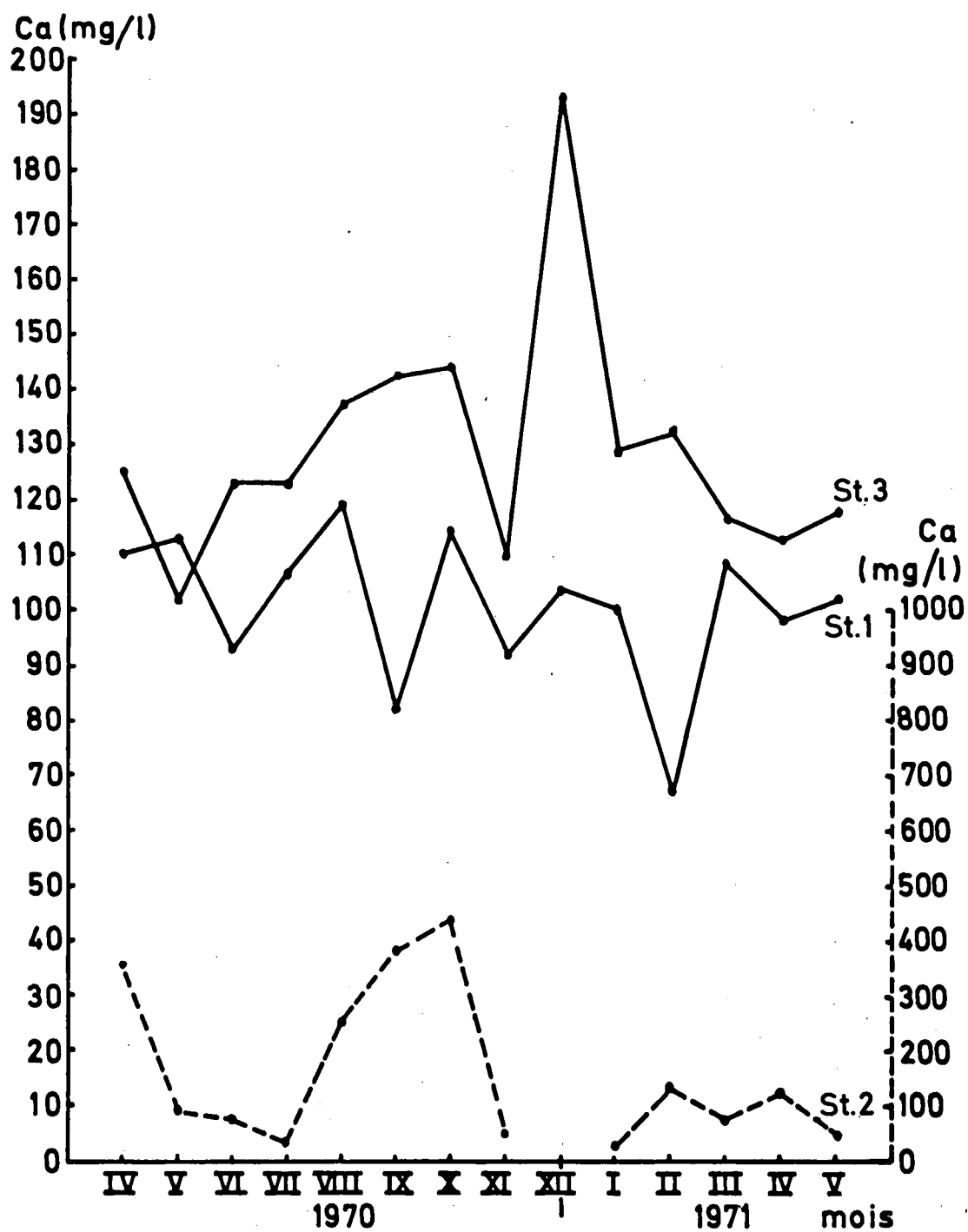


Fig. 8. Teneur en ions-Ca au cours de l'année aux Stations 1, 2 et 3. Pour les Stations 1 et 3 on utilise l'échelle gauche, pour la Station 2 celle de droite.

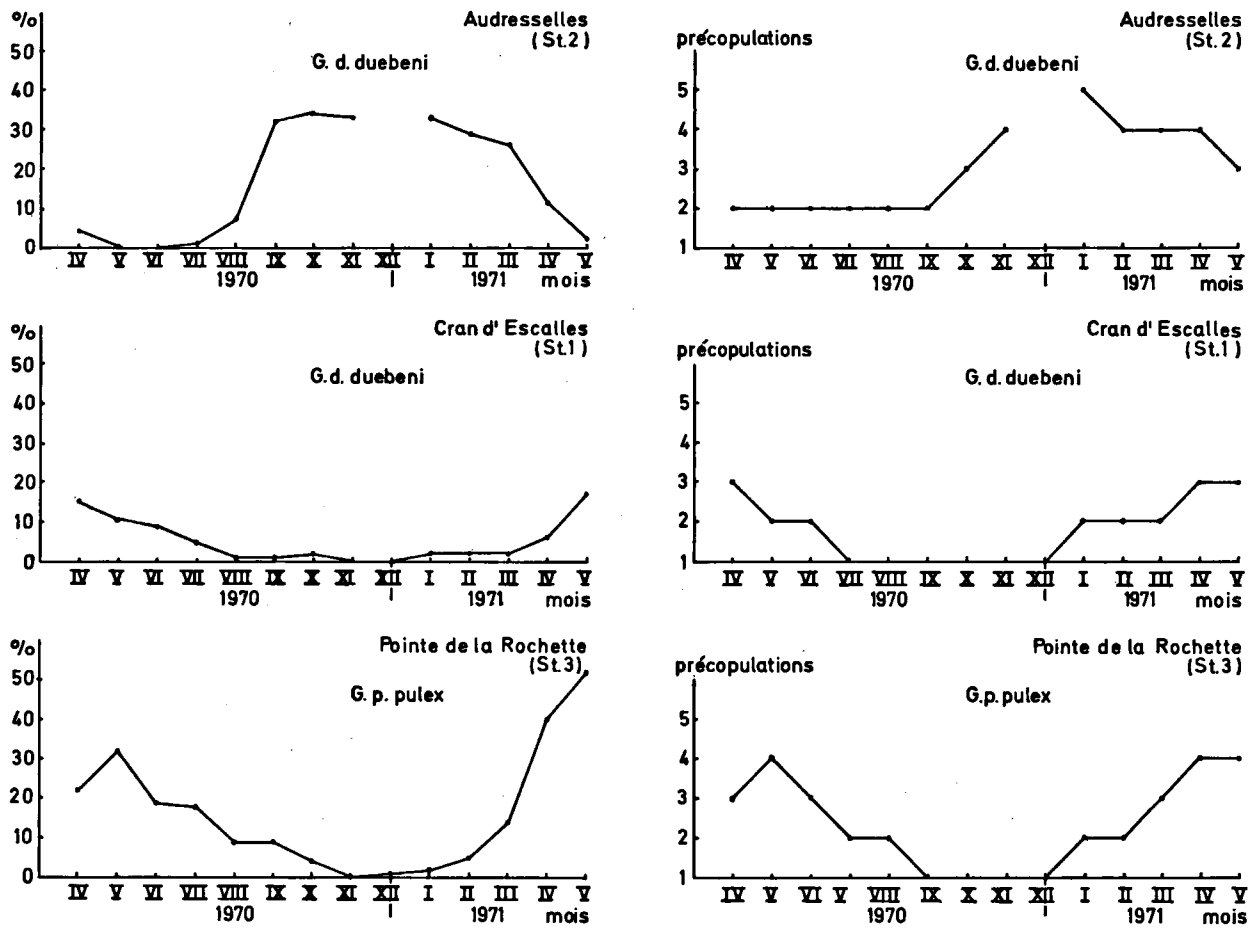


Fig. 9. Cycles annuels de reproduction de *Gammarus d. duebeni* (Stations 1 et 2) et de *Gammarus p. pulex* (Station 3).

A gauche: pourcentage des femelles reproductrices pendant les mois successifs de 1970 et 1971.

A droite: couples précopulés pendant les mois successifs de 1970 et 1971, divisés en 5 classes arbitraires:

- 1 = 0 couples précopulés
- 2 = quelques précopulations (1-5)
- 3 = plusieurs précopulations (6-10)
- 4 = nombreuses précopulations (11-15)
- 5 = très nombreuses précopulations (> 15)