

BULLETIN ZOOLOGISCH MUSEUM



Vol. 1 Nr. 3 15 - IX - 1966

LA REPARTITION ECOLOGIQUE DES AMPHIPODES DE LA FAMILLE DES GAMMARIDAE DANS LA SLACK ET SON ESTUAIRE

J.H. STOCK, H. NIJSSEN & P. KANT

ABSTRACT

The ecological distribution of 15 species of Amphipoda of the family Gammaridae in the river Slack and its estuary (Pas-de-Calais, north-western France) is described, especially in relation to environmental factors as current and chlorinity.

Depuis la mise au point de la taxonomie vraiment compliquée des Gammaridés de l'Europe occidentale, achevée seulement après la deuxième guerre mondiale, on sait que chaque espèce de ces Crustacés préfère un biotope très spécial, déterminé par les caractéristiques de l'eau, notamment la salinité d'une part, et la rapidité du courant d'autre part (voir p.e. Spooner, 1947; den Hartog, 1964).

Pendant les stages avec nos étudiants ès sciences au Laboratoire "Ch. Maurice" à Ambleteuse-sur-Mer (Pas-de-Calais), nous avons procédé à des mesures concernant l'influence du biotope sur la répartition des diverses espèces de Gammaridae dans la petite rivière la Slack et dans son estuaire. Ces recherches ont été exécutées entre mai 1964 et août 1966.

Nous voudrions remercier très cordialement le Professeur H. Boulangé, directeur du Laboratoire "Ch. Maurice", de son hospitalité et de l'intérêt qu'il a montré à nos recherches. Nous impliquons également dans nos remerciements certains étudiants, plus spécialement les dames H.L.M. van Amsterdam, M.R.B. Best, J. Nijssen-Meyer, H.M.A. Roelofs, A.E. Rijnberg et B. Stock-Balfoort ainsi que messieurs J.P.C. de Bruin, S. Pinkster et E.J. Schenkan qui nous ont effectivement aidés pendant toutes les saisons.

Les deux premiers auteurs sont responsables de la direction du travail sur le terrain et de

toutes les déterminations, sauf celles des espèces-jumelles *Gammarus zaddachi* et *G. salinus*, qui ont été faites par le dernier auteur.

DESCRIPTION SOMMAIRE DE LA REGION PROSPECTEE

La Slack est une petite rivière, coulant dans le sens Est-Ouest, parcourant surtout des terrains calcaires, et se jetant dans la Manche juste au Sud du village d'Ambleteuse dans le département du Pas-de-Calais. Alimenté par des sources, mais surtout par la pluie, ni le cours de la rivière (à l'exception de la partie inférieure), ni la composition de ses eaux n'ont subi de grandes influences des interventions humaines.

L'influence estuarienne s'étend de la mer jusqu'à la Route Nationale 40 (à l'Est d'Ambleteuse), où l'on a construit une écluse automatique (E sur la carte 2). Cette écluse se ferme ou s'ouvre automatiquement au gré des marées. Sous la pression de la marée montante, elle se ferme, de sorte que l'eau plus salée du flux ne pénètre guère en amont de l'écluse.

La source de la Slack se trouve à 17 km 500 m de la mer, à vol d'oiseau, sur le terrain d'une ferme qui s'appelle "La Fontaine", au Sudouest du village de Hermelinghen. La rivière jaillit directement de la roche calcaire. Tout près de la source, on a construit une cressonnière, ce qui occasionne une contamination assez sérieuse des environs de la source. A peu près 500 m en aval, le ruisseau parcourt des prairies marécageuses, où il reçoit l'eau de plusieurs petites sources. De là jusqu'à Hardinghen, le petit ruisseau coule très vite, sans recevoir d'importants affluents. Entre Hardinghen et Réty, la rivière devient de plus en plus large, surtout parce qu'elle reçoit plusieurs tributaires. Depuis Réty, mais surtout entre Rinxent et Marquise, la région est densément peuplée et industrialisée; là, la rivière est retenue à un nombre d'endroits. De Marquise à Ambleteuse, la Slack coule dans une large vallée facilement inondée, peu peuplée, et conflue avec la Rivière de Bazinghen et des affluents de moindre importance.

Dans sa partie estuarienne, donc à l'Ouest de la Route Nationale 40, la Slack, en traversant les dunes, est bordée de schorres, et de vases et sables intercotidaux, surtout sur la rive Nord. Là on trouve plusieurs flaques qui, pendant la basse mer, n'ont pas de communication avec le lit mineur. Egalement sur la rive Nord (= droite) se situe un parc à huîtres, hors d'usage et partiellement détruit. Ces flaques et le bassin de l'ancien parc à huîtres, forment un milieu assez spécial, comme nous l'expliquerons plus loin.

Quelques centaines de mètres en aval, les vestiges du port d'Ambleteuse, datant du temps de Napoléon Ier, sont encore visibles, sous forme d'un revêtement en bois. Encore plus en aval, cette fois sur la rive gauche, et s'allongeant vers la mer, une deuxième paroi de soutènement, renforcée de pierres, base d'une ancienne estacade, constitue un abri excellent pour des Gammaridés. Après avoir parcouru la grève sablonneuse, la rivière débouche finalement dans la Manche.

LE MILIEU

Dans sa partie fluviale, la Slack transporte de l'eau douce. Des titrations ont procuré des valeurs pour la chlorinité entre 0,03 et 0,06 pro mille. C'est seulement aux environs de l'écluse que l'eau de la Slack peut présenter une chlorinité légèrement plus haute, le maximum observé étant de 0,15 pro mille, donc l'eau est à peine oligohaline.

En aval de l'écluse, l'influence de la mer devient de plus en plus évidente. Dans l'embouchure, les fluctuations de chlorinité sont les plus importantes. De la mer, où la chlorinité est presque constamment 20,0 pro mille environ, les marées hautes (surtout pendant la période des grandes marées) apportent de l'eau salée dans l'estuaire. Pendant la marée haute, la chlorinité dans l'embouchure de la Slack atteint une valeur complètement marine (19,9 pro mille) jusqu'au niveau de l'ancien Fort Mahon. De là l'eau de mer s'entremêle avec des eaux amenées par la rivière: au niveau de la paroi de soutènement à la rive droite, la chlorinité pendant la marée haute des vives eaux ne s'élève pas au-dessus de 18,5 pro mille, plus loin, en face du Laboratoire le maximum atteint est de 16,5 pro mille, à l'extrémité Ouest du parc à huîtres 16,0 pro mille et à l'extrémité Est la chlorinité n'atteint déjà pas plus que 14,5 pro mille. Ensuite elle tombe rapidement, jusqu'à ce qu'elle atteigne 9,0 pro mille au maximum, juste en aval de l'écluse.

La situation pendant la marée basse est un peu complexe. Dans le lit mineur de la rivière coule de l'eau douce. En fonction du retrait du flux, les eaux presque douces de la Slack peuvent pénétrer en direction de la mer. Evidemment, elles reçoivent de l'eau salée, ruisselant des schorres à la rive Nord, mais cette influence n'est que très limitée. De l'écluse jusqu'à l'extrémité Est du parc à huîtres, les eaux, toutefois dans le lit mineur, restent douces (de 0,045 pro mille jusqu'à 0,088 pro mille). En face du parc, la Slack devient oligohaline et elle reste oligohaline jusqu'en aval du revêtement en bois sur la rive Nord. De là, jusqu'au bord de la mer, le lit de rivière contient de l'eau α -mesohaline (1,00-1,35 pro mille). Naturellement, l'influence de l'eau fluviale ne s'étend pas si loin pendant les périodes de mortes eaux que pendant celles de vives eaux.

Endehors du lit de la Slack, l'influence de l'eau douce est moins prononcée ou même absente. Les vases intercotidales, les schorres, les flaques et le parc à huîtres, tous sur la rive Nord, ne sont alimentés d'eau que pendant la marée haute et ils reçoivent donc de l'eau d'une haute chlorinité. Pendant le reflux, ces régions se découvrent avant que l'eau fluviale n'y puisse gagner une grande influence. Par conséquent, l'eau retenue à la marée basse dans le parc à huîtres est polyhaline (16 à 17 pro mille), comme l'eau dans une flaque en aval du parc (14-16 pro mille). Pourtant, s'il pleut pendant la marée basse, ces eaux marginales sont sujettes à une édulcoration très forte, tandis que l'évaporation y peut agir fortement.

Sur les cartes 1 et 2 les maxima (pendant les marées hautes) et minima (pendant les marées basses) de la chlorinité ont été inscrits.

LES GAMMARIDES DE LA SLACK

Jusqu'ici, les espèces suivantes de la famille des Gammaridés ont été observées dans la Slack et son estuaire:

Niphargus aquilex Schiödte, 1841
Niphargus fontanus Bate, 1859
Gammarus fossarum Koch, 1839
Echinogammarus berilloni (Catta, 1878)
Gammarus pulex (Linnaeus, 1758)
Gammarus zaddachi Sexton, 1912
Gammarus duebeni Lilljeborg, 1851
Gammarus salinus Spooner, 1947
Melita palmata (Montagu, 1804)
Marinogammarus stoerensis (Reid, 1938)
Marinogammarus obtusatus (Dahl, 1938)
Marinogammarus marinus (Leach, 1815)
Gammarus locusta (Linnaeus, 1758)
Gammarus crinicornis Stock, 1966
Gammarellus angulosus (Rathke, 1843)

Niphargus aquilex (s.str.) est un Amphipode aveugle commun dans les sources et puits de la région prospectée. Elle ne pénètre guère dans les eaux superficielles.

Dans la source principale de la Slack (près de Hermelinghen) et dans la Fontaine du Renard (une petite source sur la rive Nord, en amont du village Slack), nous avons trouvé trois individus, dont un mâle adulte, d'une deuxième espèce du même genre, notamment, à notre surprise, de *Niphargus fontanus* Bate* (sensu Schellenberg; voir Tierwelt Deutschlands, 40: 66-68). Dans la Fontaine du Renard, *N. fontanus* vit accompagné de *N. aquilex*, dans la source principale de la Slack nous l'avons trouvé seul.

Niphargus boulangei Wichers, 1964, décrit récemment du Boulonnais, n'est connu que du bassin du Wimereux, une rivière qui coule à 4 km au Sud de la Slack.

Gammarus fossarum habite les cours supérieurs de la Slack et de ses tributaires. Ce Crustacé peut pénétrer sans difficulté dans les sources. Dans les ruisseaux ou dans les sources où la rapidité du courant est faible, dans lesquels la température est trop élevée, ou qui sont contaminés, *G. fossarum* ne peut pas se maintenir et est remplacé par *G. pulex*.

Dans le bassin de la Slack, *G. fossarum* est la forme dominante dans les petits ruisseaux affluents. L'espèce est présente de façon constante dans la Slack elle-même, entre la ferme "l'Herpont", en amont de Réty et la ferme "Cotten" (à peu près 2 km à l'ouest de Marquise),

*) L'espèce qui figure sous ce nom dans la Faune de France est en réalité *N. gallicus* Schellenberg, 1935.

mais elle n'y est jamais aussi abondante que *Echinogammarus berilloni*. En amont de l'Herpont, donc vers la source, *G. fossarum* devient de plus en plus abondant.

En aval de la ferme "Cotten", *G. fossarum* devient rare, bien qu'il soit observé de temps en temps dans la rivière. Cette présence, quoique rare, peut s'expliquer par la pénétration d'individus amenés par les ruisseaux affluents.

La chlorinité seule n'est pas un facteur limitant la répartition de *G. fossarum*. Ceci est prouvé par le phénomène suivant: Sur la plage, à peu près 1 km au Nord de l'ancien fort d'Ambleteuse, se débouche un petit ruisseau. Dans ce ruisseau, *G. fossarum* est le seul Gammaridé présent. En absence de compétiteurs, l'espèce pullule dans tout le ruisseau, même à l'endroit où il débouche sur la plage. A cet endroit *G. fossarum* vit dans un milieu très curieux: au milieu d'objets rejetés par les vagues, où, pendant les grandes marées ou les tempêtes, l'eau de mer peut pénétrer. La chlorinité dans ce milieu était au moment de la récolte (pendant une période de beau temps et morte eau) de 0,231 pro mille. Lors d'une situation différente, la chlorinité peut certainement y monter considérablement. Pourtant, *G. fossarum* y peut survivre.

Echinogammarus berilloni domine dans la partie du cours supérieur et moyen que nous avons prospecté, entre Hardinghen et la ferme "Le Lohen" (1 km à l'Ouest de Beuvrequen). Sa répartition s'étend donc presque sur deux kilomètres de plus dans la direction de la mer que celle de *G. fossarum*. *E. berilloni* ne pénètre pas dans la partie du cours supérieur où le courant est trop fort; c'est justement là que *G. fossarum* trouve son optimum; en amont de la ferme l'Herpont (entre Réty et Hardinghen), *E. berilloni* est plus rare que *G. fossarum* ou même complètement absent.

Gammarus pulex habite en principe le cours moyen de la Slack; elle atteint sa répartition maximale entre Marquise et la ferme "Le Lohen". Cependant, cette espèce figure aussi dans le cours supérieur de la rivière, en particulier aux endroits où elle est soit retenue (donc près de Rinxent), soit contaminée (donc dans la cressonnière près de la source). En aval du Lohen, elle devient rare, exactement comme *E. berilloni*, mais des captures isolées ont été faites sur encore 2 km 700 m, donc dans toute la Slack "fluviatile" et même dans sa partie estuarienne, là où l'eau reste presque douce pendant la basse mer. Il faut remarquer d'ailleurs, que les *G. pulex* qui s'aventurent dans l'estuaire en aval de l'écluse, n'y peuvent pas survivre. Il est vrai que pendant la marée basse le fleuve y est doux, mais à la marée haute, la chlorinité y atteint des valeurs entre 13 et 15 pro mille, ce qui est de beaucoup trop élevée pour *G. pulex*.

On voit donc que *G. fossarum* habite seul le cours supérieur près des sources. Ensuite, l'aire de distribution de *G. fossarum* coïncide avec celle de *E. berilloni*. Ces deux espèces ne sont donc pas de vraies compétitrices. Au contraire, les répartitions de *G. pulex* et de *G.*

fossarum ne chevauchent que sur une faible distance. Comme nous avons vu ailleurs, *G. pulex* et *G. fossarum* montrent entre eux une forte compétition, mais *Echinogammarus* qui peut coexister avec *G. pulex* aussi bien qu'avec *G. fossarum* ne participe pas à cette compétition.

Devant la ferme "Le Lohen", où *G. pulex* et *E. berilloni* deviennent brusquement et au même endroit, rares, un autre Gammaridé, *G. zaddachi*, devient, tout aussi soudainement, abondant. Cette espèce, typique des eaux saumâtres des estuaires, ne remonte qu'un demi-kilomètre en amont du Lohen. Elle est dominante dans la Slack à partir du Lohen jusqu'au Fort Mahon au bord de la mer. Dans son aire de distribution, aucune autre espèce n'est abondante. Quoique des exemplaires isolés de *G. pulex*, *G. fossarum*, *E. berilloni*, *G. duebeni* et *G. salinus* puissent pénétrer dans son domaine, on pourrait cependant dire que *G. zaddachi* habite des eaux douces, c'est à dire que la chlorinité y varie entre 0,04 et 0,10 pro mille. En aval de l'écluse d'Ambleteuse, l'espèce préfère le lit de la Slack où pendant la marée l'eau est douce ou oligohaline (0,04-1,05 pro mille Cl'), mais pendant le flux, la chlorinité y monte aux valeurs polyhalines ou même marines (9,0-18,5 pro mille). L'espèce disparaît soudainement au niveau du revêtement en bois, sur la rive Sud. C'est précisément là, que pendant le flux la chlorinité atteint la même valeur qu'en pleine mer (19,8 pro mille), tandis que pendant le reflux, les eaux ne deviennent plus douces ou oligohalines, mais restent mésohalines (1,15 pro mille).

C'est précisément à cet endroit où les *G. zaddachi* disparaissant sont remplacés par *Gammarus salinus*, *Marinogammarus stoerensis* et *M. obtusatus*, ainsi que par *Melita palmata*. Ces quatre espèces polyhalines ou marines peuvent subir le contact avec des eaux saumâtres, apportées par la Slack à marée basse, pendant un certain temps, mais elles ont besoin de l'eau de mer durant le reste de la journée.

Sur la grève, plus ou moins dehors de l'influence de la Slack, trois espèces strictement marines s'ajoutent à celles de la région polyhaline. Ce sont *Gammarellus angulosus*, qui préfère les cuvettes sur la plage à basse mer, puis *Gammarus locusta* et *G. crinicornis*, qu'on trouve surtout sous les pierres ou sous des objets rejetés, également à la ligne de basse mer.

Finalement, nous devons relever l'habitat de *Gammarus duebeni*. Cette espèce se trouve surtout dans des eaux plus ou moins stagnantes, quoique renouvelées parfois pendant la marée haute, donc dans les flaques à la rive Nord de l'estuaire, dans le bassin du parc à huîtres et dans certaines cuvettes, situées hautes sur la grève. Surtout dans le dernier cas, la température ainsi que la chlorinité du milieu peuvent subir des variations extrêmes, par cause de l'influence du soleil, des pluies ou de l'évaporation. Comme nous l'avons déjà dit dans notre paragraphe sur le milieu, dans les flaques au Nord de la Slack la salinité est en général assez élevée, sauf après des averses.

Sur la grève, on trouve *G. duebeni* seulement dans les cuvettes subterrestres, dans la zone des Lichens, dont l'eau n'est renouvelée que lors des grandes marées ou des tempêtes. Dans ce milieu extrême, souvent très sale ou contaminé, *G. duebeni* est parfois très abondant. Il a été

trouvé sous ces conditions à la Pointe aux Oies (Wimereux), au Cap Blanc Nez, mais surtout à Audresselles. Aux endroits où les cuvettes à haut niveau manquent, *G. duebeni* manque également (comme sur la grève d'Ambleteuse).

Nous ne pouvons pas confirmer les observations de Vader (1965) qui a vu (à Wimereux) un remplacement graduel, sous les pierres sur la grève d'une série de Gammaridés (*G. salinus*, *M. marinus*, *Melita*) par *G. duebeni* dans les zones plus hautes. En réalité *G. duebeni* habite toujours les cuvettes à très haut niveau, presque terrestres, mais il disparaît brusquement au niveau où les marées hautes renouvellent l'eau plus régulièrement.

G. duebeni cherche apparemment un biotope où elle ne subit pas la compétition de *G. zaddachi*: il ne peut pas se maintenir dans le lit minier de la Slack, mais il est abondant dans les flaques, cuvettes, etc. à conditions extrêmes. Ceci concorde bien avec les observations de Kinne, 1952. Cet auteur allemand a montré expérimentalement que "*duebeni* sich durch eine ausgeprägte Resistenz gegenüber ungünstigen Umweltbedingungen (bes. Temperatur und Salzgehalt) auszeichnet", tandis que *zaddachi*, bien qu'il soit écologiquement plus sensible, est caractérisé par "*eine höhere Reproduktionsrate*".

Nous ne pouvons rien dire à propos de *Marinogammarus marinus*, parce qu'il n'a été trouvé que trois fois dans la Slack, deux fois sur le revêtement de la rive Sud, une troisième fois à peu près 500 m en amont de l'écluse, donc dans le domaine nettement fluvial.

Il faut remarquer que la distribution des Gammares dans la Slack et son estuaire n'est pas totalement fixe, mais que cette distribution varie en fonction des variations dans le milieu. Pendant l'été de 1966, les mois de juin et juillet étaient très pluvieux, de sorte que le débit de la rivière était de beaucoup plus grand que normalement. Ceci aboutissait à un déplacement des aires de distribution des Gammares, dans le sens que les espèces d'eau douce (*G. pulex*, *G. fossarum* et *E. berilloni*) pouvaient pénétrer plus en aval que d'habitude, au détriment de *G. zaddachi*. Cette espèce, au contraire, avait profité des conditions exceptionnelles pour occuper une partie de l'habitat de *G. duebeni*, en particulier le bassin du parc à huîtres sur la rive Nord dans l'estuaire.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- HARTOG, C. den, 1964. The amphipods of the deltaic region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt., 3. The Gammaridae. Neth. J. Sea Res., 2 (3): 407-457.
- KINNE, O., 1952. Zum Lebenszyklus von *Gammarus duebeni* Lillj., nebst einigen Bemerkungen zur Biologie von *Gammarus zaddachi* Sexton subsp. *zaddachi* Spooner. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven., 1: 187-203.

- SPOONER, G.M., 1947. The distribution of Gammarus species in estuaries, 1. J. mar. biol. Ass., 27: 1-52.
- VADER, W.J.M., 1965. Het biotoop van de Nederlandse Marinogammarus soorten. Lev. Nat., 68 (7/8): 205-212.
- WICHERS, H.J., 1964. Sur une nouvelle espèce d'Amphipode, intermédiaire entre Niphargus et Niphargellus, du Boulonnais. Beaufortia, 11 (147): 185-198.

Dr. J.H. STOCK, Drs. H. NIJSSEN & M. P.KANT
Zoölogisch Museum der Universiteit
van Amsterdam
Plantage Middenlaan 53
Amsterdam-Pays Bas

Manuscrit reçu: le 10 août 1966

Date de publication: le 15 septembre 1966

Fig. 1. La distribution des Gammaridés dans la rivière Slack et son estuaire. En haut, le cours de la rivière et ses tributaires. La répartition des Gammaridés à chaque point d'observation, a été inscrite au milieu. Les lignes continues indiquent la présence constante de l'espèce en question, les lignes interrompues indiquent des captures isolées. En bas, la chlorinité aux mêmes points d'observation. A un endroit donné, les hautes valeurs sont celles influencées par le flux, les valeurs basses par le reflux.

foss. = Gammarus fossarum
ber. = Echinogammarus berilloni
pul. = Gammarus pulex
zad. = Gammarus zaddachi
dueb. = Gammarus duebeni
sal. = Gammarus salinus
stoer. = Marinogammarus storerensis
palm. = Melita palmata
obt. = Marinogammarus obtusatus
mar. = Marinogammarus marinus
crin. = Gammarus crinicornis
loc. = Gammarus locusta
ang. = Gammarus angulosus

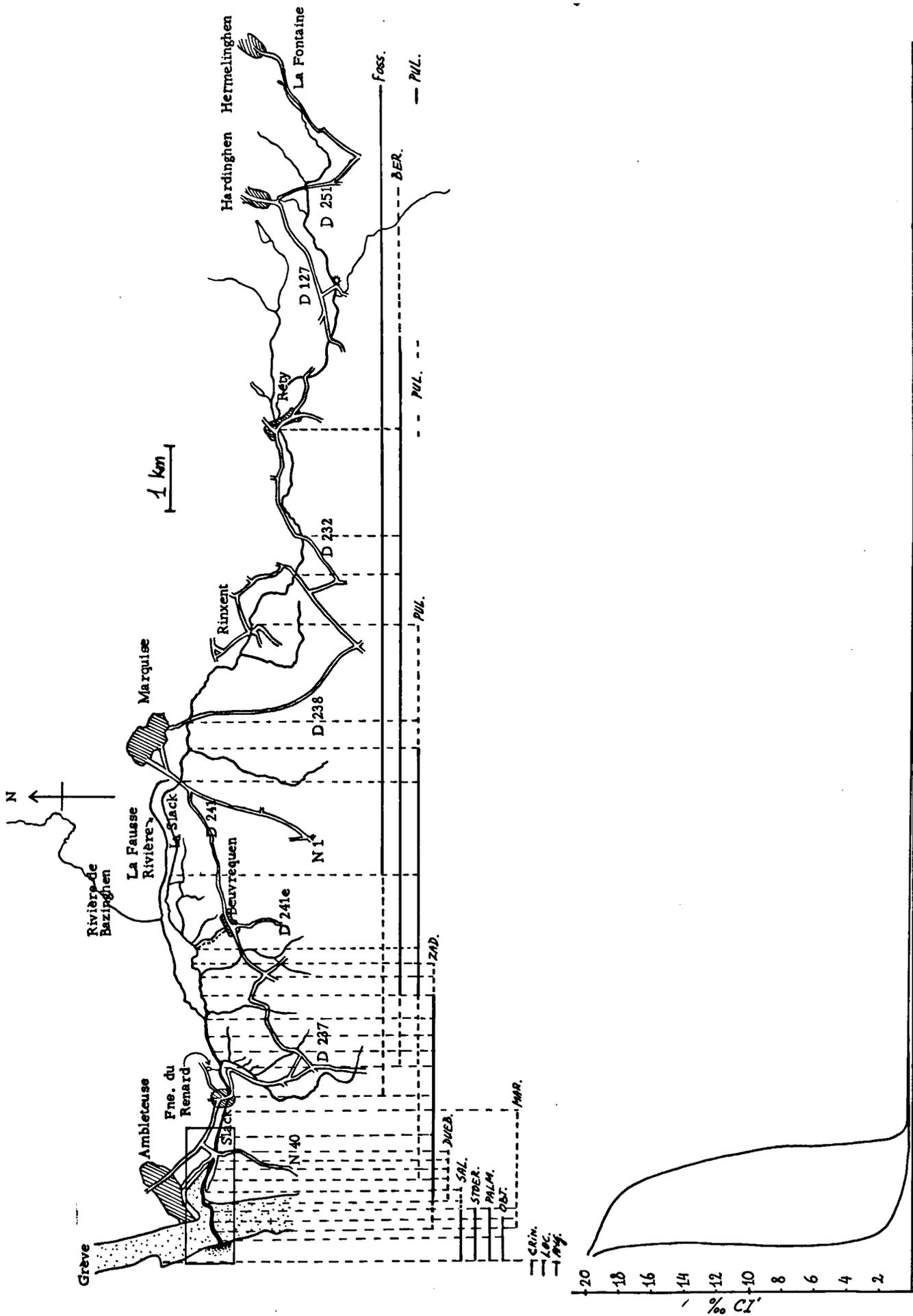


Fig. 2. La distribution des Gammaridés dans l'estuaire de la Slack. Une écluse (E), près de la Route Nationale 40, sépare la partie fluviatile de la Slack de son estuaire. Sur la rive Nord, au niveau du village d'Ambleteuse, on voit l'ancien Parc à Huîtres (P), le Laboratoire "Ch. Maurice" (L), un ancien blockhaus allemand (B), et l'ancien Fort Mahon (F). Deux revêtements en bois (R) sont les vestiges de l'ancien port. Entre la mer (M) et le Fort s'étend, à marée basse, la grève (G). Les maxima et minima dans la chlorinité, en relation avec les marées hautes et basses, ont été inscrits, ainsi que l'abondance de chaque Gammaridé. Les noms spécifiques ont été abrégés comme dans la figure 1.

Gros cercles noirs: forme abondante et constante.

Petits cercles noirs: forme rare, mais plus ou moins constante.

Petits cercles ouverts: forme qui n'a été observée qu'occasionnellement.

