

Les Amphipodes de Bourgogne

François GRAF (texte et photographies)

75A rue du Faubourg Raines - 21000 DIJON



Photographie 1. *Gammarus pulex* Linné, gammaridé dulçaquicole épigé, mâle (15 mm) et femelle (9 mm) appariés.

Les **Amphipodes** sont des **Crustacés**, c'est-à-dire des **Arthropodes** à respiration branchiale et dont la cuticule est **calcifiée**. Ils appartiennent plus précisément à l'ensemble des Malacostracés ou Crustacés « supérieurs » et à la sous-classe des **Pécararides** caractérisés par la présence, chez la femelle, d'une cavité incubatrice ou marsupium dans laquelle s'effectue le développement des œufs. Les Pécararides comportent deux ordres principaux : l'ordre des **Isopodes** dont les pattes sont semblables et dont le corps est aplati dorso-ventralement (Cloportes, Aselles, Sphéromes...) et l'ordre des **Amphipodes** dont le corps est comprimé latéralement et souvent recourbé en arc et dont les 7 paires de pattes thoraciques forment 2 groupes selon



Photographie 2. *Niphargus virei* Chevreux, gammaridé dulçaquicole hypogé, anophtalme et dépigmenté ; mâle de 30 mm. La formation globuleuse à la base des antennes est le rein.



Photographie 3. *Orchestia cavimana* Heller, Talitridé terrestre, mâle de 20 mm.

leur orientation : les 4 premières sont dirigées vers l'avant alors que les 3 suivantes sont dirigées vers l'arrière (*pode* : pied, *amphi* : de part et d'autre). En Bourgogne, les Amphipodes sont principalement représentés par deux familles, les **Gammaridés** (genres *Gammarus* (photographie 1) et *Niphargus* (photographie 2) chez lesquels les antennes 1 sont plus longues que les antennes 2, et les **Talitridés** (genre *Orchestia*, photographie 3) chez lesquels les antennes 1 sont beaucoup plus courtes que les antennes 2.

Morphologie générale

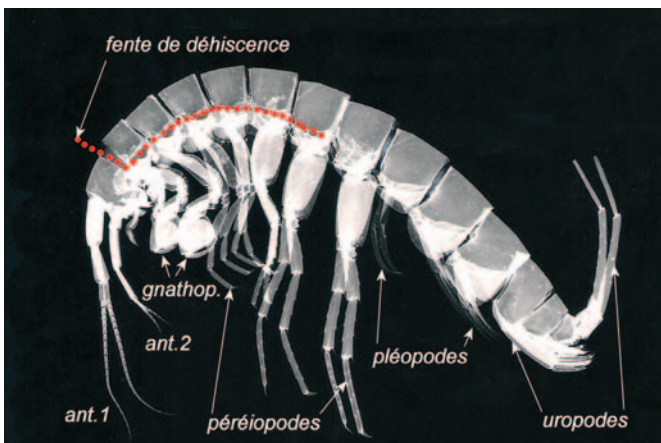
Le corps, aplati latéralement et sans carapace, est divisé en 4 régions :

- le **céphalon**, correspondant à la tête à laquelle est soudé le 1^{er} segment thoracique, porte les antennes (A1 et A2) et les pièces buccales (mandibules, mâchoires 1 et 2, maxillipèdes).

- le **péréion** (thorax) comporte 7 segments, prolongés latéralement par les plaques coxales (expansions des « hanches » des appendices) qui accentuent la forme comprimée du corps. Les 2 premières paires d'appendices sont préhensiles et nommées **gnathopodes** (Gnp1 et Gnp 2) (*gnathos* : mâchoire) : le dernier article ou dactyle se rabat vers l'arrière sur le bord du propode (avant dernier article hypertrophié) et forme une pince ouverte vers l'arrière. Les 5 paires de **périopodes** suivants (P3 à P7) servent essentiellement à la marche (*périerio* : transporter). Les 3 derniers périopodes (P5, P6, P7) sont plus allongés et ont des bases élargies. Cinq paires de **branchies** en forme de sacs sont fixées à la face interne des plaques coxales de Gnp2 à P6. Chez les femelles adultes, le marsupium est formé par 4 paires d'**oostégites**, lamelles arrondies bordées de nombreuses soies, fixées à la face interne des plaques coxales de Gnp2 à P5, ces lames se recouvrant en partie pour constituer une corbeille très souple.

- le **pléon** (abdomen) comporte 6 segments, les 3 premiers portent chacun une paire de **pléopodes** constitués chacun par un pédoncule prolongé par 2 rames souples pourvues de longues soies ; les pédoncules de chaque paire sont rendus solidaires par des crochets. Les pléopodes sont natatoires et servent, au repos, par leurs battements incessants et synchrones, à entretenir un courant d'eau ou d'air au niveau des branchies et du marsupium. Les 3 derniers segments du pléon portent chacun une paire d'**uropodes**, appendices rigides garnis d'épines servant d'appui dans les déplacements, à la détente, au saut ou au combat (photographie 4).

- le **telson**, petite formation portée par le dernier segment et formée de 2 lobes, est dépourvu d'appendices.



Photographie 4. Exuvie d'un mâle (20 mm) de *Niphargus rhenorhodanensis* Schellenberg montrant la morphologie générale d'un amphipode.



Photographie 5. *Gammarus pulex* Linné s'enfouissant sous les pierres.

Caractères spécifiques et écologie

A. Gammaridés



Photographie 6. *Niphargus virei* Chevreux, deux mâles (en haut et à droite) et deux femelles, les uropodes 3 sont plus courts chez les femelles.



Photographie 7. *Niphargus virei* Chevreux mâle vivant sur un substrat argileux.



Photographie 8. *Niphargus virei* Chevreux mâle vivant en eau claire. L'amas jaune situé à la base des antennes correspond à des cellules à urates.

1- *Gammarus* est un crustacé dulçaquicole épigé, ce qui signifie qu'il vit dans les eaux douces de surface ; on le nomme communément crevette d'eau douce ou garde-fontaine. Ces amphipodes de surface sont pourvus d'yeux composés sessiles et leur corps est pigmenté. L'espèce la plus commune est *Gammarus pulex* Linné chez laquelle le dimorphisme sexuel n'est pas très prononcé si ce n'est que la femelle est nettement plus petite (9 mm) que le mâle (15 mm) et que ses gnathopodes et uropodes sont proportionnellement moins développés que chez le mâle. De façon générale les Gammarees sont grégaires et colonisent la plupart des cours ou étendues d'eau, eaux rapides et froides de montagne ou rivières calmes et étangs de plaine, l'essentiel étant que l'eau soit suffisamment oxygénée, la température et la teneur en calcium de l'eau étant également des facteurs abiotiques importants. Les colonies se développent dans les herbiers qui bordent les cours d'eau, mais aussi entre et sous les pierres présentes sur le fond, et il n'est pas rare d'en trouver hors de l'eau à quelques centimètres du rivage dans des endroits humides sous les pierres. Ils nagent rarement mais se déplacent avec une grande agilité en « rampant » sur un côté toujours en contact avec le substrat et s'enfouissent rapidement sous les pierres (photographie 5). Les Gammarees se nourrissent de végétaux en décomposition, graines, petits invertébrés et cadavres divers.

Six espèces sont actuellement recensées en Bourgogne : *Gammarus pulex* Linné, *Gammarus fossarum* Koch, *Gammarus roeseli* Gervais, *Echinogammarus berilloni* Catta, *Gammarus tigrinus* Sexton et *Dikerogammarus villosus* Sowinsky qui apparaît comme un prédateur redoutable des autres invertébrés et dont les mâles peuvent atteindre 30 mm. Des espèces différentes peuvent cohabiter (sympatrie), d'autres entrent en compétition, certaines sont sédentaires, d'autres sont plus dynamiques à coloniser de nouveaux cours d'eau, certaines sont plus tolérantes que d'autres à la pollution.

2- *Niphargus* est un amphipode dulçaquicole hypogé ce qui signifie qu'il vit dans les eaux souterraines ; il est non seulement aveugle mais anophtalme (sans structures oculaires) et son corps est dépourvu de pigmentation (*niph* : neige, *argus* : brillant). En réalité le corps des individus vivant sur un substrat argileux est plus ou moins rose-orangé (photographies 6 et 7) alors qu'en absence de limon le corps apparaît transparent (photographie 8). La structure hémisphérique située à la base des antennes 2 (photographie 2) n'est pas un œil mais un rein antennaire qui peut parfois se colorer en rouge, le petit tube placé en dessous de la base des A2 est le conduit évacuateur de l'urine.

Les *Niphargus* vivent non seulement dans les grottes et galeries naturelles ou artificielles où l'eau est libre (eaux karstiques), présente sous forme de rivières, lacs, gours, mais aussi dans la nappe phréatique où l'eau est interstitielle, circulant dans les alluvions constitués de roches, galets, graviers et limon. L'observation des *Niphargus* peut donc se faire soit directement dans les systèmes karstiques ou au niveau des sources, soit après récolte par l'intermédiaire de puits ou de pompes. En Bourgogne, l'espèce la plus remarquable, par sa taille mais non son abondance, est *Niphargus virei* Chevreux vivant dans le milieu karstique et interstitiel et dont les mâles mesurent environ 30 mm, le record de taille étant de 40 mm. Le dimorphisme sexuel de *Niphargus* est en général plus accentué que chez *Gammarus* : le corps du mâle est élancé alors que celui de la femelle est plus trapu, les antennes et surtout les uropodes 3 sont beaucoup plus allongés chez le mâle et ses gnathopodes sont beaucoup plus robustes (photographie 6).

Les *Niphargus* sont polyphages car ils sont herbivores, carnivores, détritivores, coprophages (guano des chauves-souris) mais aussi limnivores car ils absorbent des particules d'argile, le limon argileux n'étant pas exclusivement minéral.

Huit espèces sont actuellement recensées en Bourgogne : *Niphargus virei* Chevreux (30 à 40 mm) (photographies 2, et 6 à 8) présent notamment dans la résurgence qui alimente la pisciculture du Jardin de l'Arquebuse à Dijon, *Niphargus rhenorhodanensis* Schellenberg (20 mm) (photographie 4), *Niphargus aquilex* Schiödte (15 à 22 mm) (photographie 9), *Niphargus schellenbergi* Karaman (15 à 18 mm), *Niphargus burgundus* Graf & Straskraba (7 mm) (photographie 10) récolté en 1966 dans divers puits de Chenôve (agglomération de Dijon), *Niphargus foreli* Humbert (7 mm), *Niphargus setiferus* Schellenberg (7 mm) et *Niphargus kochianus* Bate (5 mm, chez cette espèce les uropodes ne présentent pas de dimorphisme sexuel) (photographie 11) dont plusieurs centaines d'individus ont été récoltés à Dijon en 1962 dans le réservoir de la Fontaine des Suisses dont les eaux servent aux travaux de voirie.



Photographie 9. *Niphargus aquilex* Schiödte, mâle de 22 mm. Remarquer la présence de branchies à la base des pattes 2 à 6.



Photographie 10. *Niphargus burgundus* Graf & Straskraba, espèce endémique de la Bourgogne, mâle de 7 mm.



Photographie 11. *Niphargus kochianus* Bate , petite espèce de 5 mm, mâle à droite, la femelle (à gauche) porte 4 œufs dans son marsupium. Le dimorphisme sexuel est peu prononcé.

B. Talitridé

Orchestia cavimana Heller, seul Talitridé présent en Bourgogne, est un amphipode **terrestre**, ce qui est très rare chez les Crustacés. C'est une espèce grégaire qui vit dans la zone supra-littorale humide des cours d'eau, les colonies vivant dans des terriers ou s'abritant sous des pierres, planches, amas de végétaux en décomposition. Ces animaux ne nagent que lorsqu'ils tombent à l'eau, ils colonisent de préférence les berges des cours d'eau dont le niveau ne varie pas trop (canaux) ou les étendues d'eau dont les berges sont en pente douce. Lorsque le biotope est optimal ils pullulent par plusieurs milliers comme c'est le cas de leurs cousines les « puces de mer » qui vivent en bord de mer sous les laisses d'algues.

Du point de vue morphologique l'*Orchestia*, dont la taille peut atteindre 20 mm chez les plus grands mâles en extension, diffère des Gammaridés par le fait que les 3 derniers segments du pléon sont recourbés sous le péréion et que le corps est le plus souvent en position verticale (alors que chez les *Gammarus* ou *Niphargus*, le corps est couché sur un côté) : une détente de l'abdomen prenant appui sur les uropodes autorise ainsi des sauts verticaux de près de 20 cm. En cas de danger la population entre en transe (*orchestia* : le danseur), chaque individu effectue des sauts répétitifs jusqu'à ce qu'il soit à nouveau à l'abri. Une seconde différence essentielle avec les Gammaridés concerne le développement des gnathopodes : chez la femelle les 2 gnathopodes



Photographie 12. *Orchestia cavimana* Heller, mâle dévorant un de ses congénères saisi dans son gnathopode 2.

sont peu développés mais sont tous deux préhensiles, chez le mâle le gnathopode 1 est peu développé alors que le gnathopode 2 est hypertrophié, dissimulé en partie sous les plaques coxales (photographies 3 et 12).

Le régime alimentaire des *Orchestia* est très varié car ils sont herbivores, carnivores (petits vers, larves, mollusques...), détritivores (cadavres de vertébrés...) et peuvent, tout du moins en élevage, pratiquer le cannibalisme (photographie 12). Ce sont d'excellents nettoyeurs du milieu.

En Bourgogne, *Orchestia cavimana*, considérée actuellement comme espèce invasive au niveau national, est notamment présente à St-Jean-de-Losne (21) (bords du canal de Bourgogne et de la Saône), à Montceau-les-Mines (71) (bords du canal du Centre), à Joigny (89) (au bord de l'Yonne).

Le cycle de mue

Alors que chez les Vertébrés le squelette est une structure interne au corps (endosquelette), chez les Arthropodes, et notamment les Crustacés, le squelette, c'est-à-dire la charpente sur laquelle s'insèrent les muscles et dont dépend toute l'organisation interne, est constitué par la cuticule qui délimite extérieurement le corps, il s'agit d'un exosquelette. Cette cuticule étant inextensible la croissance de l'animal ne peut se faire que par un rejet périodique de son **exosquelette** : c'est le phénomène de la mue. La plupart des Crustacés muent toute leur vie même si en fin de vie la croissance est infime sinon nulle, cela signifie que toute la physiologie du Crustacé est dominée, durant toute sa vie, par le processus de mue, autrement dit **la vie d'un Crustacé est une succession de cycles de mue**. Le cycle de mue est l'intervalle de temps qui sépare 2 exuviations, l'exuviation correspondant au rejet de l'ancienne cuticule. La durée d'un cycle de mue qui varie selon la taille de l'animal, c'est-à-dire en fonction de l'âge, est chez *Orchestia cavimana* et *Gammarus pulex* de 4 jours à l'éclosion, 23 jours chez les animaux adultes (figure 1) pour atteindre 46 jours chez les plus grands individus. La durée de vie de ces deux amphipodes épigés est d'environ 18 mois.

Le cycle de mue est subdivisé en 5 périodes (A, B, C, D, E) basées sur les phénomènes de cuticulogenèse et de morphogenèse observés à l'extrémité d'un péreïopode (figure 2). Aussitôt après l'exuviation, le squelette est mou (période A), constitué par les seules couches préexuviales élaborées avant l'exuviation sous l'ancienne cuticule. Cette cuticule molle, dont l'épaisseur correspond à 1/3 de l'épaisseur définitive, est de nature chitino-protéique. C'est par absorption d'air dans le tube digestif chez *Orchestia*, ou d'eau par la bouche et par les branchies chez *Gammarus* et *Niphargus*, que l'animal se gonfle pour accroître sa taille et son volume. Les couches cuticulaires postexuviales sont alors élaborées et l'ensemble de la cuticule est minéralisé durant les périodes A et B. La période C qui correspond à une apparente stabilité du tégument est nommée intermue.

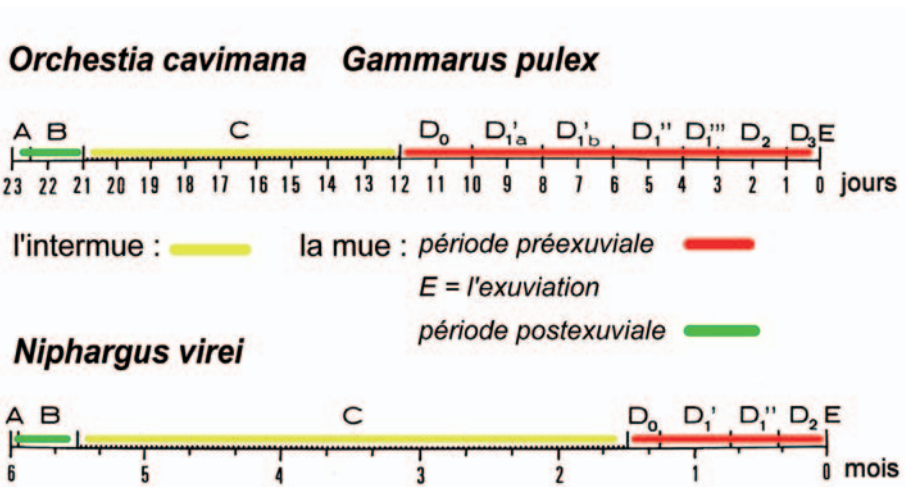


Figure 1. Comparaison du cycle de mue des amphipodes épigés *Orchestia* et *Gammarus* avec celui de *Niphargus* amphipode hypogé.

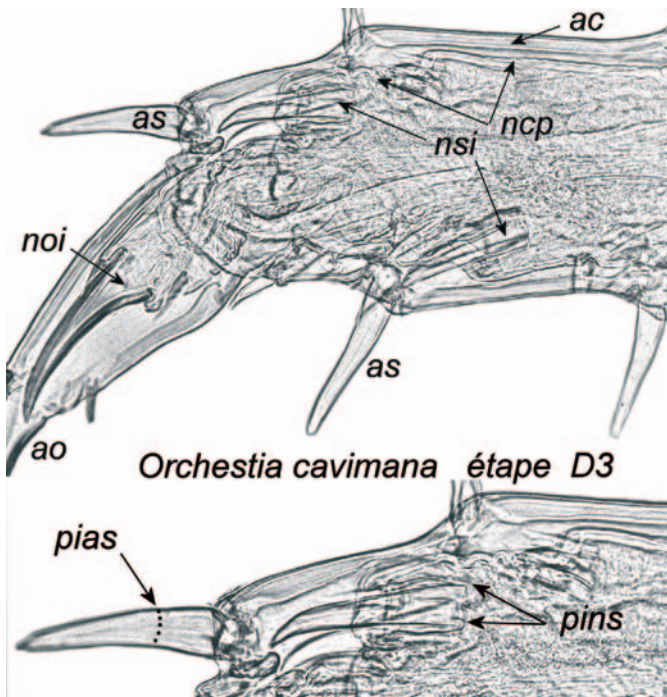
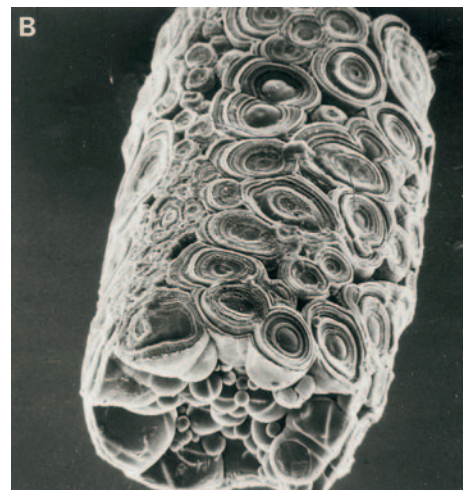
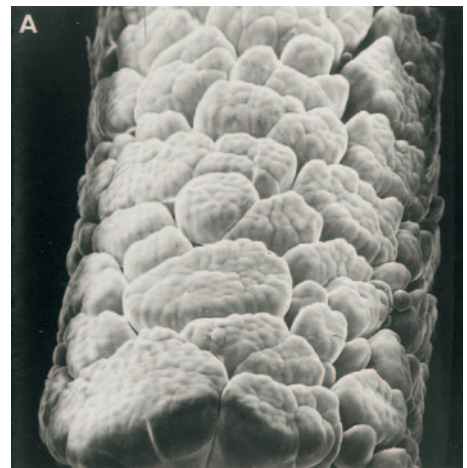


Figure 2. Coupe optique de l'extrémité d'un périopode d'*Orchestia* juste avant l'exuviation. *ac*, ancienne cuticule ; *nsp*, nouvelle cuticule plissée ; *as*, ancienne soie ; *nsi*, nouvelle soie invaginée ; *ao*, ancien ongle ; *noi*, nouvel ongle invaginé ; *pias*, niveau du pli d'invagination de l'ancienne soie ; *pins*, pli d'invagination de la nouvelle soie.

La période D qui débute par l'étape D0, marquée par le décollement de l'épiderme de la cuticule, se poursuit par les étapes D1, D2, D3 au cours desquelles une nouvelle cuticule est élaborée sous l'ancienne ; il y a alors simultanément des processus d'édification de la nouvelle cuticule (couches préexuviales) et de résorption d'éléments organiques et minéraux de l'ancienne cuticule. La période E qui correspond à l'exuviation résulte, suite à une absorption d'air ou d'eau, de la déchirure de l'ancienne cuticule selon une fente de déhiscence (photographie 4) qui correspond à une zone où l'ancienne cuticule a été fortement résorbée ; à ce niveau l'ancienne cuticule se soulève comme un couvercle et l'animal s'extrait de son ancienne cuticule qui devient l'exuvie. Chez *Orchestia*, l'exuviation dure 2 à 3 minutes (10 minutes au plus). L'animal tout mou entame une nouvelle période A, un nouveau cycle de mue recommence. La mue correspond à l'ensemble des processus qui concourent au changement de cuticule, elle comprend la période préexuviale, l'exuviation et la période postexuviale, elle occupe chez *Orchestia* et *Gammarus* plus de 60 % de la durée d'un cycle et par extension plus de 60 % de la durée de vie du Crustacé.

Comme tous les troglobies, l'amphipode hypogé *Niphargus virei* a un métabolisme général ralenti résultant pour l'essentiel du fait que la température du biotope est relativement basse (7 à 10 °C) : les cycles de mue s'étendent sur plusieurs mois chez les adultes (figure 1), l'intermue étant proportionnellement plus longue que chez *Gammarus* et la durée de vie est considérablement allongée (6 à 10 ans ou plus vraisemblablement).

Comment expliquer l'accroissement de taille du nouveau squelette dans la mesure où il se forme dans un volume plus petit ? Cela s'explique d'une part, par le fait que la nouvelle cuticule mince est plissée sous l'ancienne et d'autre part parce que les formations cuticulaires (ongles et soies) s'organisent en étant en partie invaginées à leur base (figure 2). Juste avant et pendant l'exuviation, l'absorption d'air ou d'eau entraîne un gonflement du corps qui provoque la rupture de la fente de déhiscence, l'étirement de la nouvelle cuticule et la dévagination des nouvelles formations cuticulaires.

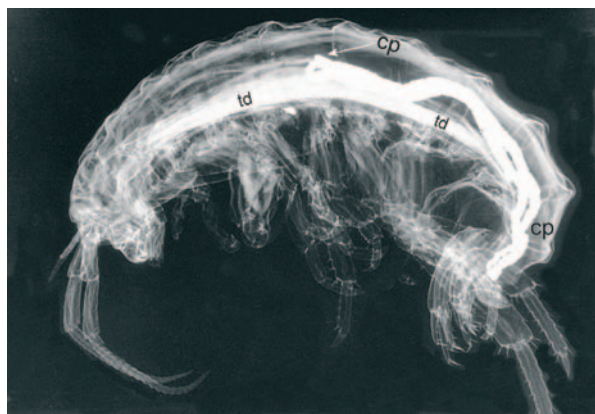


Photographie 14. Concrétions calcaires prélevées dans les caecums postérieurs d'*Orchestia cavimana*. A : juste avant l'exuviation (les petits polygones visibles à la surface des sphérolithes correspondent aux empreintes des cellules caecales). B : 10 heures après l'exuviation, la réabsorption du calcium est déjà très avancée, seules les régions en contact avec l'épithélium caecal sont solubilisées.

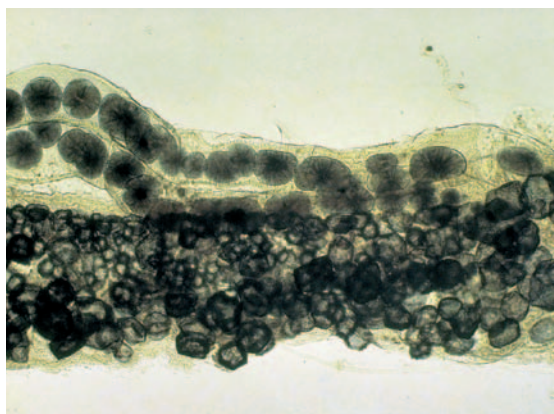
Écophysiologie de la mue

Les Crustacés à cuticule calcifiée ont un métabolisme calcique particulièrement intense lors de l'exuviation du fait que la calcification du nouvel exosquelette ne débute qu'après le rejet de l'ancien squelette et que cette perte calcique doit être rapidement compensée. La perte en calcium due au rejet de l'ancien squelette est de 89 % chez *Gammarus pulex*, de 56 % chez *Niphargus virei* et de 33 % chez *Orchestia cavimana*, ce qui montre que l'économie calcique est en relation avec le mode de vie. Le calcium nécessaire à la minéralisation du nouveau squelette peut être exogène ou endogène. Le **calcium exogène** est prélevé dans l'eau (pour les espèces aquatiques) et dans la nourriture. La teneur en calcium de l'eau douce varie de 0 à 140 mg/l et dans ce cas il existe des seuils limites en dessous desquels la récupération totale de calcium est impossible : pour *Gammarus pulex* le seuil limite varie de 1 à 3 mg/l ce qui signifie que même dans les eaux acides du Morvan la récupération est possible, pour les *Niphargus* qui vivent dans des eaux très calcaires (120 à 140 mg/l) ce calcium exogène est toujours disponible. La nourriture ne peut intervenir que lorsque les pièces buccales sont consolidées : en général *Gammarus*, *Niphargus* et *Orchestia* mangent leur exuvie. Le **calcium endogène** est celui qui est mis en réserve avant l'exuviation. *Orchestia cavimana* présente une adaptation remarquable à son mode de vie terrestre au niveau des caecums postérieurs qui sont des diverticules de l'intestin moyen. Au cours de la période préexuviale D le calcium issu de la décalcification partielle de l'ancienne cuticule et de l'alimentation est stocké dans les caecums postérieurs (photographie 13) sous forme de concrétions cylindriques formées de nombreux sphérolithes (photographie 14A) constitués de carbonate de calcium à l'état amorphe, c'est-à-dire rapidement mobilisable, et d'un peu de phosphate de calcium. Dès le début de l'exuviation ces concrétions sont solubilisées (photographie 14B) et le calcium est réutilisé pour la minéralisation du nouveau squelette. Ces concrétions couvrent 58 % des besoins calciques nécessaires à la calcification complète, le complément est issu de l'alimentation. Ce processus de stockage existe également chez les *Niphargus* : des sphérolithes de calcite sont stockés dans les caecums postérieurs et des rhomboèdres de calcite sont accumulés tout le long de l'intestin moyen (photographie 15), ce stock calcique couvre 44 % des besoins de *Niphargus*. Pour quelles raisons ce stockage est aussi important chez un animal qui dispose de grandes quantités de calcium dans son environnement ? La première raison se situe au niveau du métabolisme ralenti de ce crustacé : il lui est plus économique en énergie de puiser le calcium dans son organisme que de le pomper à l'extérieur. En réalité, je pense que la raison majeure est liée aux risques d'assèchement du milieu : en milieu argileux (et vraisemblablement en milieu phréatique) les *Niphargus* creusent des terriers aboutissant à des petites logettes (où persiste une forte humidité) dans lesquelles ils s'enferment lors du retrait de l'eau, l'animal qui mue dans ces conditions pourra consolider son squelette à partir de ce calcium endogène.

La minéralisation de la cuticule est consécutive à un transfert de calcium par les cellules épidermiques ; pour pénétrer dans la cuticule le calcium emprunte les voies les plus directes comme par exemple les canaux qui se situent à la base des soies. Chaque soie est alors à l'origine

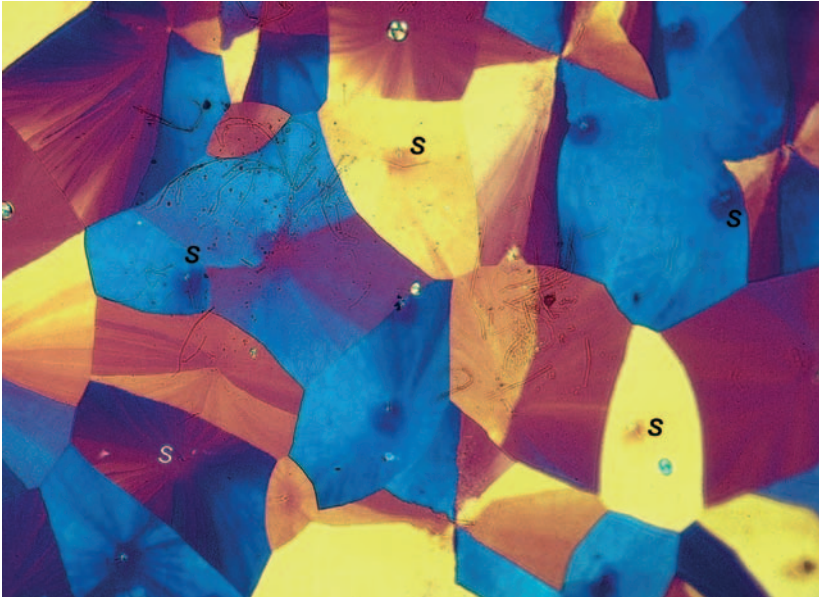


Photographie 13. Microradiographie d'une femelle d'*Orchestia cavimana* venant d'exuvier (la cuticule est encore plissée) montrant la présence de concrétions opaques dans les caecums postérieurs (cp) localisés dans la moitié postérieure du corps. td, tube digestif.



Photographie 15. Région postérieure du corps d'un *Niphargus virei* juste avant l'exuviation : présence de sphérolithes calcaires dans les caecums postérieurs et de rhomboèdres de calcite dans l'intestin moyen.

d'une plage de minéralisation qui se propage vers la périphérie jusqu'à la rencontre d'une plage voisine ; il en résulte un ensemble de figures polygonales d'étendue et de contours divers (photographie 16). Chez *Gammarus* les sels de calcium de la cuticule sont cristallisés, alors que chez *Niphargus* et *Orchestia* ils sont à l'état amorphe c'est-à-dire plus facilement mobilisables.



Photographie 16. Observation à plat de la cuticule de *Gammarus pulex* 24 heures après l'exuviation (lumière polarisée et teinte sensible). La minéralisation de la cuticule s'est effectuée selon des polygones variés à partir des canaux des soies (s).

L'accouplement

Il convient de distinguer l'**appariement**, qui correspond à la simple union d'un mâle et d'une femelle, de l'**accouplement** qui est une union aboutissant à l'émission de sperme. Chez tous les amphipodes la femelle possède 2 vulves sur la face ventrale du 5^e segment, le mâle est muni de 2 pénis sur la face ventrale du 7^e segment, mais il n'y a jamais d'intromission ; par ailleurs chez tous les amphipodes la femelle ne pond qu'après une exuviation.

Chez *Gammarus*, le mâle s'accouple à une femelle mature (dont l'ovaire est en vitellogenèse) au cours du cycle de mue qui précède la ponte : le mâle saisit la femelle par ses gnathopodes 1 au niveau de la membrane d'articulation entre la tête et le 1^e segment (les grp 2 pouvant également intervenir au même niveau ou à des endroits différents) et la chevauche (photographies 1 et 17). L'appariement dure plus ou moins longtemps, selon que le mâle saisit une femelle soumise (en période C) ou consentante (en période D), jusqu'à l'exuviation de la femelle au cours de laquelle le mâle participe à l'enlèvement de l'ancienne cuticule tout en maintenant sa partenaire. Peu après le mâle se recourbe sous la femelle en position croisée de telle sorte que la face ventrale du 7^e segment du mâle soit au niveau de la face ventrale du 5^e segment de la femelle, c'est l'accouplement au cours duquel le mâle projette le sperme dans le marsupium de la femelle. Le mâle reprend alors la position d'appariement avant d'entreprendre un nouvel accouplement puis il abandonne la femelle avant le début de l'oviposition ou lorsque la ponte est déjà commencée. Les ovules sont fécondés dès leur arrivée dans le marsupium ; les œufs (20 environ) se développent en 2 à 3 semaines libérant de jeunes gammarus dont l'organisation est semblable à celle des adultes. À la suite du cycle mue au cours duquel la femelle a porté une ponte, elle pourra à nouveau s'apparier et s'accoupler.

Chez *Orchestia* il n'y a jamais d'appariement avant l'exuviation de la femelle, ce qui est vraisemblablement une adaptation à la vie terrestre, le mâle ayant quelques difficultés à transporter la femelle (chez les gammarus l'appariement a lieu dans l'eau). Le mâle reconnaît avec ses antennes la femelle qui vient d'exuvier, puis la saisit d'abord avec ses antennes puis avec le gnathopode 2 qui accroche la plaque coxale 5 de la femelle ; le mâle maintient la femelle sous lui durant une dizaine d'heures (phase d'appariement) au cours desquelles il masse le flanc de sa



Photographie 17. Chez *Gammarus pulex*, l'accouplement est précédé par une phase d'appariement (ci-dessus) plus ou moins longue, les femelles étant immobilisées par les gnathopodes des mâles.



Photographie 18. Chez *Niphargus virei*, il n'y a pas d'appariement précédant l'exuviation de la femelle. Le rapprochement des partenaires débute après l'exuviation de la femelle (la zone blanche visible dans la région dorsale de la femelle correspond aux ovaires remplis d'ovocytes prêts à être pondus).

partenaire avec son gnp 1. Il y a ensuite accouplement en position ventrale croisée, émission de sperme, reprise de la position d'appariement puis à nouveau accouplement. Le mâle abandonne la femelle qui pond quelques heures après le dernier accouplement. S'il n'y a pas eu d'appariement avec massage, la femelle ne pond pas. Les œufs (20 environ) se développent en 2 semaines, et après éclosion, les jeunes persistent 4 à 5 jours dans le marsupium. Le femelle pourra à nouveau s'accoupler et pondre au début du cycle de mue suivant la libération des jeunes.

Chez *Niphargus* l'accouplement n'a jamais pu être observé. Ce qui est certain c'est qu'il n'y a pas d'appariement avant l'exuviation de la femelle mature, les femelles restent solitaires. On sait également que la ponte a lieu 1 à 2 semaines après l'exuviation de la femelle. La scène photographiée (photographie 18) pourrait correspondre aux prémices d'un appariement ou d'un accouplement, mais l'intervention du photographe a interrompu le processus. La femelle de *Niphargus virei* (de grande taille) incube une soixantaine d'œufs dont le développement embryonnaire dure environ 3 mois à la suite desquels les jeunes libres demeurent 40 jours dans le marsupium maternel. Contrairement à *Gammarus* et *Orchestia*, la femelle de *Niphargus* ne pond jamais au début du cycle de mue suivant la libération des jeunes. Chez les amphipodes hypogés les œufs sont plus volumineux que chez les épigés et chez tous les amphipodes le nombre d'œufs pondus est fonction de la taille de la femelle : c'est ainsi que les femelles de la petite espèce *Niphargus kochianus* ne pondent que 4 à 5 œufs d'une taille voisine de ceux d'une grande espèce.

Concernant *Orchestia* et *Niphargus*, le processus de stockage de calcium apparaît chez l'embryon dès que les organes de stockage sont organisés.

Bibliographie

- BOLLACHE, L. 2003. Trois espèces d'Amphipodes épigés nouvelles pour la Saône bourguignonne. *Bull. Sci. Bourg.* 51(1): 3-11.
- GINET, R. 1960. Ecologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). *Ann. Spéleol.* 15: 127-376.
- GINET, R. 1996. Bilan systématique du genre *Niphargus* en France. *Publ. Soc. Linnéenne de Lyon*, 243 p.
- GRAF, F. 1968. Le stockage de calcium avant la mue chez les Crustacés Amphipodes *Orchestia* (Talitridé) et *Niphargus* (Gammaridé hypogé). Imp. F. Berthier, Dijon, A.O. *CNRS* 2690, 216 p.
- GRAF, F. 1971. Dynamique du calcium dans l'épithélium des caecums postérieurs d'*Orchestia cavimana* Heller. Rôle de l'espace intercellulaire. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 274 (D), 1828-1831.
- GRAF, F. 1972. Stockage de calcium et formation des soies chez l'embryon d'*Orchestia* (Crustacé, Amphipode, Talitridé). *C. R. Acad. Sci. Fr.* 275(D): 1669-1672.
- GRAF, F. 1978. Les sources de calcium pour les Crustacés venant de muer. *Arch. Zool. exp. gén.* 119: 111-124.
- GRAF, F. & J.C. MEYRAN. 1985. Calcium reabsorption in the posterior caeca of the midgut in a terrestrial crustacean, *Orchestia cavimana*: ultrastructural changes in the postexuvial epithelium. *Cell Tissue Res.* 242: 83-95.
- GRAF, F. 1986. Fine determination of the molt cycle stages in *Orchestia cavimana* Heller (Crustacea, Amphipoda). *J. Crustacean Biology* 6: 666-678.
- HECKER, A., QUENNEDEY, B., TESTENIERE, O., QUENNEDEY, A., GRAF, F. & G. LUQUET. 2004. Orchestin, a calcium-binding phosphoprotein, is a matrix component of two successive transitory calcified biomineralizations cyclically elaborated by a terrestrial crustacean. *J. of Structural Biology* 146: 310-324.
- LUQUET, G. & F. MARIN. 2004. Biomineralisations in Crustaceans: storage strategies. *C. R. Palevol* 3: 515-534.