

# Reproduction saisonnière de *Porcellio variabilis* Lucas, 1846

Lamia Medini<sup>a\*</sup>, Karima Nasri-Ammar<sup>a</sup>, Faouzia Charfi-Cheikhrouha<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de bio-écologie et systématique évolutive des crustacés, faculté des sciences de Tunis, campus universitaire, 2092 Manar II, Tunisie

Reçu le 24 janvier 2000 ; accepté le 17 avril 2000

Présenté par Pierre Buser

**Abstract – Seasonal reproduction of *Porcellio variabilis* Lucas, 1846.** *Porcellio variabilis* is common and very widespread in Tunisia. Its breeding period lasts from February to October with a cessation during the months of November, December and January. The recruitment of young takes place principally between April and July. Virgin and mated females reared with natural photoperiod in the laboratory show that the initiation of reproduction does not depend on mating; however, it is accelerated when the male is present, the preparturial moult being shorter in females reared in the presence of a male. © 2000 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

**Crustacea / Isopoda / Oniscidea / terrestrial Isopod / *Porcellio variabilis* / reproduction / breeding period**

**Résumé – *Porcellio variabilis*, espèce largement répandue en Tunisie, présente une reproduction saisonnière ; sa période de reproduction s'étend de février à octobre ; elle est suivie d'un repos sexuel étalé sur 3 mois. Le recrutement des jeunes a lieu principalement entre avril et juillet. L'élevage au laboratoire des femelles vierges et accouplées, dans les conditions naturelles de photopériode, a montré que chez *Porcellio variabilis* :**  
a) l'entrée en reproduction est indépendante de l'accouplement mais elle est nettement accélérée par la présence du mâle, b) l'intermue préparturiel est nettement raccourci chez les femelles élevées en permanence en présence d'un mâle. © 2000 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

**Crustacea / Isopoda / Oniscidea / Isopode terrestre / *Porcellio variabilis* / reproduction / période de reproduction**

## Abridged version

Breeding activity in *Porcellio variabilis*, a very widespread species in Tunisia, was studied with natural photoperiod in both nature and laboratory.

Size structure studies of a *Porcellio variabilis* population from the Beja area were carried out for the year 1996. These are shown by frequency distributions of size based on body length measurements. The upward progress of the various size classes and the important recruitment of the young were observed from April to

July 1996. The breeding period in *Porcellio variabilis*, as in *Armadillo officinalis*, both iteroparous species, lasts several months; it usually begins in February/March and continues until October with a slight break during the months of November, December and January.

In comparison to this work realised naturally, two series of *Porcellio variabilis* virgin and mated females were reared in the laboratory. The experiments were carried out with natural photoperiod on animals born

\* Correspondance et tirés à part : F.charfi@fst.rnu.tn

in the laboratory; males and females were isolated after sexual differentiation which occurs when body length attains 4 mm.

The main percentage of reproductive females is observed in May, in nature as well as in the laboratory. However, there is a shift of 1 month in the percentage of parturial moult, between females paired with a male and isolated females. But breeding takes place in both experimental groups. This indicates that reproduction is independent of mating; similar results were observed in *Armadillidium vulgare*, in contrast to *Porcellio*

*dilatatus* and *Hemilepistus reaumuri*. Also in *Porcellio variabilis*, as well as in *Armadillidium vulgare*, the presence of a male speeds up the initiation of reproduction of a female and it shortens the period of time when the largest percentage of reproductive females start breeding.

In the laboratory, for each female of *Porcellio variabilis*, the duration of preparturial and parturial intermoult was calculated. A statistical study carried out for the two criteria show, in the two groups of females, a difference only in preparturial intermoult.

## 1. Introduction

La plupart des Isopodes terrestres présentent une reproduction saisonnière. Cette activité cyclique a été observée chez plusieurs Oniscoïdes tels que *Porcellio dilatatus* Brandt, 1833 et *Ligia oceanica* (Linné, 1767) [1], *Porcellio laevis* Latreille, 1804 [2], *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804) [3, 4], *Porcellio ficulneus* Verhoeff [5] et *Armadillo officinalis* Duméril, 1816 [6]. Par ailleurs, l'induction de la reproduction, caractérisée par l'apparition d'une mue parturielle suivie d'une ponte, est conditionnée par l'accouplement chez certaines espèces d'Oniscoïdes comme *Porcellio dilatatus* [1], *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833) [7] et *Armadillo officinalis* [8]. En effet, les femelles vierges n'effectuent qu'exceptionnellement une mue parturielle suivie d'une ponte. En revanche, chez d'autres Oniscoïdes tel qu'*Armadillidium vulgare* [9, 10], l'induction de la reproduction s'effectue spontanément chez les femelles vierges.

La reproduction de *Porcellio variabilis* Lucas, 1846, espèce endémique à l'Afrique du Nord et largement répartie en Tunisie [11], fait l'objet du présent travail. Dans cette étude et dans le but de comparer la phénologie de la reproduction des femelles dans la nature et en élevage, une première étape sera consacrée à l'évolution de la structure de la population et à la détermination de la période de reproduction dans la nature. Dans une deuxième étape, on s'intéressera à l'étude du rôle du mâle dans l'induction de la reproduction des femelles.

## 2. Matériel et méthodes

Cette étude est effectuée à partir d'un échantillonnage mensuel d'une centaine d'individus durant l'année 1996 en provenance d'une population naturelle de la région de Béja située au nord-ouest de la Tunisie et par un suivi d'un certain nombre de femelles couplées ou isolées élevées.

Les individus collectés dans la nature sont observés sous la loupe puis sont répartis en plusieurs catégories :

- indifférenciés dont la taille ne dépasse pas 4 mm ;
- femelles non reproductrices, jeunes et adultes, dépourvues d'oostégites ;

- femelles reproductrices qui présentent des oostégites ou un marsupium, rempli d'œufs ou d'embryon ;
- mâles jeunes et adultes.

Chaque individu est mesuré entre le bord frontal de la tête et l'extrémité postérieure du pléotelson.

Toutes les femelles expérimentales ont été isolées depuis la différenciation sexuelle, elles sont vierges et pubères. Au laboratoire, deux séries de femelles sont mises en élevage le 21 décembre 1997, dans les conditions naturelles de photopériode :

- une série A comprend 22 couples ; les partenaires de chaque couple sont issus de la même portée et ont une masse comparable variant entre 25 et 40 mg ;
- une série B est composée de 22 femelles isolées.

Chaque couple ou chaque femelle isolée est mis dans une boîte d'élevage en plastique transparent de 100 cm<sup>3</sup> de volume et contenant de la terre humide ; les animaux sont nourris avec des rondelles de carotte. Les femelles sont examinées tous les 3 j afin de déterminer la date et la nature de la mue ; celle-ci est de deux types : l'une normale (MN) ou mue de croissance et l'autre parturielle (MP), elle est suivie de la différenciation d'un marsupium où les œufs sont pondus puis incubés. Ces mues sont séparées par des intermues ; les différents types d'intermue qui séparent deux mues successives sont définis par Juchault et al. [7] qui distinguent l'intermue normale (IN) séparée par deux MN, l'intermue préparturiel (IPP) compris entre une MN et une MP et l'intermue parturiel (IP) qui suit la MP ; il comprend la période de gestation qui se déroule de la ponte à la mise bas d'une part et la période de post-gestation qui s'étend de la mise bas à la fin de l'intermue parturiel d'autre part.

Les deux types de séries ont été suivis au laboratoire durant 7 mois ; les animaux n'ont pas pu résisté aux températures élevées du mois de juillet (27 °C en moyenne).

## 3. Résultats

### 3.1. Structure de la population

Les différents individus, mâles, femelles et indifférenciés de *Porcellio variabilis* collectés dans la région de Béja

depuis janvier 1996 jusqu'à décembre 1996, sont regroupés en dix-neuf classes de taille allant de 2 à 20 mm. Les échantillons des mois d'août et d'octobre ne sont pas pris en considération en raison du très faible effectif des individus échantillonnés.

Le premier prélèvement du mois de janvier 1996 (*figure 1*) est constitué d'individus dont la taille ne dépasse pas 14 mm ; leur distribution étant unimodale. Ce type de diffusion s'observe également en février avec apparition des femelles reproductrices. Durant ce mois, le mode des mâles, situé dans la classe 8 mm, est légèrement décalé par rapport à celui des femelles occupant la classe 10 mm ; ce décalage est visible dans la presque totalité des échantillons de l'année 1996. Cela peut s'expliquer par un taux de croissance plus élevé chez les femelles que chez les mâles. Deux modes caractérisent la distribution du mois d'avril ; le premier mode est représenté par des pulli dont la taille ne dépasse pas 2 mm alors que le second englobe les géniteurs nés en 1995 et situé dans les classes de taille de 12 à 14 mm. Cette distribution bimodale avec un accroissement progressif de la taille persiste jusqu'au mois de juillet. Pendant ces mois, une dynamique de la croissance des jeunes permet un fort glissement de leur mode vers les classes de taille des adultes ; si bien qu'en juillet il devient difficile de distinguer les jeunes nés au cours de l'année 1996 des rares géniteurs de l'année précédente encore en vie. Ces derniers ne survivront pas à la prochaine période de reproduction. Les jeunes, recrutés durant la poussée automnale 1996 se retrouvent dans la distribution du mois de novembre avec des classes de tailles ne dépassant pas 4 mm. Au cours de ce mois, l'activité reproductrice cesse mais on retrouve les deux générations, printanière et automnale de 1996 ; la distribution présente un seul mode situé dans la classe de taille 8 mm.

### 3.2. Délai d'entrée en reproduction (DER)

Les résultats résumés dans le *tableau I* montrent que les femelles de *Porcellio variabilis* mises en élevage, vierges ou accouplées sont capables d'effectuer une mue parturienne suivie d'une ponte. Cependant, une différence importante du délai séparant la mise en expérience de l'apparition de la première MP a été notée entre les deux séries expérimentales. L'analyse statistique des DER montre que cette différence est hautement significative ( $t_{1\%} \delta d = 32,12$  pour 31 ddl). Si l'entrée en reproduction intervient après un délai moyen de  $60 \pm 27,3$  j chez les femelles accouplées, elle ne se manifeste qu'après 110  $\pm$  37,7 j chez les femelles vierges. Par ailleurs, 17 femelles, soit 81 % des femelles en couples, entrent en reproduction après un délai compris entre 33 et 70 j (*figure 2.a*). En revanche, seulement deux femelles, soit 17 % des femelles vierges et isolées des mâles, commencent à se reproduire pendant cette période (*figure 2.b*).

### 3.3. Cycle reproducteur

Comme il a été mentionné ci-dessus, les femelles reproductrices de *Porcellio variabilis*, aussi bien dans la

nature qu'en élevage, apparaissent au mois de février. Dans les échantillonnages mensuels effectués dans la nature en 1996, les femelles gestantes se rencontrent tout le long de l'année. La période de reproduction commence au mois de février et s'achève à la fin du mois d'octobre ; elle est suivie d'une phase de repos sexuel de 3 mois environ, novembre, décembre et janvier. À l'instar de ce qui est observé dans la population naturelle, les femelles gravides dans les deux séries expérimentales apparaissent au mois de février. Cependant, le pourcentage des femelles en élevage entrant en reproduction varie selon que les femelles sont accouplées ou isolées ; il est de 81 % chez les femelles accouplées et de 27 % chez les femelles vierges isolées.

Par ailleurs, la plupart des femelles de *Porcellio variabilis* mises en élevage, vierges (25 %) ou accouplées (62,5 %), présentent une alternance irrégulière d'une MP avec une ou deux MN successives. De ce fait, nous avons choisi, pour étudier le cycle reproducteur de cette espèce, de calculer le rapport mensuel MP/MP + MN pour chaque femelle. La distribution des pourcentages mensuels de MP, calculés sur une période de 6 mois montre, aussi bien au niveau des minimums qu'au niveau des maximums atteints, un décalage de un mois entre les femelles en couples et les femelles vierges isolées (*figure 3.a et b*). En effet, le pourcentage le plus faible de MP est observé au mois de mars dans la première série (20 %) et au mois d'avril dans la deuxième série (12,5 %). Le pourcentage le plus élevé de MP (100 %) est atteint en mai pour les femelles accouplées et en juin pour les femelles vierges. En revanche, dans les conditions naturelle ou en élevage, la distribution des pourcentages des MP des femelles accouplées est semblable (*figure 3.c*). Le pic maximal est atteint au mois de mai (100 % pour les femelles en élevage et 94 % pour les femelles dans la nature).

### 3.4. Durée des différents types d'intermue

L'analyse statistique des deux types d'intermues préparturriel (IPP) et parturriel (IP) au niveau de chaque série expérimentale montre une différence significative pour IPP ( $t_{5\%} = 10,32$  pour 26 ddl) ; cet intermue est égale à  $37,1 \pm 11,6$  j chez les femelles vierges et à  $27,3 \pm 7,4$  j chez les femelles accouplées (*tableau II*). En revanche, il n'existe pas de différence significative entre l'IP des femelles accouplées et celui des femelles vierges ( $t_{5\%} = 1,68$  pour 14 ddl) ; il est égal à  $49,5 \pm 15,2$  j.

## 4. Discussion et conclusion

*Porcellio variabilis* est une espèce endémique à l'Afrique du Nord, Maroc septentrional, Algérie et Tunisie. En Tunisie, son aire de répartition s'étend entre 34° et 37°3' Nord [11].

L'étude de la structure de la population de *Porcellio variabilis*, dans la nature, a montré que la distribution des tailles des différentes catégories d'individus est unimodale de septembre à mars ; elle devient bimodale entre avril et

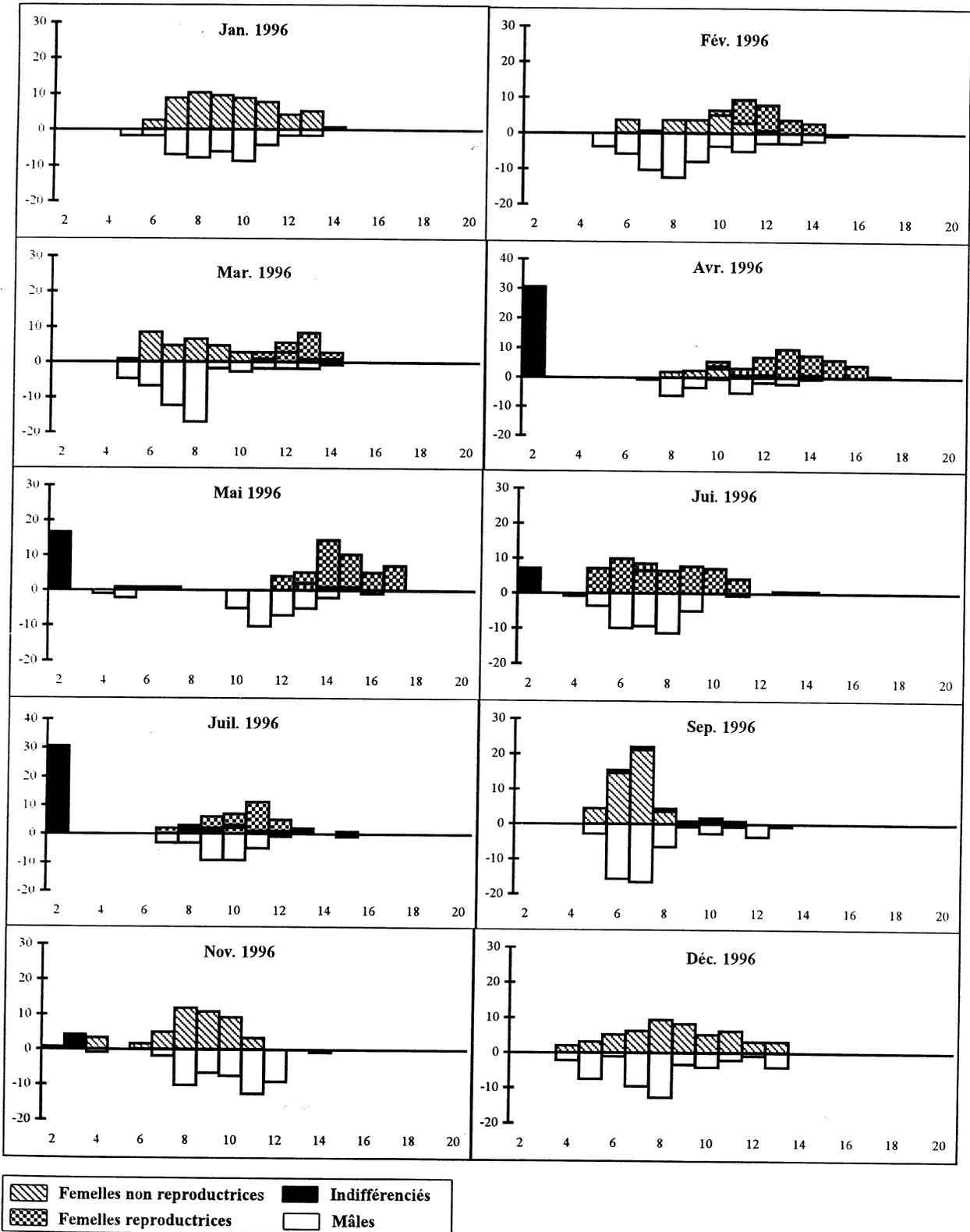


Figure 1. Distribution mensuelle par classe de taille d'une population de *Porcellio variabilis*.

juillet en raison du recrutement des jeunes. La période de reproduction, étalé de janvier à octobre, est suivie par un repos sexuel durant les mois de novembre, décembre et janvier.

La phénologie de la reproduction de *Porcellio variabilis* rappelle celle d'*Armadillo officinalis* (Oniscoïde des régions xériques de la Méditerranée) dont la période de reproduction dure plusieurs mois ; elle débute en février-

**Tableau I.** Délai moyen d'entrée en reproduction chez les femelles en couples et les femelles vierges isolées.

|     | Femelles accouplées | Femelles vierges |
|-----|---------------------|------------------|
| N   | 21                  | 12               |
| DER | 60                  | 110              |
| e-t | 27,3                | 37,7             |

N : effectif total des femelles (22 couples et 22 femelles vierges au départ) ; DER : délai moyen d'entrée en reproduction (jours) ; e-t : écart type.

mars et se termine en septembre [12]. Dans les deux cas, il s'agit d'espèces itéropares.

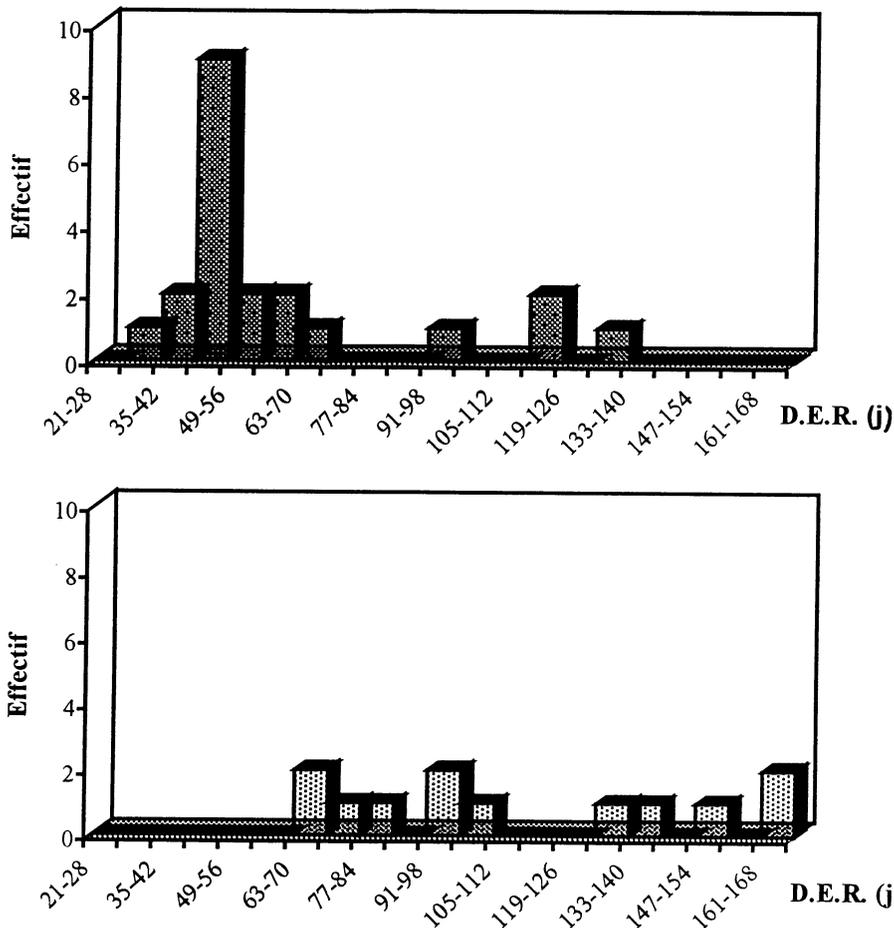
Par ailleurs, nous avons constaté que le pourcentage le plus élevé de femelles reproductrices de *Porcellio variabilis*, aussi bien dans la nature qu'au laboratoire, est atteint au mois de mai. Cependant, au laboratoire, nous avons remarqué un décalage de un mois entre les femelles accouplées et les femelles vierges. Mais, quel que soit l'état de la femelle, la reproduction se produit. Cela indique bien que l'induction de la reproduction n'est pas conditionnée par l'accouplement. Ce résultat qui concorde avec celui observé chez les femelles d'*Armadillidium*

*vulgare* [9, 10] diffère nettement de ce qui a été décrit chez *Porcellio dilatatus* Brandt (Legrand, 1958 in [7] et *Hemilepistus reaumuri* (Audouin, 1826) [13] où les femelles vierges isolées n'entrent en reproduction qu'exceptionnellement.

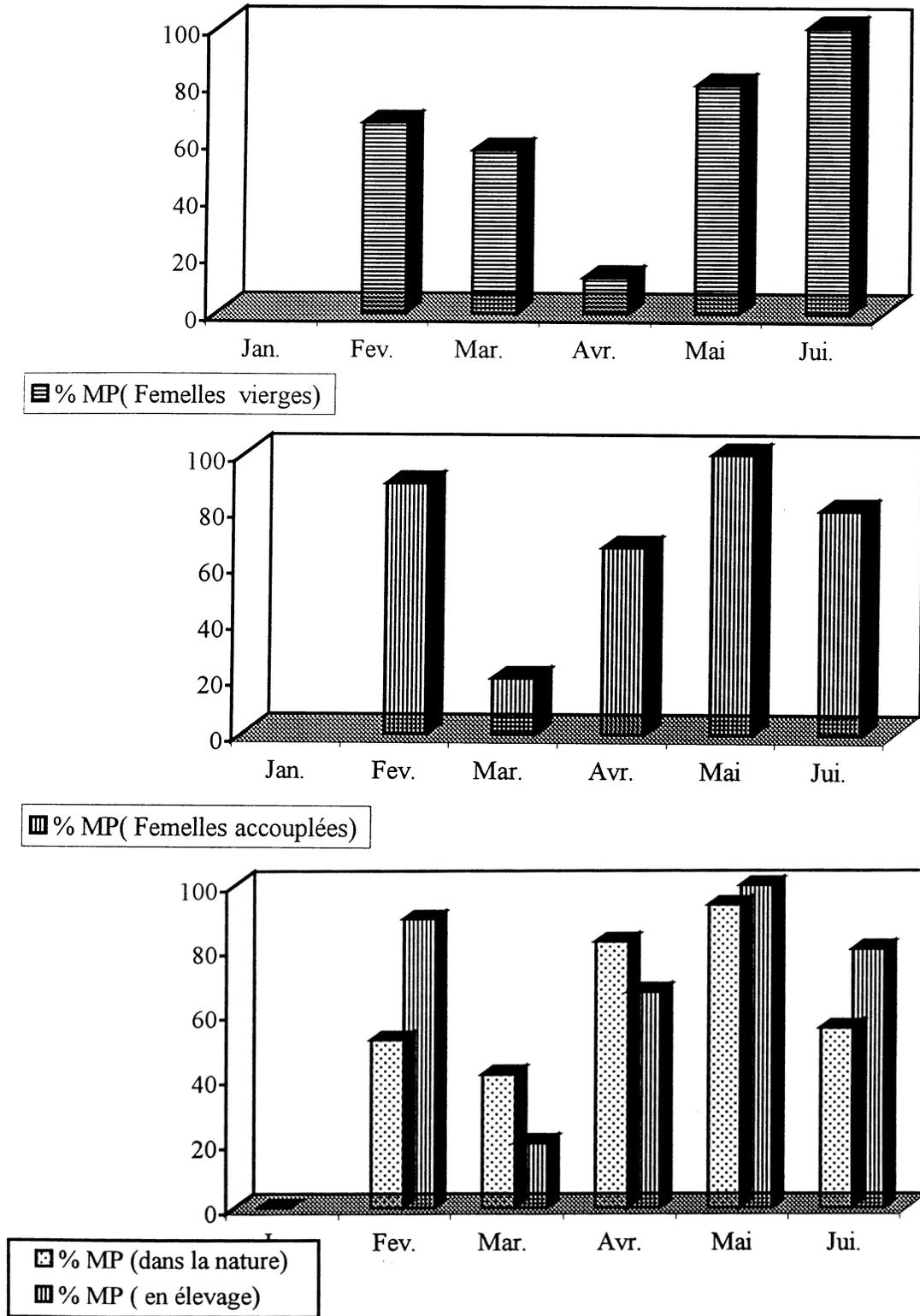
Ainsi le mâle de *Porcellio variabilis*, par sa présence, intervient :

- pour accélérer l'entrée en reproduction en stimulant la deuxième phase de vitellogenèse. Ce résultat confirme ce qui a été démontré chez *Armadillidium vulgare* [10] où cette stimulation s'effectue à travers un contact tactile des récepteurs sensoriels situés sur la face dorsale de la femelle et chez *Hemilepistus reaumuri* [13] où ce comportement est accentué par la formation des couples ;
- pour resserrer la distribution des femelles reproductrices autour de la moyenne. En effet, la période durant laquelle le plus grand pourcentage de femelles entrent en reproduction, est comprise entre 33 et 70 j chez les femelles en couples. Cette distribution est beaucoup plus étalée chez les femelles vierges.

Par ailleurs, l'étude de la durée des deux types d'intermue a montré une différence significative entre les deux séries expérimentales uniquement pour l'IPP ; ces deux

**Figure 2.** Délai d'entrée en reproduction par classe de 7 j.

A. Chez les femelles accouplées ; B. chez les femelles vierges.



**Figure 3.** Évolution du pourcentage de MP effectuées par des **a.** femelles vierges, **b.** femelles accouplées, **c.** femelles accouplées en élevage et dans la nature.

types d'intermues sont nettement plus courts chez les femelles accouplées que chez les femelles vierges isolées. Ce résultat rappelle ce qui a été démontré chez *Armadilli-*

*dium vulgare* par Jassem et al. [9]. Ces auteurs suggèrent deux hypothèses, la première serait que le stimulus émis par le mâle agit non seulement au niveau des centres

**Tableau II.** Durée moyenne des différents types d'intermues chez les femelles en couples et les femelles vierges isolées.

|              | Femelles accouplées | Femelles vierges | Test <i>t</i> de Student                 |
|--------------|---------------------|------------------|--|
| IPP ± e-t(N) | 27,3 ± 7,4 (17)     | 37,1 ± 11,6 (11) | $t_5 \%$ $\delta d = 10,3^*$ pour 26 ddl |
| IP ± e-t(N)  | 58 ± 11,3 (9)       | 35,8 ± 9,5 (7)   | $t_5 \%$ $\delta d = 1,68$ pour 14 ddl   |

IPP : intermue préparturriel ; IP : intermue parturriel ; e-t : écart type ; N : effectif total des femelles ; \* différence significative.

neurosecrétors contrôlant la vitellogenèse [1, 14], mais également au niveau des centres contrôlant le cycle de mue [14, 15] ; la seconde et plus probable est qu'il existe une interaction vitellogenèse-mue.

Enfin, en se basant sur ces résultats préliminaires, il serait intéressant de comparer la phénologie de la reproduction de *Porcellio variabilis* issus de la région de Béja avec celle d'autres populations situées dans la limite sud de l'aire de répartition de cette espèce. Chez *Armadillidium*

*vulgare*, il a été démontré qu'il existait une grande variabilité géographique dans les caractéristiques de la reproduction (délai d'entrée en reproduction, période de reproduction) et que cette variabilité était génétiquement déterminée. Par ailleurs, comme *Porcellio variabilis* présente une période de reproduction étalée sur plusieurs mois, nous envisageons d'étudier la sensibilité de l'animal vis-à-vis de la longueur du jour et de déterminer ainsi la courbe de réponse photopériodique de cette espèce.

## References

- [1] Besse G., Contribution à l'étude expérimentale de la physiologie sexuelle femelle chez les Crustacés Isopodes Terrestres, thèse de doctorat d'État, université de Poitiers, 1976, 296 p.
- [2] Nair G.A., Breeding and population biology of the terrestrial Isopod, *Porcellio laevis* (Latreille), in the Delhi region, Symp. Zool. Soc. Lond. 53 (1984) 315–337.
- [3] Souty-Grosset C., Chentoufi A., Mocquard J.P., Juchault P., Seasonal reproduction in the terrestrial Isopod *Armadillidium vulgare* (Latreille): geographical variability and genetic control of the response to photoperiod and temperature, Invertebr. Reprod. Dev. 14 (1988) 131–151.
- [4] Juchault P., Martin G., Mocquard J.P., Souty-Grosset C., Picaud J.L., Raimond R., La reproduction saisonnière chez les Isopodes terrestres : contrôle photopériodique et neurohumoral, Invertebr. Reprod. Dev. 16 (1989) 63–73.
- [5] Hornung E., Warburg M.R., Breeding patterns in the oniscid isopod, *Porcellio ficulneus* Verh., at high temperature and under different photophases, Invertebr. Reprod. Dev. 23 (2–3) (1993) 151–158.
- [6] Aljetlawi A.A., Nair G.A., Breeding and population biology of *Armadillo officinalis* (Isopoda, Oniscidea) in Benghazi, Libyan J. Arid. Env. 27 (1994) 241–255.
- [7] Juchault P., Mocquard J.P., Kouigan S., Étude expérimentale de l'influence des facteurs externes (température et photopériode) sur le cycle de reproduction du Crustacé Oniscoïde *Porcellionides pruinosus* (Brandt) provenant de populations africaine (Togo) et européenne (France), Crustaceana 48 (3) (1985) 307–315.
- [8] Mead F., La place de l'accouplement dans le cycle de reproduction des Isopodes terrestres (Oniscoidea), Crustaceana 31 (1) (1976) 27–41.
- [9] Jassem W., Juchault P., Mocquard J.P., Déterminisme de la reproduction saisonnière des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacé, Isopode, Oniscoïde). V. Rôle du mâle dans le cycle de reproduction des femelles (induction et durée de la période de reproduction), Ann. Sci. Nat. Zool., Paris 4 (13) (1982) 195–201.
- [10] Jassem W., Juchault P., Souty-Grosset C., Mocquard P., Male-induced stimulation of the initiation of female reproduction in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea, Oniscidea), Acta Oecol. 12 (5) (1991) 643–653.
- [11] Medini L., Charfi-Cheikhrouha F., Redescription et répartition géographique de *Porcellio variabilis* Lucas, 1846 (Isopode, Oniscoïde) en Tunisie, Crustaceana 71 (8) (1998) 833–844.
- [12] Warburg M.R., Review of recent studies on reproduction in terrestrial isopods, Invertebr. Reprod. Dev. 26 (1) (1994) 45–62.
- [13] Nasri K., Juchault P., Mocquard J.P., Souty-Grosset C., Reproduction saisonnière chez *Hemilepistus reaumuri* (Audouin, 1826), Isopode terrestre des zones semi-arides, Crustaceana 69 (2) (1996) 223–235.
- [14] Martin G., Contribution à l'étude cytologique et fonctionnelle des systèmes de neurosecrétion des Crustacés Isopodes, thèse de doctorat d'État, université de Poitiers, 1981, 374 p.
- [15] Maissiat J., Contribution à l'étude de la mue et du rôle de l'hormone de mue dans divers processus physiologiques : vitellogenèse, régénération chez les Crustacés Isopodes, thèse de doctorat d'État, université de Poitiers, 1978, 455 p.