



HAL
open science

Stratégies de reproduction chez les crustacés isopodes terrestres

Francois Lefebvre

► **To cite this version:**

Francois Lefebvre. Stratégies de reproduction chez les crustacés isopodes terrestres. Ecologie, Environnement. Université de Poitiers, 2002. Français. NNT : . tel-00340823

HAL Id: tel-00340823

<https://theses.hal.science/tel-00340823>

Submitted on 22 Nov 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS

Secteur de Recherche :

« Physiologie, Biologie des Organismes, Populations, Interactions »



STRATÉGIES DE REPRODUCTION
CHEZ LES CRUSTACÉS ISOPODES TERRESTRES



présentée et soutenue publiquement par

François LEFEBVRE

Le 26 juin 2002 devant le jury composé de :

Didier BOUCHON, (Professeur, Poitiers)	Examineur	K. Eduard LINSEMAIR, (Professeur, Würzburg)	Rapporteur
Noëlle BRU, (MdC, Grenoble)	Examinatrice	Gilbert MARTIN, (DR CNRS, Poitiers)	Examineur
Yves CAUBET, (MdC, Poitiers)	Examineur	Colette RIVAULT, (CR CNRS, Rennes)	Rapporteur
Frank CÉZILLY, (Professeur, Dijon)	Examineur	Michel VEUILLE, (Professeur, Paris)	Examineur

*A mes parents,
sans qui rien de tout cela n'aurait pu être.*

Remerciements

Merci tout d'abord au professeur Jean-Pierre Mocquard, pour m'avoir accueilli dans son laboratoire, pour avoir accepté d'être le directeur officiel de ma thèse et pour m'avoir initié aux joies de la statistique. Je rends hommage à cet homme, puits de science et de bon sens. Je ne trouve pas les mots pour remercier ici Gilbert Martin, actuel directeur du laboratoire.

Je remercie tous les membres du jury pour avoir accepté de juger ce travail :

Merci à Colette Rivault (Chargée de recherche, Rennes 1) d'avoir accepté la lourde tâche d'être rapporteur. Nous avons en commun de travailler sur d'infimes vermines ; vous les blattes, moi les cloportes.

Merci à Karl Eduard Linsenmair (professeur, Institut Theodor Boveri de Würzburg) que je ne connaissais que par papiers interposés et qui a su, grâce à ses travaux sur *Hemilepistus*, apporter un peu de dimension évolutive à l'étude du comportement des isopodes terrestres. Merci également d'avoir accepté d'être rapporteur.

Merci à Noëlle Bru (docteur en statistiques, Université de Grenoble), pour avoir accepté de revoir les méthodologies employées dans ce travail. Merci à cet œil naïf sur ce petit monde de la reproduction du cloporte.

Merci à Frank Cézilly (professeur, Université de Dijon) pour m'avoir fait découvrir la discipline dans laquelle je voulais orienter mes recherches. Merci pour ce que tu fais aujourd'hui pour l'écologie comportementale en France ; le terme d'école Cézilly n'est pas usurpé.

Merci à Michel Veuille (professeur, Paris). Que ce manuscrit lui rappelle aux bons souvenirs de son travail de thèse sur les crustacés *Jaera*.

Merci Didier pour avoir co-encadré la fin du travail. Ton aide et ton soutien m'ont été précieux. Tes remarques toujours pertinentes.

Merci à toi, Yves, pour tout. Pour m'avoir accepté en DEA, puis fait confiance pour un doctorat. Merci pour cette totale liberté d'initiative et d'exécution dans mes recherches. Ce fut certes parfois un peu dur, mais ô combien formateur. Merci de ta patience face à cet esprit un tantinet libertin.

Remerciements également à Françoise Mead que je n'ai jamais eu le plaisir de rencontrer, mais qui, à travers sa thèse, a écrit la bible française en matière de reproduction du cloporte.

Les recherches exposées dans ce manuscrit ont été effectuées au sein de l'unité « Génétique et Biologie des Populations de Crustacés » de l'Université de Poitiers (actuelle UMR-CNRS 6556).

Pour leur sympathie, leur aide et leur savoir-faire, mes premières pensées vont à m'sieu Bob, Maryline et Catherine.

Merci à M Juchault, pour sa passion et son enthousiasme, ses sorties terrain à la recherche du cloporte rare.

Merci à Thierry Rigaud, mon modèle de chercheur pendant tout le temps où j'ai pu le côtoyer à Poitiers. Une référence dans son ancien monde des cloportes, dans la droite lignée de ses pairs, MM Juchault, Legrand et Vandel. Esprit synthétique, clairvoyant et évolutionniste, doublé d'un ornitho fou à ses heures.

A Colette, Giselle, Jeanne-Marie, Marylène, Thierry, Henry, Jean.
A mon Nico, mon Frédo, mon Steph et à muche.

Mes derniers remerciements vont à la station biologique de la Tour du Valat ; pour son esprit communautaire, ses convictions et son royal accueil pendant cet intermède de 20 mois, service national oblige. Une petite pensée toute particulière à l'équipe poissons, la *dream -fish- team* : Alain, Gilles, Tony et Pascalou.

Table des matières



INTRODUCTION GÉNÉRALE	8
MATÉRIEL & MÉTHODES.....	12
A. Les Oniscidea.....	12
A.1. Systématique et histoire évolutive.....	12
A.2. Morphologie et anatomie.....	14
A.3. Les organes sensoriels	16
A.4. Les organes génitaux	17
A.5. Cycle de mue	18
A.6. Cycle de reproduction.....	20
A.7. Temporalité de l'accouplement	22
A.8. Ponte, fécondation et développement	22
A.9. Reproduction au niveau populationnel	24
A.10. Bactéries <i>Wolbachia</i>	24
B. Les espèces étudiées.....	26
B.1. Le choix des espèces.....	26
B.2. Position systématique	26
B.3. Provenance.....	28
B.4. Gros plan sur <i>Armadillidium vulgare</i>	29
B.5. Gros plan sur <i>Porcellionides pruinosus</i>	30
C. Méthodologie	30
C.1. Techniques d'élevage	30
C.2. Observations comportementales.....	31
C.3. Biométrie	32
C.4. Analyse chimique des composés cuticulaires	33
C.5. Statistiques.....	34
LA RECONNAISSANCE CHIMIQUE	37
A. Perception à distance vs perception de contact	37
B. La discrimination spécifique des partenaires sexuels	38
B.1. Historique des recherches sur le complexe <i>Porcellionides pruinosus</i>	38
B.2. Les données des croisements intra et inter populationnelles	39
B.3. Les tests de choix intra et inter populationnels.....	40
C. La discrimination du statut physiologique	42
C.1. Les tests de choix hors période de reproduction.....	43
C.2. Les tests de choix en période de reproduction.....	43
C.3. Le potentiel attracteur des femelles	44
C.4. L'hypothèse d'une phéromone sexuelle	45
D. Caractérisation du visa chimique cuticulaire.....	46
D.1. L'extraction des composés cuticulaires	46
D.2. Les profils chromatographiques	48
D.3. Identification des composés cuticulaires	52
D.4. L'hormone de mue comme attractant sexuel	55
E. Discussion.....	56

LA COMPÉTITION INTRA-SEXE	59
A. <i>La compétition mâle-mâle chez l'espèce Porcellionides pruinosus</i>.....	60
A.1. Conflits et hiérarchie	60
A.2. Stabilité des liens hiérarchiques.....	61
A.3. Déterminisme de la hiérarchie	64
A. 3.1. Les confrontations inter-cohortes	65
A. 3.2. Les confrontations intra-cohortes	66
A.4. Déterminisme de l'agressivité	68
A. 4.1. Les confrontations femelles vs femelle	69
A. 4.2. Les confrontations femelle masculinisée vs femelle	70
A. 4.3. Les confrontations femelle masculinisée vs mâle	71
A. 4.4. Synthèse	72
A.5. Conséquences de la hiérarchie.....	73
A. 5.1. Distribution spatiale et temporelle des mâles.....	73
A. 5.2. Influence de la hiérarchie en terme d'accès à un territoire.....	75
A. 5.3. Influence de la hiérarchie en terme d'accès aux femelles	76
A. 5.4. Synthèse	77
B. <i>Stratégie compétitive et dimorphisme antennaire</i>	78
B.1. Comportement d'agressivité chez les mâles Oniscidea :recherche et quantification	78
B.2. Étude morphométrique : mesure du dimorphisme sexuel antennaire	81
B.3. Analyse comparative et intégration des résultats.....	85
B.4. Les arguments en faveur d'une compétition par scramble	88
C. <i>Conclusion</i>.....	89
 LES CONFLITS INTER-SEXES	 91
A. <i>Description de la séquence sexuelle</i>.....	92
A.1. Les différentes phases de séquence sexuelle	92
A.2. Remarques	94
B. <i>Rencontres dyadiques mâle-femelle</i>.....	95
B.1. Protocole.....	95
B.2. Probabilité d'accouplement	95
B.3. Durée des différentes phases de la séquence sexuelle	96
C. <i>Rencontres de groupe en condition semi-naturelle</i>.....	98
C.1. Protocole.....	98
C.2. Probabilités d'appariement et d'accouplement.....	99
C.3. Durée des différentes phases de la séquence sexuelle	101
C.4. Appariements et accouplements par taille	103
D. <i>Investissement spermatique</i>.....	106
E. <i>Discussion & Conclusion</i>.....	107
 PLASTICITÉ DE LA REPRODUCTION.....	 111
A. <i>Introduction</i>.....	111
B. <i>Plasticité de l'entrée en reproduction</i>	112
B.1. Présentation des études	112
B.2. Protocole général	113
B.3. Influence des stimuli conspécifiques	113
B. 3.1. Variabilité de la proportion de femelles entrant en reproduction	113
B. 3.2. Variabilité de la durée de l'intermue préparturriel.....	115
B. 3.3. Variabilité de la durée de l'intermue parturriel.....	117
B.4. Déterminisme de l'« effet-mâle »	118
B. 4.1. Historique des travaux sur « l'effet-mâle »	118
B. 4.2. Ablations des antennes et antennules chez les femelles	119

B. 4.3.	Inactivation des récepteurs cuticulaires femelles	120
B. 4.4.	Inactivation des stimuli liés à l'accouplement.....	121
B.4.4.a)	Ablation des organes copulateurs mâles	121
B.4.4.b)	Obturation des orifices génitaux femelles	122
B.4.4.c)	Effet de l'accouplement.....	123
B. 4.5.	Place de l'accouplement dans le cycle d'intermue des femelles	125
B. 4.6.	Place des interactions sexuelles dans le cycle de mue femelle.....	126
B. 4.7.	Nature des stimuli sexuels mâles.....	128
B.5.	Synthèse.....	129
C.	<i>L'investissement reproductif des femelles</i>	131
C.1.	Influence des stimuli de l'accouplement sur la fécondité.....	131
C. 1.1.	Femelles accouplées vs femelles isolées.....	131
C. 1.2.	Femelles accouplées vs femelles groupées par 2.....	132
C.2.	Phénomènes de compensation après ovariectomie unilatérale	134
C. 2.1.	Résultats en terme de fécondité	134
C. 2.2.	Résultats en terme de productivité ovocytaire.....	135
C. 2.3.	Résultats en terme de fertilité	135
C.3.	Synthèse.....	136
D.	<i>Conclusion & Discussion</i>	137
DISCUSSION GÉNÉRALE		140
A.	<i>Stratégies de reproduction des Oniscidea</i>	140
A.1.	L'importance de la taille.....	140
A.2.	La stratégie de résistance chez les femelles.....	141
A.3.	La spermathèque.....	141
A.4.	Plasticité de la reproduction.....	142
A.5.	La recherche active des femelles par les mâles	142
A.6.	Système de reproduction	143
B.	<i>Interactions Oniscidea-Wolbachia</i>	144
B.1.	Les coûts liés à la présence des bactéries	144
B.2.	Evolution de l'association	144
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....		147
ANNEXES.....		162
RÉSUMÉ / ABSTRACT		

INTRODUCTION GÉNÉRALE

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les isopodes terrestres ou Oniscidea constituent un sous ordre de crustacés secondairement affranchis du milieu aquatique. La « sortie des eaux » chez les crustacés s'est également produite pour des décapodes et des amphipodes (Hurley, 1968 ; Hartnoll, 1988), mais avec plus de 4000 espèces, les Oniscidea présentent la plus grande richesse spécifique (Kensley *et al.*, 1996). C'est également le groupe de crustacés le mieux adapté au mode de vie terrestre. Si certaines espèces restent confinées aux bordures littorales et aux milieux sombres et humides, beaucoup d'entre elles sont totalement affranchies du milieu aquatique et vont même jusqu'à coloniser les milieux désertiques (Edney, 1954 ; Warburg, 1993).

Le passage du mode de vie aquatique au mode de vie terrestre s'est appuyé sur certaines prédispositions qu'il est possible d'appréhender en s'intéressant aux isopodes aquatiques à partir desquels les Oniscidea sont supposés avoir évolué (Valvifera, Flabellifera, Asellota ; voir Vandel, 1943 ; Schmalzfuss, 1989). Citons pour exemple l'aplatissement dorso-ventral du corps qui autorise une locomotion stable en phase terrestre, et l'existence d'une poche incubatrice chez les femelles qui protègent les embryons de la dessiccation lors des premiers stades de développement (Edney, 1954 ; Warburg, 1987 ; Carefoot & Taylor, 1995). A l'inverse, certaines caractéristiques ont été secondairement acquises puisque non observées chez les ancêtres aquatiques. Ainsi en est-il du comportement d'agrégation qui permet de lutter efficacement contre la dessiccation (Friedlander, 1964 ; Takeda, 1984).

La phénologie de la reproduction devait également subir certaines adaptations en rapport avec le mode de vie terrestre. Ainsi, la diffusion des signaux chimiques nécessaires à la rencontre des partenaires sexuels n'est plus facilitée par le milieu aqueux environnant. Or à ce jour, il n'y a pas de preuve chez les Oniscidea de l'existence de composés volatils utilisés dans la communication sexuelle à distance, à l'instar de ce qui est observé chez les insectes (Mead, 1973 ; Linsenmair, 1984 ; Brossut, 1996). Pour autre illustration, la disparition des appariements précopulatoires observés chez les formes marines ancestrales et chez les Oniscidea dits « primitifs » (Mead, 1973 ; Zimmer, 2001). Cela laisse supposer la mise en place chez les Oniscidea de mécanismes comportementaux et/ou physiologiques visant à optimiser l'investissement reproductif des mâles et femelles en milieu terrestre (Edney, 1968 ; Little, 2002).

Les Oniscidea doivent également faire face à des facteurs épigénétiques qui provoquent de fréquents déséquilibres dans le rapport des sexes. Les Oniscidea sont en effet les hôtes de bactéries *Wolbachia* capables de transformer de jeunes mâles génétiques en néo-femelles fonctionnelles (Martin *et al.*, 1973 ; Rigaud *et al.*, 1997). Il en résulte au niveau populationnel, une sex-ratio modérément à fortement biaisée vers le sexe femelle (Vandel, 1925, 1960, 1962 ; Hatchett, 1947 ; Brereton, 1956 ; Juchault *et al.*, 1993). Toutefois, malgré de forts déficits en mâles, les récoltes effectuées dans les populations naturelles tendent cependant à

montrer que la fécondation de toutes les femelles est assurée (Moreau & Rigaud, 2000). Les bactéries *Wolbachia* semblent avoir trouvé chez les Oniscidea des hôtes capables de faire face aux déviations de sex-ratio qu'elles engendrent pour assurer leur propre transmission.

A ce jour, des bactéries *Wolbachia* ont été détectées chez 46 % des espèces, ce qui fait des Oniscidea le groupe d'invertébrés le plus fortement concerné par l'association avec ces microorganismes (Bouchon *et al.*, 1998). Chez les autres invertébrés (acariens : Breeuwer & Jacobs, 1996 ; insectes : Werren & O'Neill, 1997 ; nématodes : Bandi *et al.*, 1998), la présence de *Wolbachia* s'accompagne systématiquement d'un effet négatif sur la reproduction de ses hôtes (Incompatibilité Cytoplasmique, Parthénogenèse Thélytoque, Mort des Mâles). Elles sont pour ces raisons qualifiées de « parasites de la reproduction » (Werren & O'Neill, 1997). Dans ce contexte, rien n'exclut d'envisager que les mécanismes mis en place par les Oniscidea pour assurer la reproduction dans le nouvel environnement terrestre aient pu représenter une potentialité adaptative pour l'évolution de l'association. Il apparaît à l'inverse peu probable que la phénologie de la reproduction des Oniscidea ait été modulée en réponse à la présence de ces facteurs féminisants. En effet, la dynamique des populations d'Oniscidea est caractérisée par une succession de phénomènes d'extinction / recolonisation (Rushton & Hassal, 1987 ; Warburg, 1993) qui empêchent en théorie la fixation de traits adaptatifs (Nei *et al.*, 1975 ; Gilpin, 1991 ; Dybdahl, 1994). De récentes études en populations naturelles viennent corroborer cette prédiction théorique en montrant qu'il n'y a pas de différence dans les traits d'histoire de vie étudiés (période réceptivité des femelles, proportion de femelles gravides) entre des populations hébergeant *Wolbachia* et des populations n'hébergeant pas *Wolbachia* (Moreau, 2001).

Dans l'objectif d'identifier à terme les paramètres reproductifs des Oniscidea ayant autorisés l'évolution de l'association avec *Wolbachia*, il est nécessaire au préalable de mieux cerner les stratégies de reproduction développées par les hôtes. C'est à ce niveau que se situe la présente étude.

Nous disposons dans la littérature relative aux Oniscidea d'un nombre conséquent de travaux ayant trait à la reproduction. Plusieurs d'entre eux sont particulièrement intéressants pour notre propos puisqu'ils se sont attachés à comparer différents traits d'histoire de vie entre espèces (Mead, 1973 ; Linsenmair, 1984 ; Warburg *et al.*, 1984 ; Souty-Grosset *et al.*, 1993 ; Dangerfield & Telford, 1995 ; Zimmer, 2001). Cependant, l'aspect comportemental de la reproduction a été largement ignoré (à l'exception, pour l'essentiel, des travaux de Mead et de Linsenmair). Ainsi, des pans entiers de la reproduction des Oniscidea ont été peu voire pas étudiés (pour exemple, la recherche des partenaires sexuels, les interactions mâle-femelle). Le comportement est pourtant l'expression phénotypique supposée offrir la plus grande plasticité et rapidité de réponse aux variations stochastiques de l'environnement (West-Eberhard, 1989 ; Hazlett, 1995). Chez les Oniscidea, les rythmes d'activités circadiens ou la distribution spatiale en micro-habitats témoignent du rôle joué par la composante comportementale dans l'adaptation aux conditions environnementales locales (Cloudsley-Thompson, 1956 ; Warburg, 1987). Il est également supposé qu'un environnement particulièrement

contraignant aurait amené certaines espèces des milieux désertiques à développer un mode de vie sub-social avec coopération biparentale dans les soins à la descendance (Linsenmair, 1984 ; Jaisson, 1993). Nous verrons que si la proximité phylogénétique impose de s'intéresser à la biologie des ancêtres (isopodes) aquatiques, le mode de vie terrestre des Oniscidea nécessite de regarder aussi vers d'autres taxons, et notamment chez les insectes, pour lesquels une masse considérable de données expérimentales et théoriques est disponible.

Nous nous proposons dans ce travail d'aborder divers aspects de la reproduction encore peu étudiés chez les Oniscidea. Le corps du manuscrit se décomposera en 4 grands chapitres, chacun formant une unité propre où seront exposées les connaissances actuelles dans le domaine et nos propres travaux.

Un premier chapitre sera consacré à la reconnaissance des partenaires sexuels. Nous aborderons notamment les facultés de discrimination des statuts spécifiques et physiologiques. Nous tenterons de caractériser le visa chimique cuticulaire support probable de phéromones sexuelles.

Un deuxième chapitre sera consacré à la compétition intra-sexuelle et aux stratégies compétitives mâle-mâle. Il existe en effet chez certaines espèces une agressivité qui se développent lors des interactions entre mâles et qui génèrent des relations de dominance. Nous étudierons le déterminisme de ces hiérarchies et en rechercherons les conséquences en terme d'accès à différentes ressources (territoire et femelles). Nous envisagerons également une stratégie alternative qui a trait à la recherche active des femelles.

Dans un troisième chapitre nous aborderons les conflits inter-sexes pour la décision d'accouplement. Le fort investissement reproductif en temps et en énergie des femelles (production des gamètes, soins à la descendance sous forme d'incubation marsupiale) laisse supposer l'évolution chez ces dernières d'une certaine discrimination parmi les partenaires sexuels potentiels.

Enfin dans un quatrième chapitre nous illustrerons la faculté de régulation de l'investissement reproductif chez les femelles. Nous verrons notamment que l'entrée en reproduction des femelles est en partie conditionnée par l'abondance locale en partenaires sexuels.

La discussion générale s'attachera à dégager les stratégies reproductrices adoptées par les Oniscidea en fonction de la physiologie des individus, des conditions environnementales locales et de l'histoire évolutive du groupe. L'interaction entre la reproduction des Oniscidea et les bactéries *Wolbachia* fera l'objet de la deuxième partie de la discussion.

MATÉRIEL & MÉTHODES

A. Les Oniscidea

- A.1. Systématique et histoire évolutive
- A.2. Morphologie et anatomie
- A.3. Les organes sensoriels
- A.4. Les organes génitaux
- A.5. Cycle de mue
- A.6. Cycle de reproduction
- A.7. Temporalité de l'accouplement
- A.8. Ponte, fécondation et développement
- A.9. Reproduction au niveau populationnel
- A.10..... Bactéries *Wolbachia*

B. Les espèces étudiées

- B.1. Le choix des espèces
- B.2. Position systématique
- B.3. Provenance
- B.4. Gros plan sur *Armadillidium vulgare*
- B.5. Gros plan sur *Porcellionides pruinosus*

C. Méthodologie

- C.1. Techniques d'élevage
- C.2. Observations comportementales
- C.3. Biométrie
- C.4. Analyse chimique des composés cuticulaires
- C.5. Statistiques

MATÉRIEL & MÉTHODES

A. Les Oniscidea

A.1. *Systématique et histoire évolutive*

Notre étude est entièrement consacrée aux crustacés isopodes terrestres, plus communément appelés cloportes. Voici la position systématique du groupe telle qu'on peut la trouver dans la dernière édition du Traité de zoologie consacré aux crustacés (selon Bowman & Abele, 1982, après modification par Mayrat & St Laurent, 1996) :

- **Phylum :** Arthropoda (Siebold & Stannius, 1845)
- **Super-classe :** Crustacea (Pennant, 1777)
- **Classe :** Malacostraca (Latreille, 1802)
- **Sous-classe :** Eumalacostraca (Grobben, 1892)
- **Super-ordre :** Peracarida (Calman, 1904)
- **Ordre :** Isopoda (Latreille, 1817)
- **Sous-ordre :** Oniscidea (Latreille, 1829)

Les isopodes terrestres sont regroupés au sein de l'un des 9 sous-ordres que comprennent les Isopoda ; celui des Oniscidea. C'est le groupe numériquement le plus riche en espèce à l'intérieur des isopodes. La liste de tous les Oniscidea décrits depuis le *Systema naturae* de Linnaeus (1758) est désormais consultable sur le site internet « www.nmnh.si.edu/iz/isopod/ » (Kensley *et al.*, 1996). On dénombre actuellement 4099 espèces, répartis en 407 genres et 35 familles. De nouvelles espèces sont encore régulièrement décrites, en particulier dans les zones tropicales (Leistikow & Wägele, 1999), et nul doute que cette liste devrait s'étoffer dans les décennies à venir. Il faut cependant noter que, dans ce groupe comme dans bien d'autres, le statut taxonomique d'espèce fut établi à partir de critères morphologiques, souvent très précis mais toujours subjectifs. Bon nombre d'espèces répertoriées dans cette liste ne répondent donc pas à la définition de l'espèce biologique, initialement avancée par Mayr (1974) et aujourd'hui unanimement reconnue (critère d'interfécondité). Une première conséquence est la multiplication artificielle du nombre d'espèces véritables (problème des variants morphologiques intra-spécifiques, et problème de synonymie, voir par exemple Schmidt, 1997). Une seconde conséquence, à effet inverse, est la non prise en compte d'espèces jumelles, qui sont des espèces morphologiquement très proches, mais bel et bien distinctes du point de vue reproductif (voir par exemple Dalens, 1964 ; Garthwaite & Sassaman, 1985 ; Bilton, 1992).

Les Oniscidea possèdent 8 caractères morphologiques communs qui les séparent des formes marines ancestrales (Tabacaru & Danielopol, 1996). Le premier reconnu, mais aussi le plus évident, est la réduction très marquée des antennules (généralement 3 articles, plus rarement 2 ou 1) (Vandel, 1960). Sans entrer dans des considérations d'ordre phylogénétique (monophylie vs polyphylie), les Oniscidea sont scindés en 2 grands taxons : les Tylomorpha (infra-ordre, série Tylienne de Vandel, 1943) qui ne comprennent que les genres *Tylos* et *Helleria*, et les Ligiamorpha (série Ligienne) qui regroupent toutes les autres espèces aujourd'hui décrites. Voici représentés plus en détails (Figure 1), les différents niveaux de classification au sein des Oniscidea :

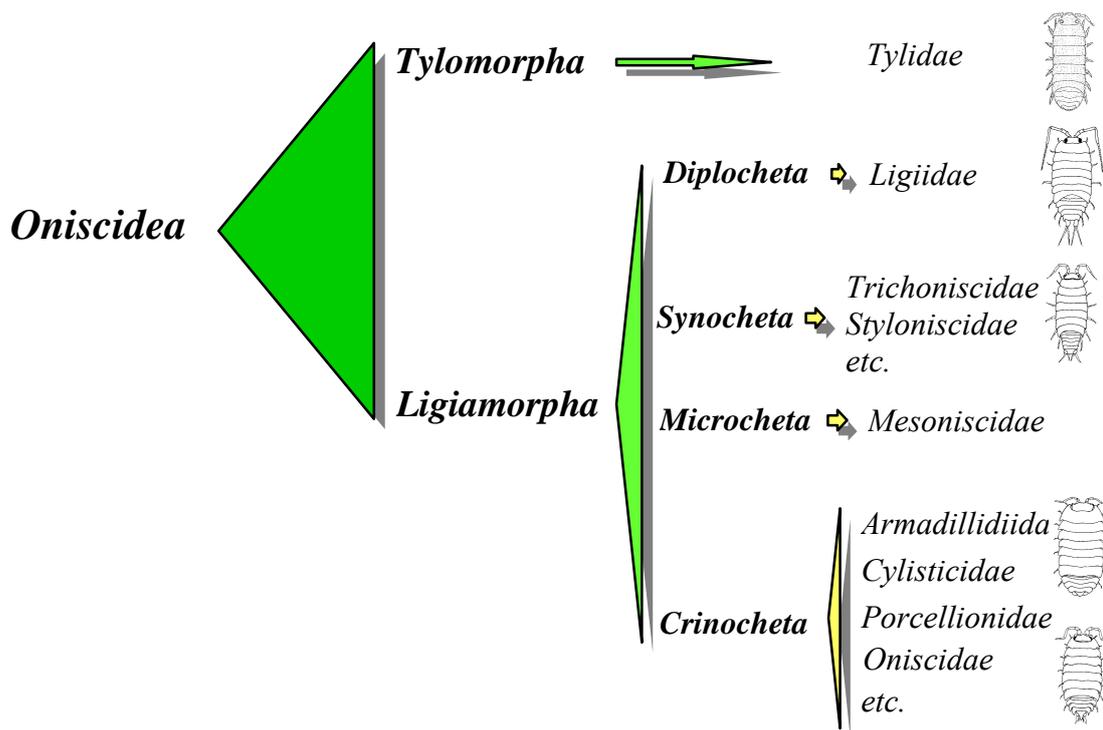


Figure 1 : Les différents niveaux taxonomiques au sein des Oniscidea. (d'après Michel-Salzat, 2000)

Si les différents taxons présentés ci-dessus sont retenus dans la plupart des classifications aujourd'hui proposées (ils dérivent essentiellement de différences anatomiques dans la structure de l'appareil génital mâle), il n'en est pas de même des relations phylogéniques entre les différents taxons. Pour notre part, et en attendant les résultats d'une approche combinée entre données morphologiques et données moléculaires (*total evidence*), nous nous référerons à la phylogénie récemment proposée à partir du marqueur ARNr 16S (Michel-Salzat & Bouchon, 2000).

Les plus anciens fossiles connus d'isopodes terrestres (Armadillidiidae ?) ont été trouvés dans l'ambre de la Baltique (Koch & Berendt, 1854), et remontent à l'éocène (-50 millions d'années) (Vandel, 1948 ; Briggs *et al.*, 1993). Cependant les isopodes terrestres ont dû apparaître bien plus tôt dans l'échelle des temps géologiques que ne le laissent supposer les archives fossiles. En effet, bon nombre de familles ont une

distribution mondiale, ce qui suggère qu'ils devaient être présents avant la dislocation des continents au Mésozoïque (-160 millions d'années). En comparant la répartition actuelle des espèces et les données apportées par l'analyse de la dérive des continents, Vandel (1965) place leur émergence à la fin du Dévonien (-350 millions d'années). On considère que leurs lointains ancêtres se sont peu à peu affranchi du milieu aquatique par le biais des zones littorales et des litières humides à Ptéridophytes (Edney, 1968 ; Pierce, 1989). On peut aujourd'hui observer en bord de mer, des formes dites de transition, mi-aquatiques mi-terrestres, parmi les représentants du genre *Ligia*. La colonisation du milieu terrestre devait exiger certaines prédispositions chez les formes marines ancestrales. Parmi elles, la poche incubatrice ventrale des femelles ou marsupium, dans laquelle les œufs sont pondus, nourris et protégés de la dessiccation jusqu'à l'éclosion. Citons également l'aplatissement dorso-ventral du corps qui permet une locomotion stable en phase terrestre (Edney, 1954 ; Warburg, 1987 ; Carefoot & Taylor, 1995). Certaines caractéristiques ont été secondairement acquises au cours de la phase de transition. Ainsi en est-il du comportement d'agrégation qui contribue à réduire les pertes en eau et qui n'est pas connu chez les isopodes marins (Takeda, 1984). L'ensemble de ces caractéristiques ont finalement permis la colonisation d'habitats terrestres très variés, tels que des zones hypersalées (exemple de *Haloniscus searlei*), les déserts nord africains (exemple de *Hemilepistus reaumuri*), ou les hautes montagnes himalayenne (exemple de *Protracheoniscus nivalis*). Les Oniscidea sont présents sur tous les continents, et il semble que seules les régions polaires n'aient pas été colonisées (Warburg *et al.*, 1984 ; Warburg, 1993).

A.2. Morphologie et anatomie

Avec plus de 4000 espèces et des niches écologiques très variées, les isopodes terrestres présentent une relative diversité de forme. Schmalfuss (1984) y distingue 5 grands types morphologiques qu'il relie avec les préférences écologiques et les stratégies antiprédatrices développées par les espèces (*eco-morphological strategies*) :

1. Les **runners**, relativement fins et profilés, avec des appareils locomoteurs bien développés. Leur stratégie est de fuir et de regagner rapidement un abri lorsqu'ils sont dérangés. Ce sont les familles des Ligiidae et Philosciidae, les genres *Triconiscus*, *Protracheoniscus*, *Porcellionides*.
2. Les **clingers**, relativement larges et aplatis. Lorsqu'ils sont dérangés, ils s'immobilisent et font corps avec le substrat d'où ils sont difficiles à déloger. Ce sont typiquement les genres *Trachelipus* et *Nagurus*, ainsi que de nombreux *Porcellio* et certains *Armadillidium*.
3. Les **rollers**, qui se roulent en boule à la moindre menace (phénomène de volvation). Ce faisant, ils protègent efficacement leur face ventrale, et exposent une cuticule épaisse et lisse qui les rend difficile à attraper. Ce sont les familles des Armadillidae, Eubelidae, Armadillidiidae, Sphaeroniscidae, et Tylidae.

4. Les *spiny forms*, présentant de nombreuses épines et protubérances tergales, ce qui les protègent des prédateurs vertébrés (oiseaux, grenouilles, lézards). On rencontre les représentants de ce groupe essentiellement en forêts tropicales. Ce sont certains Eubelidae (*Panningillo*) et des Armadillidae aux noms évocateurs (*Acanthoniscus*, *Echinodillo*, *Tridentodillo*).
5. Les *creepers*, toujours de petite taille (< 5 mm), avec des tergites striés longitudinalement, et des appareils locomoteurs peu développés. Ils vivent toujours sous couvert, à l'abri de crevasses et interstices. Vivant dans des lieux relativement humides, leurs protubérances dorsales leur permettraient de lutter contre les forces adhésives de l'eau. On rencontre des représentants dans diverses familles comme les Oniscidae (*Bathytropa*), Trichoniscidae (*Graeconiscus*), Platyarthridae (*Platyarthrus*), Stenoniscidae (*Stenoniscus*).

Reste environ 10 % d'espèces à morphologie inclassable, les *non-conformists*. Ce sont des animaux à mode de vie très spécialisé comme *Platyarthrus hoffmannseggi* que l'on trouve dans les fourmilières, les *Schoebli* que l'on trouve dans les termitières ou encore les *Leptotrichus* et *Hemilepistus* qui creusent des terriers.

A cette apparente diversité de formes s'oppose une anatomie et une organisation relativement conservée (Roman & Dalens, 1999). Le corps est classiquement divisé en céphalon-péréion-pléon, analogues fonctionnels du tête-thorax-abdomen des insectes. Chacun de ces 3 tagmes est formé de métamères en nombre fixe pour l'ensemble des Oniscidea, métamères qui portent chacun une paire d'appendice primitivement biramé (exopodite pour la rame externe et endopodite pour la rame interne). Le céphalon porte les principaux organes sensoriels : yeux composés sessiles, antennules, antennes, ainsi qu'un appareil buccal de type broyeur (Figure 2).



Figure 2 : Micrographie du céphalon (x50). Gros plan sur l'appareil buccal de type broyeur, avec maxillipèdes très développés (ici, chez *Porcellio scaber*). (G.J. McKenzie)

Le péréion est constitué de 7 segments libres ou péréionites dont les faces ventrale et dorsale sont respectivement dénommées sternite et tergite. Chaque péréionite possède une paire de pattes ou péréiopodes (correspondant à l'endopodite). Sur un même animal, les péréiopodes sont tous différents, en sorte que le qualificatif d'isopodes est assez mal approprié. Le pléon est constitué de 6 segments ou pléonites, le dernier étant soudé au telson pour former un pléotelson. Leurs appendices, les pléopodes, sont de forme lamellaire et sont devenus des organes respiratoires (Vandel, 1964 ; Hoese, 1982). Dans leur forme la plus simple, ils

fonctionnent comme des branchies et doivent donc constamment baigner dans une mince couche d'eau. Chez les Oniscidea dits supérieurs (Crinocheta, voir Figure 1), les pléopodes fonctionnent comme des organes respiratoires de type aérien, et sont creusés d'un réseau tubulaire qui baignent dans un sinus sanguin, ce sont les pseudo-trachées. Ainsi rempli d'air, les pléopodes respiratoires apparaissent comme des tâches blanchâtres (corps blanc des anciens auteurs). Leur nombre et leurs dispositions varient suivant les groupes considérés. L'extrémité du corps est donc constituée par le pléotelson, caractérisé par 2 uropodes généralement styliformes, et entre lesquels s'ouvre l'orifice anal.

A.3. *Les organes sensoriels*

Des yeux de type isopodes marins, avec un grand nombre d'ommatidies (unité structurale de l'œil composé), se rencontrent chez les Ligidae (> 100). Tous les autres Oniscidea subissent une réduction très nette de l'appareil oculaire qui se traduit aussi bien par la réduction du nombre d'ommatidies (en moyenne 20-30) que par que par la simplification de leur structure (Figure 3). Les régressions les plus spectaculaires sont observées chez l'Armadillidae *Eluma purpurascens* qui ne présente plus qu'une seule ommatidie, et chez certaines espèces cavernicoles qui en sont totalement dépourvues. Les Oniscidea ont donc une vision qui semble limitée à la perception de contraste et de variation d'intensité lumineuse (Schmalfuss, 1998).



Figure 3 : Micrographie de l'œil composé (x200). Ici, une vingtaine d'ommatidies chez *Porcellio scaber*. (G.J. McKenzie)

De la même manière, on observe une réduction très nette de la première paire d'antennes (antennules) par rapport aux formes marines ancestrales. C'est même d'après Vandel (1960) le seul caractère que l'on puisse considérer comme absolument propre à tous les représentants du groupe des Oniscidea. L'antennule est très généralement formée de 3 articles et d'un court flagelle. Elle ne comprend qu'un article chez *Tylos* et est complètement vestigiale chez *Helleria*. Les chémorécepteurs sont localisés en position terminale sur le flagelle (Schmalfuss, 1998).

La réduction très marquée de ces 2 organes sensoriels (œil et antennules) semble compensée par le développement de soies tactiles sur tout le corps (Holdich & Lincoln, 1974), par des chémorécepteurs sur les pièces buccales et les péréiopodes, mais avant tout par la seconde paire d'antennes (antennes). Les antennes sont le siège de la réception de multiples informations sensorielles : mécanoréception (soies simples), hygroréception (soies plumeuses), chémoréception (touffe de soies à l'extrémité du flagelle) (Hoëse, 1989 ; Schmalfuss, 1998). Lors des rencontres inter-individuelles, c'est en premier l'extrémité du flagelle de

l'antenne (l'*antennal tip* des auteurs anglo-saxons) qui est mise en contact avec une quelconque partie du corps de l'autre individu (Mead *et al.*, 1976 ; Seelinger, 1977).

A.4. Les organes génitaux

Chez les Oniscidea, les organes génitaux sont pairs (2 gonades, 2 tractus, 2 orifices). Chez les mâles, chaque gonade est composée de 3 utricules testiculaires débouchant dans une vésicule séminale, à laquelle fait suite un canal déférent. Les canaux déférents s'ouvrent dans une évagination de la membrane articulaire entre péréion et pléon (apophyse génitale ou *appendix genitalia*). La 2^e paire de pléopodes est différenciée en organes copulateurs (Figure 4). Ces pléopodes sont chacun constitués d'un basis sur lequel s'articulent un exopodite foliacé et un endopodite transformé en stylet copulateur (*appendix masculina*). Chez la majorité des Oniscidea, les endopodites de la 1^{re} paire de pléopodes se différencient en gouttière et se coaptent avec l'apophyse génitale pour permettre l'écoulement du sperme vers les stylets copulateurs (Vandel, 1960).

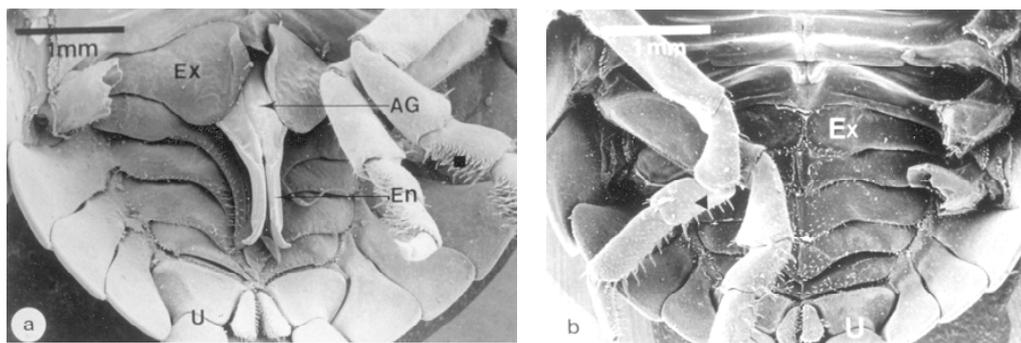


Figure 4 : Micrographie du pléon (face ventrale) chez un mâle (a) et chez une femelle (b) d'*Armadillidium vulgare* (x22). AG : apophyse génitale, En : endopodite, Ex : exopodite, U : uropode, ■ : soies sur un péréiopode mâle, ◄ : soies sur un péréiopode femelle (d'après T. Rigaud).

Chez les femelles, les ovaires se présentent sous la forme de 2 sacs aplatis dorso-ventralement, et s'étendant du 2^e au 7^e segment du péréion. Sur chacun des ovaires se branche un oviducte débouchant à l'extérieur par un orifice génital situé à la base du 5^e péréiopode. Une analyse détaillée permet de distinguer 3 régions distinctes dans la structure de l'oviducte (Besse, 1976). La région proximale à l'ovaire prend la forme d'un entonnoir, délimité dans sa partie évasée par les premiers cordons ovocytaires. On distingue ensuite un renflement plus ou moins sphérique, puis une portion rectiligne jusqu'à l'orifice génital (voir Figure 5). On a attribué à l'entonnoir le nom de réceptacle séminal ou spermathèque de part sa fonction de stockage à long terme des spermatozoïdes (De Luca *et al.*, 1987). Le renflement semble lui impliqué dans la réception et le stockage à court terme des spermatozoïdes après insémination ; il est également appelé ampoule séminale.

Tout au long de l'oviducte des massifs de cellules glandulaires ont été observés, et leurs sécrétions pourraient avoir un rôle nourricier pour les spermatozoïdes en stockage (Besse, 1976 ; Longo *et al.*, 1998).

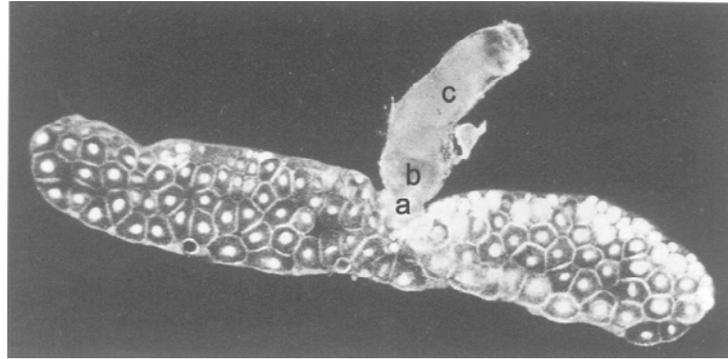


Figure 5 : Tractus génital femelle (ici chez *Armadillo officinalis*, x15). a : spermathèque ou réceptacle séminale. b : renflement ou ampoule séminale. c : portion rectiligne de l'oviducte. (d'après Warburg, 1993)

A.5. Cycle de mue

Les isopodes, en tant qu'Arthropodes, ont un exosquelette rigide. En tant que crustacés (exception faite des crabes majidés, aussi appelés araignées de mer), ils présentent une croissance continue. Pour croître, ils vont devoir périodiquement rejeter leur ancienne cuticule (phénomène de mue ou d'exuviation), se gonfler d'eau, et élaborer un nouvel exo-squelette. Au fur et à mesure que le nouvel exosquelette se consolide, l'eau sera progressivement éliminée et remplacée par de nouveaux tissus en croissance. La période qui s'écoule entre 2 exuviations successives est appelée inter-mue.

La terminologie de référence pour décrire les différentes étapes d'un cycle de mue dérive de celle de Drach (1939) chez les décapodes, après adaptation au modèle Oniscidea (Steel, 1982). Le cycle de mue est fractionné en 4 grandes périodes, notées A, B, C, D, auxquelles s'ajoute la période E correspondant à l'exuviation proprement dite. A noter que chez les isopodes la mue s'effectue en 2 temps : une exuviation postérieure puis une exuviation antérieure.

- **Période A-B** : c'est la post-mue (ou post-ecdysis) (1 à 2 jours). Cette période débute après l'exuviation antérieure. La cuticule est molle et claire dans sa partie antérieure alors qu'elle commence à se consolider dans sa partie postérieure (animaux bicolores). L'animal ne peut se mouvoir ni se nourrir. C'est une phase critique durant laquelle la mortalité (par prédation, dessiccation, dérangement) peut être importante.
- **Période C** : improprement appelée intermue, on lui préférera le terme di-ecdysis (durée très variable, de l'ordre d'une quinzaine de jours pour un animal adulte). L'exosquelette est dur, il

prend la coloration typique de l'espèce. C'est la phase dite de repos tégumentaire, et parallèlement la phase d'activité maximale de l'animal.

- **Période D** : c'est la pré-mue (ou pro-ecdysis) (durée très variable, de l'ordre d'une dizaine de jours pour un animal adulte). C'est une période de préparation à l'exuviation, durant laquelle il y a digestion de l'ancien exo-squelette et élaboration sous-jacente du nouveau. L'approche de l'exuviation est matérialisée par l'apparition progressive de plaques blanches sur les sternites 1 à 4 (Steel, 1982). Ces structures correspondent à des dépôts de sels de calcium au niveau de l'ancien tégument (Steel & Campbell, 1977). La période des plaques blanches peut être divisée en 2 sous périodes : $D_{[1]}$: apparition des plaques blanches sous forme d'îlots isolés (stages 4 à 6 de Steel, 1982), $D_{[2-4]}$: plaques blanches avancées, îlots fusionnés (stages 7 à 9 de Steel, 1982).
- **Période E** : c'est la mue (ou ecdysis) (durée 1 à 2 jours). C'est la période nécessaire à l'exuviation des 2 héli-cuticules. L'exuviation postérieure concerne les péréionites 5, 6 et 7 et le pléon. Elle est facilitée par la décalcification préalable de la partie postérieure (les sels de calcium étant stockés dans la partie antérieure, au niveau des plaques blanches). Une fois l'exuviation postérieure effectuée, les sels de calcium sont mobilisés vers l'arrière, ce qui consolide la nouvelle cuticule et prépare du même coup l'exuviation antérieure. Cette exuviation antérieure intéresse le reste de l'animal, c'est à dire le céphalon et les péréionites 1 à 4. Par ce phénomène de concentration/mobilisation des sels de calcium, et par la ré-ingestion des exuvies, la mue complète peut se dérouler sans aucune perte calcique (Graf, 1978).

Le rythme des mues dépend, pour une espèce donnée, de nombreux facteurs (température, état physiologique, taille). D'une manière générale, le rythme des mues est d'autant plus soutenu que les animaux sont jeunes. Pour ce qui est de la durée des intermues, tout au plus peut-on indiquer un ordre de grandeur. Chez des animaux adultes, en période de repos sexuel, la durée du cycle est d'environ 1 mois à 20°C (Steel, 1980).

Ce que nous venons de décrire s'applique au cycle de mue des mâles et des femelles en phase de repos sexuel ; on parle alors d'intermue normal (IN) et de mue normale (MN). Chez les femelles en phase de reproduction, ces termes sont remplacés par les termes d'intermue préparturriel (IPP) et de mue parturrielle (MP). L'intermue préparturriel est un intermue de préparation à la reproduction durant lequel s'effectue la maturation des ovocytes. Moreau & Rigaud (2002) ont décrit un marqueur externe pour connaître la nature de l'intermue (IN vs IPP). Il apparaît en effet qu'en intermue préparturriel, les plaques blanches sont moins développées et incomplètement formées sur les sternites 2 à 4, laissant une impression de losange dépigmenté. Ce marqueur s'est révélé prédictif à 100 %, et généralisable à toutes espèces considérées (*Armadillidium nasatum*, *Armadillidium vulgare*, *Oniscus asellus*, *Philoscia muscorum*, *Cylisticus convexus*

et *Porcellio scaber*). La mue parturienne qui fait suite à l'intermue préparturriel se caractérise par le développement d'une cavité incubatrice ventrale ou marsupium, dans laquelle seront pondus les ovocytes.

A.6. Cycle de reproduction

Chez les femelles, les phénomènes de mue et de reproduction sont donc étroitement synchronisés. Parallèlement au cycle de mue se déroule un cycle ovarien au cours duquel les ovocytes se chargent en réserve vitelline (Figure 6). Ce n'est qu'au terme de cette évolution ovocytaire qu'ils deviennent fécondables. C'est de cette synchronisation entre les 2 cycles que vont découler les comportements sexuels mâles et femelles et de là, les stratégies de reproduction. Il convient de s'attarder quelque peu sur ce cycle ovarien.

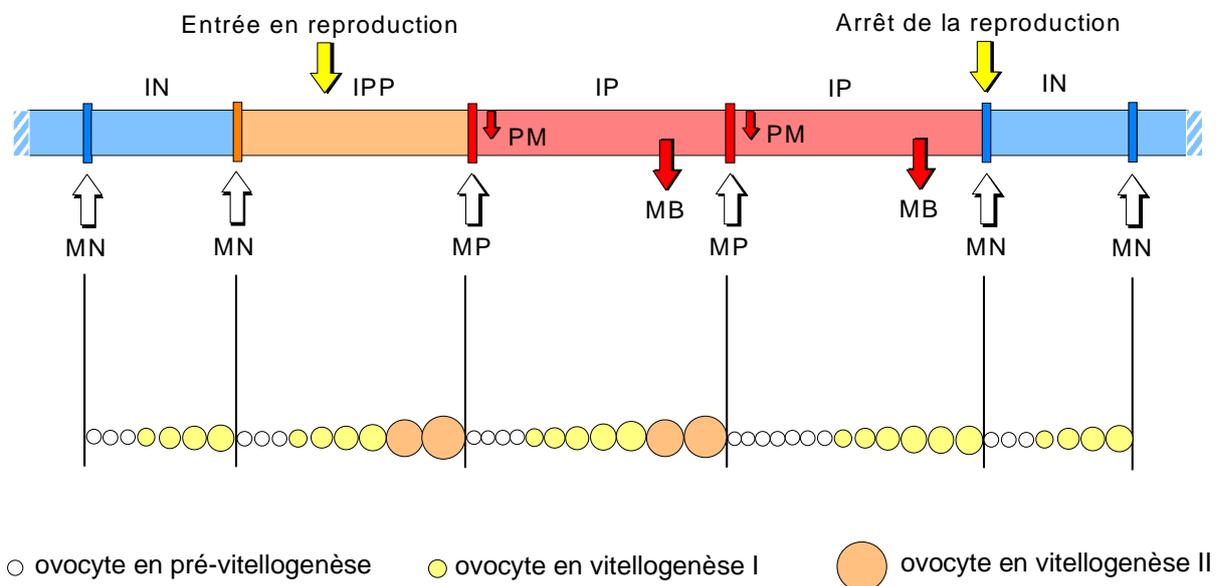


Figure 6 : Diagramme explicatif des principaux événements physiologiques chez les femelles d'Oniscidea : inter-dépendance des cycles de mue et des cycles de reproduction (illustration pour le modèle *Armadillidium vulgare*). IN : intermue normal, IPP : intermue préparturriel, IP : inter-mue parturiel, MN : mue normale, MP : mue parturienne, PM : ponte marsupiale, MB : mise-bas. (modifié d'après Y. Caubet)

La première phase de croissance ovocytaire est appelée prévitellogenèse (Besse, 1976). Elle débute aussitôt après la mue et se poursuit jusqu'à la période B. Les ovocytes apparaissent transparents ou légèrement blancs. Ils ont une forme sphérique, parfois ovale. Au cours de cette phase, les ovocytes s'accroissent sans accumuler de réserves vitellines. Leur diamètre est compris entre 20 et 110 μm .

L'évolution ovarienne se poursuit par la vitellogenèse primaire, caractérisée par une accumulation de vitellus endogène, c'est à dire synthétisé par l'ovaire lui-même. Les ovocytes sont alors de teinte jaune-orangée. En période de repos sexuel, la vitellogenèse primaire s'étale sur les périodes C et D, et la croissance

ovocytaire s'arrête à ce stade. Les plus gros ovocytes lorsqu'ils atteignent un diamètre d'environ 240-250 μm sont lysés et remplacés par des ovocytes plus jeunes.

Chez les femelles qui vont entrer en reproduction, la maturation ovarienne se poursuit par la vitellogenèse secondaire. Cette dernière phase de vitellogenèse, dite aussi de maturation ovarienne, se déroule au cours de la période D de l'intermue précédant la ponte, c'est à dire pendant l'intermue préparturriel. Elle n'intéresse que les ovocytes les plus âgés, les autres vont dégénérer. Elle est caractérisée par un apport massif de vitellus exogène (vitellogénine) synthétisé par les tissus adipeux (Picaud *et al.*, 1989). Les ovocytes prennent alors une teinte brun-orangée. Au moment de la ponte leur diamètre atteint 400-600 μm (Figure 7).

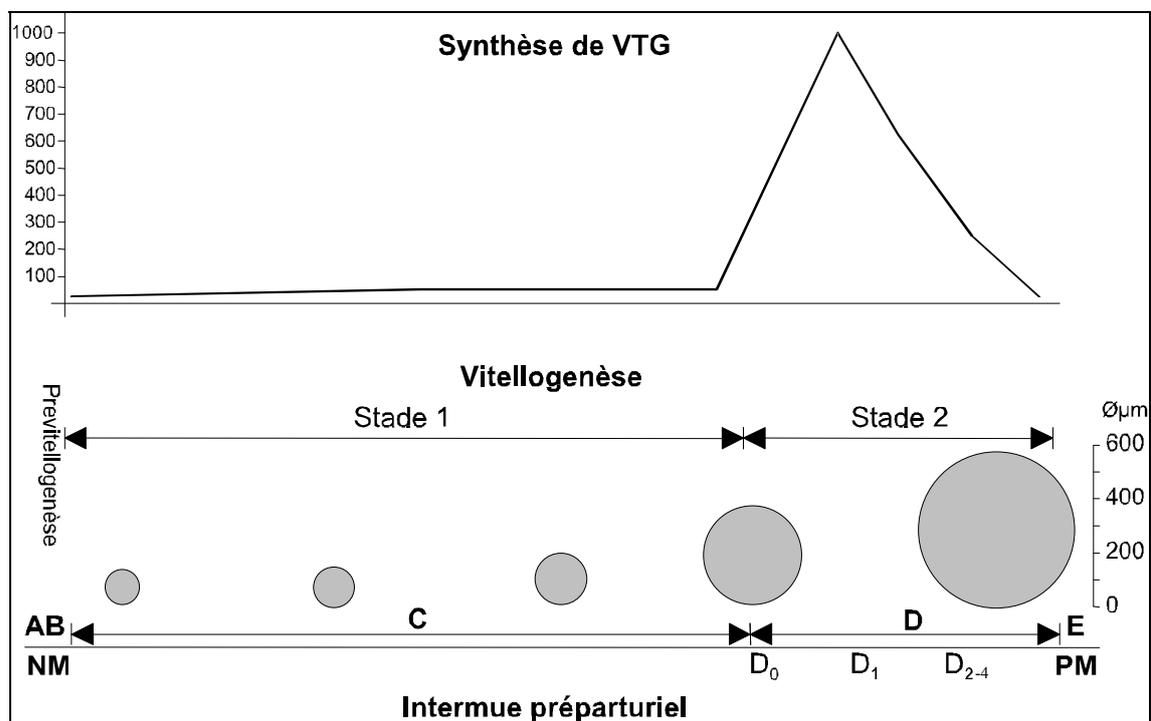


Figure 7 : Évolution de la taille des ovocytes en rapport avec la synthèse de vitellogénine (VGT) au cours d'un intermue préparturriel (illustration pour le modèle *Armadillidium vulgare*. (modifié d'après Y. Caubet)

Chez les mâles, il n'existe pas de cycle de reproduction à proprement parler. Tout juste peut on signaler l'existence de variations saisonnières dans l'intensité spermatogénétique (Radu & Cracium, 1969). Elles seraient liées à un affaiblissement hivernal de la synthèse d'hormone androgène (Rondelaud & Juchault, 1970). Quoiqu'il en soit, les cycles spermatogénétiques et les cycles de mues sont complètement désynchronisés. Les mâles présentent donc à tout moment des testicules fonctionnels et des spermatozoïdes féconds. Ces derniers sont filiformes et de taille très variable suivant les espèces (0.2 mm chez *Oniscus asellus*, 3 mm chez *Ligia*).

A.7. *Temporalité de l'accouplement*

La place de l'accouplement dans le cycle de mue est très variable suivant les espèces. Il semble néanmoins possible de dégager 3 grands types de modalités qui paraissent bien caractériser les différents niveaux d'évolution au sein des Oniscidea (Mead, 1976) :

- 1- La copulation intervient lors de la mue parturielle annuelle des femelles, soit entre la mue postérieure et la mue antérieure soit, plus rarement dans les quelques jours qui suivent cette mue (Mead, 1976). Cette modalité prédomine chez la majorité des isopodes aquatiques et, au sein des Oniscidea, ne se rencontre que chez les Tylomorpha, tels *Helleria brevicornis* et *Tylos latreilli*, et chez les Ligiamorpha du genre *Ligia* (Besse *et al.*, 1969).
- 2- La copulation intervient dans l'intermue qui précède la mue parturielle, c'est à dire au cours de l'intermue préparturriel. L'approche d'une mue parturielle (développement des plaques blanches) semble être une condition favorable à la réalisation de la copulation. Cette modalité est la plus communément développée et se rencontre chez l'essentiel des Ligiamorpha (Mead, 1976).
- 3- La copulation est indépendante de la mue parturielle. L'accouplement se situe en période C, au cours de n'importe quel intermue du cycle annuel. Ce cas de figure n'est signalé que chez *Porcellio dilatatus* (Legrand, 1958a), *Porcellionides pruinosus* (Juchault *et al.*, 1985) et *Armadillo officinalis* (Mead, 1976).

L'accouplement, d'une durée très variable suivant les espèces (quelques minutes à quelques heures), est bilatéral successif. En d'autres termes, il est composé de 2 héli-copulations qui se font suite. L'endopodite droit du mâle est introduit dans l'ouverture génitale gauche de la femelle, et inversement, c'est l'endopodite gauche du mâle qui est introduit dans l'ouverture génitale droite de la femelle (Mead, 1973). Chez bon nombre d'espèces, il semble qu'il y ait possibilité de stockage du sperme (spermathèque) (voir Zimmer, 2001 et références incluses). Dans ces conditions, un seul accouplement peut, si la quantité de sperme stockée est suffisante, servir à fertiliser plusieurs pontes (Vandel, 1941a ; Lueken, 1968 ; Linsenmair, 1989).

A.8. *Ponte, fécondation et développement*

La ponte présente elle aussi différentes modalités suivant qu'il y ait ou non accouplement préalable (Mead, 1973 ; Besse, 1976) :

1. La maturation ovarienne et la ponte sont indépendantes de tout accouplement préalable. A la mue parturielle, la femelle effectue une ponte spontanée. S'il n'y a pas eu accouplement, les ovocytes non fécondés dégénèrent dans le marsupium. Il y a « ponte à blanc ». Ce cas de figure semble assez général ; il est tout du moins reporté pour les espèces suivantes : *Porcellio laevis*, *Armadillidium vulgare*, *Cylisticus convexus*, *Ligia oceanica*, *Trichoniscus provisorius*. A noter que dans certains cas, les ovocytes arrivés à maturité ne sont pas pondus dans le marsupium et

dégénèrent dans l'ovaire (*Helleria brevicornis*, *Tylos latreilli*, *Ligidium hypnorum* et *Philoscia muscorum*).

2. La maturation ovarienne et la ponte sont dépendantes de l'accouplement. C'est le stimulus d'accouplement qui lance la physiologie reproductive de la femelle (maturation ovarienne, MP, ponte). Ce cas de figure n'est signalé que pour *Porcellio dilatatus* et *Armadillo officinalis*.

La ponte s'effectue dans la cavité marsupiale ventrale des femelles (quelques heures après l'exuviation antérieure de la mue parturielle). Cette cavité ou marsupium est limitée dorsalement par la paroi sternale, et ventralement par 5 paires d'oostégites (lamelles épidermiques à nervures chitineuse, insérées à la base des 5 premiers périopodes) (Mead, 1973). Le nombre d'ovocytes pondus varie considérablement selon les espèces (d'une dizaine à plusieurs centaines). Au sein d'une même espèce, la fécondité est proportionnelle à la taille de la femelle (pour revue voir Sutton *et al.*, 1984). C'est au moment de la ponte, lors du passage dans l'oviducte, que les ovocytes sont fécondés.

Chez les formes amphibies (*Ligia*), œufs et embryons baignent dans l'eau marsupiale, amenée par un système uropodal de conduction d'eau. Chez les formes plus terrestres, le marsupium est totalement fermé, et contient un liquide marsupial muqueux d'origine maternelle. Il est secrété par des formations en doigt de gant, les cotylédons, formations temporaires liées à la mue parturielle, et qui proviennent de la membrane sternale inter-segmentaire. Ils fournissent l'eau, l'oxygène et les nutriments nécessaires au développement des embryons (Hoese & Janssen, 1989).

Les ovocytes des Oniscidea sont plus ou moins riches en vitellus. D'après Vandel (1925), ils sont de type oligolécithe pour la majorité des espèces, et de type télolécithe chez les Ligiidae et Trichoniscidae (alors plus gros et en effectif plus restreint). Le développement est direct sans aucune mue intra-marsupiale. La larve des Oniscidea, appelée manca dans la terminologie de Holdich *et al.* (1984), éclôt à l'intérieur du marsupium en se débarrassant des membranes ovulaires (chorion et membrane vitelline).

Après une durée d'incubation totale de l'ordre d'un mois, les mancas émergent du marsupium ; c'est la mise-bas. Ils ressemblent à des adultes, mais sont totalement dépigmentés (sauf au niveau des yeux) et ne possèdent que 6 segments au périéon. Ils sont sexuellement indifférenciés, et sont appelés pulli. Après la première mue, qui intervient dans les 24 heures après la mise-bas, une septième paire de pattes apparaît. Les pulli vont ensuite muer à intervalles réguliers jusqu'à ce qu'ils atteignent la différenciation sexuelle aux environs de la 4^e mue (Juchault, 1966). L'évolution vers le phénotype mâle ou femelle est contrôlée par la présence ou l'absence de l'hormone androgène. Extérieurement seuls les mâles se différencient (développement des organes copulateurs). La distinction des sexes est alors possible, et l'on parlera de stade juvénile mâle et de juvénile femelle. Les juvéniles vont muer à intervalles de plus en plus espacés jusqu'à ce qu'ils atteignent la maturité sexuelle (dans la même année ou l'année suivante, entre la 10^e et la 14^e mue). Ce n'est qu'alors qu'on parlera de stade adulte, et d'animaux pubères.

A.9. *Reproduction au niveau populationnel*

La période de reproduction pour une espèce donnée est définie comme l'intervalle de temps pendant lequel on peut trouver dans la nature des femelles en mue parturienne (Mocquard *et al.*, 1989). On trouve dans la littérature, et notamment dans les travaux de Vandel (1960, 1962), de nombreuses informations sur la temporalité et la durée de la période de reproduction. Il en ressort une très grande variabilité suivant les localités, les conditions environnementales et les espèces considérées.

Néanmoins la majorité des espèces, à l'exception de celles vivant en milieu extrêmement tamponné (grottes, composts, zone inter-tropicale), présentent une reproduction saisonnière (Souty-Grosset *et al.*, 1993). L'entrée en reproduction est avant tout sous la dépendance de stimuli environnementaux. L'allongement de la photophase et l'augmentation de la température stimulent l'entrée en reproduction et prolongent la période de reproduction (Mocquard *et al.*, 1989). D'une manière générale plus la latitude est élevée, plus l'entrée en reproduction est tardive, avec un retard estimé à environ 2 jours par degré de latitude (Souty-Grosset *et al.*, 1994). Sous les latitudes européennes, la période de reproduction de la plupart des espèces s'étale de mars à octobre, avec éventuellement des arrêts momentanés lors des fortes températures estivales. Cet étalement de la période de reproduction s'explique par une variabilité de la date d'entrée en reproduction au niveau individuel (notamment en rapport avec la taille des femelles) (Zimmer & Kautz, 1977). Par ailleurs, pour bon nombre d'espèces, les femelles sont potentiellement itéropares et peuvent se reproduire plusieurs fois au cours d'une même année (plusieurs mue parturienne entrecoupées ou non de repos sexuel) (Warburg, 1993).

A.10. *Bactéries Wolbachia*

Les notes laissées par de nombreux naturalistes font état d'une sex-ratio modérément à fortement biaisée vers le sexe femelle dans les populations naturelles (Vandel, 1925, 1960, 1962, Hatchett, 1947, Brereton, 1956). En étudiant la descendance de femelles isolées, il a pu être mis en évidence des phénomènes de monogénie thélytoque (descendance composée majoritairement voire exclusivement de femelles) chez la majorité des Oniscidea (Vandel, 1941b). Cette déviation de la sex-ratio est due à des bactéries du genre *Wolbachia* (Martin *et al.*, 1973 ; Rousset *et al.*, 1992) capable de transformer de jeunes mâles génétiques en néo-femelles fonctionnelles (pour revue Rigaud *et al.*, 1997) (Figure 8).

Les bactéries *Wolbachia* sont strictement endocellulaires. Elles appartiennent à la subdivision α des bactéries pourpres (α -protéobactéries) (O'Neill *et al.*, 1992). Les *Wolbachia* sont phylogénétiquement très proches de pathogènes endocellulaires comme les Rickettsies (agents du typhus), ainsi que des ancêtres libres des mitochondries. Elles ont été identifiées pour la première fois en 1936 chez le moustique *Culex pipiens* (Hertig, 1936). Il en a été trouvé depuis chez de nombreux arthropodes, en particulier chez les insectes (Werren & O'Neill, 1997) et les crustacés (Bouchon *et al.*, 1998), mais aussi chez des acariens (Breeuwer & Jacobs, 1996) et des nématodes (Bandi *et al.*, 1998). Les *Wolbachia* sont des bactéries à transmission

verticale, de la mère à la descendance *via* le cytoplasme des ovocytes. Elles induisent différentes modifications dans la reproduction de leurs hôtes, modifications qui favorisent leur propre transmission. Trois effets principaux ont été répertoriés (Rigaud & Rousset, 1996 ; Werren & O'Neill, 1997) :

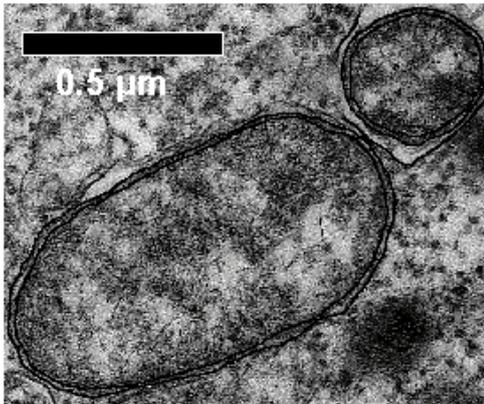


Figure 8 : Micrographie (MET) d'une bactérie *Wolbachia* dans une cellule hôte d'*Oniscidea*. (d'après P. Juchault)

1. **L'incompatibilité cytoplasmique** : c'est le premier effet découvert mais aussi le plus répandu, tant par le nombre d'espèces hôtes que par la diversité des groupes concernés (insectes, arachnides, crustacés). La descendance de mâles hébergeant *Wolbachia* n'est viable que lorsqu'ils sont croisés avec des femelles hébergeant aussi *Wolbachia*. La descendance de femelles hébergeant *Wolbachia* est par contre viable quelque soit le type de mâle en croisement (Yen & Barr, 1971). Il y a donc élimination sélective des œufs sans *Wolbachia* au profit des œufs hébergeant *Wolbachia*.
2. **La parthénogenèse thélytoque** : cet effet est uniquement connu chez des hyménoptères parasitoïdes, dont le déterminisme du sexe est haplo-diploïde. Chez ces espèces, la parthénogenèse est en général arrhénotoque, c'est à dire que les mâles, haploïdes, se développent à partir d'œufs non fécondés, alors que les femelles, diploïdes, se développent à partir d'œufs fécondés. Les femelles hébergeant *Wolbachia* vont produire des mâles non viables, et des femelles issues d'ovocytes non fécondés mais diploïdes suite à un échec de la ségrégation chromosomique durant la méiose (Stouthamer *et al.*, 1990). Il y a donc élimination des mâles et reproduction par les vierges.
3. **La féminisation** : cet effet n'est véritablement connu que chez les crustacés. La présence de *Wolbachia* s'accompagne d'une différenciation des zygotes génétiquement mâles en néo-femelles fonctionnelles. Cet effet serait dû à une altération de la différenciation de la glande androgène (à l'origine du phénotype mâle) et du fonctionnement des récepteurs de l'hormone androgène (Martin *et al.*, 1973). Il y a ici transformation pure et simple des mâles en femelles.

Chez les Oniscidea, 19 des 41 espèces testées à ce jour se sont révélées positives en PCR (amplification des fragments de gènes bactériens ARNr 16S et *fts Z*), soit une proportion de 46 % (Bouchon

et al., 1998 ; Cordeaux *et al.*, 2001). C'est le plus fort taux de prévalence enregistré au sein d'un groupe d'arthropodes. La présence de *Wolbachia* a été détectée dans la plupart des familles d'Oniscidea rencontrées en Europe (8 familles sur 11). Toutefois, la proportion d'individus hébergeant des *Wolbachia* est finalement assez faible dans les populations (en moyenne < 50 %), et qui plus est, très variable d'une population à l'autre.

B. Les espèces étudiées

B.1. *Le choix des espèces*

L'essentiel du travail de recherche s'est effectué sur *Armadillidium vulgare* et *Porcellionides pruinosus*. Ces 2 espèces constituaient, et constituent aujourd'hui encore, les principaux modèles biologiques de notre laboratoire. Elles avaient été choisies, parmi les quelques 180 espèces que compte le territoire français (Vandel, 1960, 1962), en raison de l'abondance de leurs populations aux environs de Poitiers, et de fait pour la facilité de leur récolte. Aujourd'hui la situation est tout autre : *Armadillidium vulgare* semble avoir été supplanté par *Armadillidium nasatum* et *Porcellionides pruinosus* se montre de plus en plus localisé de part la raréfaction des amoncellements de débris végétaux (composts, fumiers, etc.) (données inédites du laboratoire).

Cependant, du fait de leur caractère anthropophile, ces 2 espèces sont mondialement distribuées (espèces cosmopolites, Vandel, 1960), et plusieurs études sur la démographie de leurs populations naturelles sont disponibles dans la littérature (pour exemple, Paris & Pitelka, 1962 ; Lawlor, 1976 ; Rushton, & Hassal, 1987 ; Dangerfield & Telford, 1990 ; Vink & Kurniawati, 1996). En outre, c'est certainement aussi sur ces 2 espèces que nos connaissances en génétique et physiologie sexuelle sont les plus avancées. Ces 2 espèces constituent des modèles biologiques pour le groupe des Oniscidea.

Nous avons également été amenés, pour les besoins d'une étude comparative, à prendre en compte quelques autres espèces. Une représentation des différentes espèces est donnée Figure 9 page suivante.

B.2. *Position systématique*

Les 7 espèces étudiées se répartissent au sein des 3 familles suivantes :

- Armadillidiidae (Brandt, 1933)
 - *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804)
 - *Armadillidium nasatum* (Budde-Lund, 1885)
- Porcellionidae (Brandt & Ratzeburg, 1831)
 - *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833)
 - *Porcellionides cingendus* (Kinahan, 1857)

- *Porcellio scaber* (Latreille, 1804)
- *Porcellio dilatatus* (Brandt, 1833)
- Oniscidae (Latreille, 1806)
 - *Oniscus asellus* (Linnaeus, 1758)

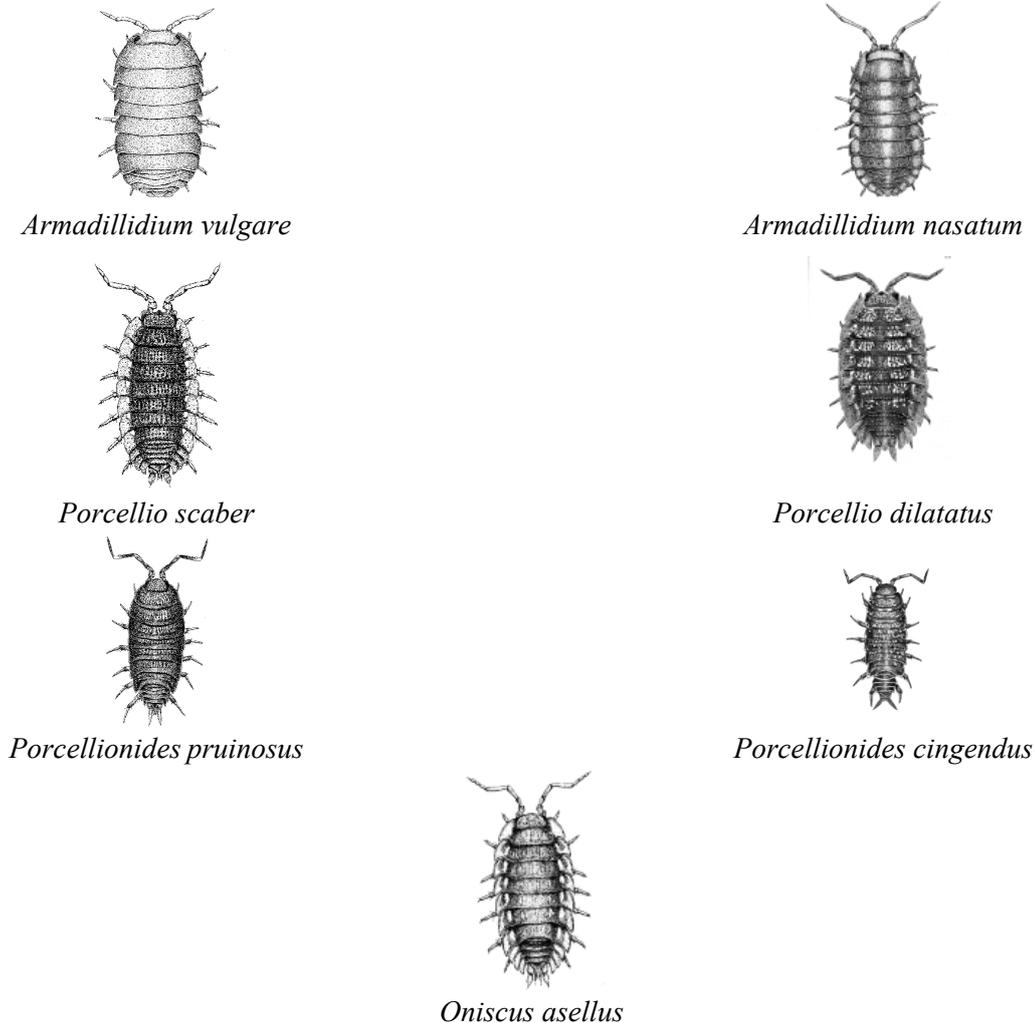


Figure 9 : Représentation des différentes espèces étudiées. La différence de taille entre espèce est respectée (x2).

Les Armadillidiidae comptent 304 espèces, les Porcellionidae 522 espèces et les Oniscidae 859 espèces (Kensley *et al.*, 1996). Ces 3 familles appartiennent à la section des Crinocheta (Legrand, 1946) (voir Figure 1) qui regroupe, selon la terminologie des anciens auteurs, les formes « supérieures », encore dites « évoluées ». On leur oppose, les Oniscidea dits « primitifs » (typiquement Tyliidae, Ligidae, Trichoniscidae), moins affranchis du milieu aquatique et qui restent confinés aux bordures littorales et aux milieux sombres et humides (Vandel, 1960, 1962).

B.3. Provenance

Les animaux utilisés dans cette étude proviennent soit des élevages entretenus au laboratoire, soit de prélèvements effectués directement dans la nature. Suivant la nécessité des expérimentations nous avons opté pour l'une ou l'autre de ces provenances.

Les différentes espèces et populations étudiées sont présentées dans le Tableau 1 où figurent également des informations sur la date et la localité de récolte. Concernant l'espèce *Armadillidium vulgare*, la majorité des expériences ont été menée sur la population d'Héraklion (Grèce). Cette population n'héberge pas de bactéries *Wolbachia*, et la descendance des femelles est amphogène (sex-ratio équilibrée). Pour ce qui est de *Porcellionides pruinosus*, différentes populations ont été prises en compte (voir Tableau 1). La prévalence en *Wolbachia* apparaît extrêmement variable d'une population à l'autre (Bouchon *et al.*, 1998 ; Michel-Salzat *et al.*, 2001) de sorte qu'il est difficile de savoir si tel ou tel individu héberge ou pas la bactérie (à moins d'effectuer des tests de détection PCR systématiques). Nous nous sommes, dans la mesure du possible, attachés à travailler sur des animaux élevés au laboratoire et issus de lignées amphogènes.

Espèce	Localité	Coordonnées	Date	Prov.	<i>Wolbachia</i>	
					♂	♀
<i>A. vulgare</i>	Héraklion (G)	35°18'N ; 25°10'E	1989	L	- [L]	- [L]
	Nice (F)	43°42'N ; 07°16'E	1967	L	- [L]	- [1]
<i>P. pruinosus</i>	Nevers (F)	47°00'N ; 03°09'E	1993	L	+ [2,3]	+ [1,2,3]
	Montamisé (F)	46°37'N ; 00°24'E	1998	N	?	+ [2]
	Manzanares (E)	40°00'N ; 04°00'S	1997	L	+ [2]	+ [2]
	Haïfa (I)	32°50'N ; 35°00'E	1997	L	?	+ [2]
	Tunis (T)	36°50'N ; 10°12'E	1995	L	- [2,4]	+ [2,4]
	Saint-Paul (F)	21°00'S ; 55°17'E	1995	L	- [1,2,4]	+ [1,2,4]
<i>P. scaber</i>	Celles-sur-Belle (F)	46°15'N ; 00°14'W	1991	L	- [1]	- [1]
<i>P. dilatatus</i>	Rom (F)	46°15'N ; 00°05'E	1980	L	- [L]	+ [L]
<i>O. asellus</i>	Quincay (F)	46°36'N ; 00°17'E	1994	L	- [1]	+ [1]
<i>A. nasatum</i>	Celles-sur-Belle (F)	46°15'N ; 00°14'W	1991	L	- [L]	+ [L]
<i>P. cingendus</i>	Buxerolles (F)	46°37'N ; 00°24'E	1998	N	?	?

Tableau 1 : Informations sur les espèces et populations dont sont issus les animaux utilisés. L'origine est indiquée par la ville la plus proche du lieu de récolte et par le pays correspondant : (F) : France, (T) : Tunisie, (I) : Israël, (G) : Grèce, (E) : Espagne. La colonne Prov. indique si les animaux proviennent des élevages entretenus au laboratoire (L) ou s'ils ont été récoltés récemment dans la nature (N). La colonne *Wolbachia* indique la prévalence en bactéries chez les mâles et chez les femelles des populations considérées : (-) : absence ; (+) : présence ; (?) : prévalence inconnue. Sont indiquées entre crochets les sources d'informations concernant la prévalence [1] : Bouchon *et al.*, 1998 ; [2] : Michel-Salzat *et al.*, 2001 ; [3] : Rigaud *et al.*, 1997 ; [4] : Marcadé *et al.*, 1999 ; [L] : données inédites du laboratoire (à partir de l'étude de la sex-ratio dans les élevages ou de tests de détection PCR).

Les animaux non issus des élevages ont été prélevés directement en nature aux environs de Poitiers. Les *Porcellionides pruinosus* ont été récoltés à Montamisé dans un fumier. Les *Porcellionides cingendus* ont été récoltés à Buxerolles dans une litière sylvicole (voir Tableau 1).

B.4. Gros plan sur *Armadillidium vulgare*

Armadillidium vulgare (nom commun français : cochon de Saint-Antoine ; nom commun anglo-saxon : *pill bug*). La taille varie avec la latitude d'origine de la population, suivant un gradient nord-sud ; les spécimens de France dépassent rarement 15x7 mm, alors que ceux de Grèce peuvent atteindre 19x10 mm. Le corps est fortement convexe et l'animal peut s'enrouler en une boule parfaite (volvation eusphérique). C'est typiquement un *roller* comme définit par Schmalzfuss (1984), à savoir une section semi-circulaire et un comportement réflexe anti-prédateur de volvation. La coloration varie en fonction de l'âge et du sexe. Après une phase pulli totalement dépigmentée, les juvéniles des 2 sexes présentent un aspect marbré à tendance vert-noir. Dès la maturité sexuelle, un dichroïsme sexuel marqué va apparaître ; les mâles présentent alors une couleur gris foncé uniforme, alors que les femelles restent marbrées et plus claires (voir Figure 10)

Son biotope originel serait représenté par les collines sèches et calcaires de Méditerranée orientale (Vandel, 1962). Cette espèce présente un faible taux d'évaporation (cuticule épaisse, capacité de volvation, système respiratoire pseudo-trachéen) et peut donc résister très longtemps à la dessiccation (Edney, 1954 ; Carefoot *et al.*, 1991). C'est d'ailleurs l'une des rares espèces qui ne soit pas strictement nocturne et que l'on peut voir en plein jour (Cloudsley-Thompson, 1951). Sa présence est aujourd'hui signalée dans la plupart des régions du globe, à l'exception des zones intertropicales et polaires. Ce cosmopolitisme est vraisemblablement le fruit conjugué d'une expansion naturelle au sein de l'Europe après la dernière glaciation, puis d'une dispersion par l'homme à travers le reste du monde. En dehors de son biotope originel, cette espèce est fortement anthropophile et affectionne particulièrement les milieux perturbés à tendance calcaire (jardins, vieux murs, terrains vagues, etc.). Dans la nature, la période de reproduction s'étale en France, d'avril à octobre, avec une intensité maxima au mois de juin (Vandel, 1962). Ils vivent en moyenne 2 à 3 ans, exceptionnellement 4 ans (Paris & Pitelka, 1962).



Figure 10 : Photo d'une femelle (en haut) et d'un mâle chez *Armadillidium vulgare*. (d'après D. Bouchon)

B.5. Gros plan sur *Porcellionides pruinosus*

Porcellionides pruinosus (nom commun français : porcellion à fleurs ; nom commun anglo-saxon : *delicate slater*). La taille adulte est généralement comprise entre 9 et 12 mm. L'une des caractéristiques les plus remarquables de cette espèce est la présence d'une fine pruinosité (d'où son appellation) qui recouvre toute la surface tergale, et qui leur confère un aspect givré (voir Figure 11). Cette production est le résultat de la dégradation périphérique des écailles cuticulaires. Elle correspond au type *runner* avec des appendices locomoteurs et sensoriels (antennes) fortement développés, elle choisit généralement la fuite comme comportement anti-prédateur (Schmalfuss, 1984). D'après Vandel (1962), de tous les cloportes, c'est l'espèce qui possède les facultés d'adaptation les plus étendues. Elle est capable de vivre et de se reproduire dans les milieux les plus divers, à condition qu'ils ne soient ni trop humides ni trop froids. Il en résulte que lorsque cette espèce rencontre des conditions favorables, comme c'est le cas dans les pays chauds, elle pullule à tel point qu'elle peut commettre de véritables dégâts. Ce n'est que dans la région méditerranéenne (Méditerranée orientale), dont elle est originaire, que cette espèce se rencontre en pleine nature. Sous nos latitudes, elle ne se rencontre que dans les débris végétaux en décomposition (composts, fumier, etc.). Ce type d'habitat, du fait de la fermentation, constitue un milieu tamponné thermiquement, compatible avec une reproduction quasi-continue.



Figure 11 : Photo de groupe chez *Porcellionides pruinosus*. (The Natural History Museum, London)

C. Méthodologie

Nous nous limiterons à décrire ici la méthodologie commune à l'ensemble des chapitres. Techniques et protocoles particuliers seront présentés avec les résultats.

C.1. Techniques d'élevage

De nombreuses années d'expériences, nous permettent maintenant de maîtriser l'élevage de ces animaux. Nous disposons au sous-sol du laboratoire de pièces spécialement conçues à cet effet. Différentes

populations récoltées de part le monde y sont entretenues, parfois depuis de nombreuses générations. Les boîtes et les bacs d'élevage sont garnis de terre préalablement séchée (pour éliminer la faune du sol), tamisée, puis ré-humidifiée avant utilisation. Les apports d'eau sont réguliers et la nourriture est fournie *ad libitum* ; elle se compose de feuilles mortes ré-humidifiées (marronnier, tilleul) et de rondelles de carottes fraîches. Les boîtes comme les bacs sont par défaut soumis à la photopériode naturelle de Poitiers (46°35'N ; 0°20'E), à une intensité lumineuse réduite (100-200 lux), et à une température quasi constante de 21±1°C. Toutefois, en manipulant ces paramètres (principalement température et photopériode), il nous est possible de contrôler voir d'accélérer divers processus biologiques (croissance, dates d'entrée en reproduction) (Mocquard *et al.*, 1989).

Deux types d'élevages sont pratiqués au laboratoire : l'évolution libre et les croisements contrôlés. Dans le premier système, des géniteurs sont initialement placés dans de grands bacs (63 x 44 x 22 cm) qui ne font par la suite l'objet d'aucun contrôle (croisements au hasard sur plusieurs générations). Ce type d'élevage présente l'avantage de mimer au mieux l'évolution naturelle des populations. Dans le second système, les croisements sont contrôlés à chaque génération de manière à obtenir des lignées iso-femelle (chaque lignée est issue d'une génitrice récoltée dans la nature). Pour cela, des couples géniteurs sont placés dans des boîtes cylindriques en plastique transparent ($\varnothing = 8$ cm ; h = 5 cm). Dès que la femelle effectue une mue parturienne, elle est isolée jusqu'à la mise-bas dans une boîte du même type. Les pulli sont alors séparés de la mère (précaution contre le cannibalisme), et placés dans une boîte rectangulaire de plus grande dimension (26.5 x 13.5 x 6.5 cm). Le transfert des pulli s'accompagne systématiquement d'un transfert du milieu (terre et fèces), car la coprophagie permet une meilleure croissance et survie des animaux (Mocquard, 1968 ; Ullrich & Storch, 1991). Peu après leur quatrième mue (environ 3 mois après la mise-bas), les jeunes sont sexés, puis mâles et femelles sont élevés séparément. Ainsi, ce sont des animaux vierges qui sont à notre disposition. De plus, de part le suivi méthodique qu'il implique, ce système fournit bon nombre de renseignements quant à la date de mise en couple, la date de mise-bas, le nombre de descendants par portées, la sex-ratio à la différenciation sexuelle, etc.

C.2. *Observations comportementales*

Les conditions expérimentales dans lesquelles se sont déroulées les observations comportementales ont fait l'objet de recherches préliminaires. Nous avons notamment cherché à optimiser les fréquences d'apparition de tel ou tel comportement en jouant sur divers paramètres. Pour l'essentiel, nous avons repris les recommandations de Mead (1973).

La chambre d'observation est constituée d'une boîte de Pétri aux dimensions suivantes : $\varnothing = 9.5$ cm ; h = 2 cm ; surface = 71 cm². La faible dimension de ces boîtes se prête parfaitement à l'étude des interactions inter-individuelles. En outre, leur forme circulaire offre certains avantages. En effet, les animaux ont tendance à suivre les bords (tigmotactisme positif) et à peu s'immobiliser en l'absence d'angle, ce qui favorise encore

les interactions. La boîte d'observation est systématiquement recouverte d'un couvercle en verre pour limiter les perturbations d'air (liées aux activités de l'expérimentateur), auxquels ces animaux sont très sensibles (anémophilie, Cloudsley-Thompson, 1956).

Le fond de la boîte de Pétri est tapissé d'un papier filtre et non de terre pour augmenter les contrastes et éviter l'enfouissement. Le diamètre de ce papier filtre est choisi légèrement supérieur à celui de la boîte de manière à ce qu'il recouvre également les bords. Ce papier, une fois humidifié, adhère parfaitement aux parois et maintient une humidité relative de $90 \pm 2\%$, en accord avec les préférences hydriques manifestés par ces animaux. Pour éviter toute contamination de nature phéromonale, ce papier filtre est systématiquement remplacé avant chaque observation.

Les observations comportementales sont effectuées dans une pièce soumise aux mêmes conditions que celles des pièces d'élevage ; à savoir, une température quasi constante de $21 \pm 1^\circ\text{C}$ et une intensité lumineuse réduite. Bien que les isopodes terrestres présentent une activité principalement nocturne (Cloudsley-Thompson, 1956 ; Mead, 1968), les observations se sont déroulées pendant la photophase. En effet, nous avons remarqué, en accord avec Mead (1976), qu'une soudaine exposition à la lumière entraîne une augmentation de l'activité générale. Dans le cas présent, les animaux mis en expérimentation vont passer d'une intensité lumineuse inférieure à 10 lux (sous les feuilles et dans la terre des boîtes d'élevage) à des intensités de l'ordre de 100 à 200 lux au sein de la chambre d'observation. C'est pendant cette phase d'activité artificiellement provoquée que les observations comportementales se sont déroulées.

Des conditions d'isolement ont parfois été imposées aux animaux en préalable aux observations. La privation de contacts sociaux permet d'accroître la motivation sexuelle et l'agressivité des individus (Lorenz, 1966 ; Courchesne & Barlow, 1971).

Les séquences comportementales ont été suivies soit en temps réel soit après enregistrement sur support vidéo. L'acquisition des données s'est fait très souvent manuellement (en consignait les informations sur papier) et quelques fois *via* un appareil de saisie (WorkAbout Recorder, PSION™).

C.3. Biométrie

Il convient de s'attarder sur le choix de la variable à mesurer pour estimer la taille d'un individu. Deux dimensions de « grandeur corporelle » sont envisageables : les dimensions linéaires comme la longueur du corps ou d'un appendice particulier, et les dimensions de masse (en matière fraîche ou sèche). Bien souvent en biologie la longueur est préférée à la masse, parce que moins sujette aux variations d'état physiologique (évapotranspiration, dessiccation, reproduction). Néanmoins, il faut considérer la question en fonction du matériel biologique étudié et de l'objectif recherché.

Chez les Oniscidea, la longueur du corps est une mesure délicate en raison de la plasticité d'extension des membranes inter-segmentaires. Deux alternatives sont envisageables : mesure de la longueur du corps étendu au maximum, et mesure d'un organe particulier de dimension stable. La première solution pose incontestablement des problèmes de manipulation voire d'éthique (cas des espèces volvationnelles, pression à exercer pour atteindre la longueur maximale). La seconde, qui consiste à recourir à la mesure d'un organe intermédiaire (largeur du 2^e segment du péréion : Paris & Pitelka, 1962 ; largeur du céphalon : Sutton, 1968), nécessite de connaître parfaitement la relation d'allométrie entre la longueur de l'organe et la longueur totale. Force est de constater que cette dernière solution a été largement adoptée par les isopodologues, malgré des sources d'erreur possible au travers des problèmes d'allométrie.

Pour notre part, nous avons choisi d'utiliser la masse comme mesure de taille des individus. Outre sa mesure rapide et précise, elle limite également les manipulations et de fait le traumatisme des individus. La principale objection à l'utilisation de la masse, nous l'avons vu, tient au fait que cette dernière est très souvent conditionnée à l'état physiologique des individus, et par conséquent variable dans le temps (exemple des femelles en vitellogenèse). Mais c'est aussi précisément tout l'intérêt de cette mesure. Alors que les mesures linéaires de longueur sont invariables au cours d'une intermue (croissance par palier), les mesures de masse traduisent à chaque instant l'état physiologique de l'individu. Toute la subtilité réside alors dans les conditions d'applications de cette mesure. Il faut mesurer et comparer des individus de même état physiologique, ce qui est tout à fait possible dans notre cas si l'on recourt aux marqueurs phénotypiques externes (aspect de la cuticule en période A-B, physionomie des plaques blanches sternales en période D). Autre avantage à l'utilisation de la masse, le fait qu'elle traduise mieux que la longueur le volume (encombrement stérique) des individus. Elle permet ainsi de mettre en évidence le dimorphisme sexuel de taille en faveur des femelles, rapporté chez la plupart des Oniscidea (Vandel, 1962). En effet, dès la différenciation sexuelle se met en place un dimorphisme qui ne concerne que la largeur du péréion (en rapport probable avec la fécondité), et qui ne peut donc être révélé par les mesures linéaires de longueur.

Pour toutes ces raisons, et comme l'avait préconisé Mocquard (1971), c'est la mesure de masse qui sera préférée au cours de cette étude. A cette fin, nous avons utilisé une balance numérique SARTORIUS™ 1461 001 (max = 424g, min = 0.5g, dd = 0.001g, e = 0.01g).

Pour ce qui est des mesures d'ordre micrométrique (longueur d'appendice, diamètre ovocytaire) nous avons utilisé un microscope CARL ZEISS™ 4370351 à oculaire gradué (oculaire x8, objectif x2.5 et x10, précision $\pm 1 \mu\text{m}$).

C.4. Analyse chimique des composés cuticulaires

Pour la caractérisation du visa chimique cuticulaire, nous avons été amenés à utiliser différentes techniques chromatographiques.

Les chromatographies sur couche mince (CCM, voir encadré) ont été menées sur plaques d'aluminium recouvertes d'une couche de 0.2 mm de silice : Alugram Sil G/UV₂₅₄ (Macherey-Nagel™). Un mélange acétate d'éthyle/cyclohexane (8:92 v/v) a été utilisé comme éluant. Une solution d'acide phosphomolybdique (H₃Mo₁₂O₄₀P) à 5% dans l'éthanol a servi de révélateur.

Les analyses en chromatographie phase gazeuse (CPG, voir encadré) ont été menées sur un appareil Shimadzu™ GC-14A, équipé d'un injecteur split/splitless, d'une colonne capillaire CP-SIL 8CB (longueur : 50 m ; diamètre interne : 0.25 mm ; épaisseur : 0.12 µm) et d'un détecteur à ionisation de flamme (DIF). Les gaz utilisés sont l'hydrogène (0.55 kg/cm²) et l'air synthétique (0.45 kg/cm²) pour alimenter la flamme, et l'hélium (2.5 kg/cm²) comme gaz vecteur. La température de l'injecteur est fixée à 250°C, celle du détecteur à 300°C. Deux programmes de température de la colonne ont été utilisés : (1) de 60°C à 300°C à 5°C/min, puis 20 min à 300°C ; (2) 5 min à 60°C, de 60°C à 300°C à 5°C/min, puis 20 min à 300°C (le programme spécifique à chaque analyse sera donné dans le texte). Le traitement du signal obtenu est effectué par un intégrateur C-R4A.

La technique chromatographique en phase gazeuse a également été couplée avec la spectrométrie de masse (CPG-SM, voir encadré). Le spectromètre de masse utilisé est un Finnigan IncoSM 500 équipé d'un analyseur quadripolaire. Les spectres de masse ont été réalisés en impact électronique (énergie d'ionisation : 70eV). La température de la source et de la ligne de transfert sont respectivement de 150°C et 280°C. Le spectromètre de masse est ici couplé à un chromatographe Varian™ 3400 et à un ordinateur Data General™. Les conditions de chromatographie sont les mêmes que celles décrites précédemment.

C.5. *Statistiques*

La majorité des tests statistiques, et les représentations graphiques associées, ont été effectuées avec le logiciel STATISTICA® (version 5.5, Statsoft Inc.™). Les tests *post hoc* de Dunn, pour comparaisons multiples 2 à 2 après analyse de variance non paramétrique, ont été effectués avec le logiciel InStat® (version 3.05, GraphPad Inc.™). Les analyses comparatives par contrastes indépendants (intégrant les distances phylogénétiques entre espèces) ont fait appel au logiciel CAIC (version 2.0.0) développé par Purvis & Rambaut (1995).

Les conditions d'application des statistiques paramétriques ont été vérifiées par le test de Shapiro-Wilks pour la condition de normalité des variables, et par le test de Levene pour la condition d'homogénéité des variances. Le seuil de significativité statistique (la probabilité d'erreur en acceptant un résultat comme valide) est fixé, comme classiquement en biologie, à $p < 0.05$. Une valeur de $p < 0.01$ sera jugée comme hautement significative, et une valeur de $p < 0.001$ comme très hautement significative. Lorsque le seuil de significativité n'est pas atteint ($p > 0.05$), la valeur de p sera systématiquement donnée pour juger de l'écart par rapport au seuil fixé ($p = 0.06$ ou $p = 0.80$), mais ne sera pas interprétée (Anderson *et al.*, 2000).

L'ensemble des tests et procédures statistiques ne sera pas présenté ici. Lorsqu'elle sera nécessaire, une justification succincte de leur emploi sera donnée avant analyse. Nous présenterons simplement ici quelques éléments de compréhension aux modèles linéaires généralisés, régulièrement utilisés au cours de ce travail, et présentant une large potentialité de fonctions.

Les modèles linéaires généralisés effectuent des prédictions, établissent des relations entre variables ou simplifient un problème. Leur principal apport est de pouvoir intégrer simultanément :

- des variables à distribution continue ou discrète (binomiale ou multinomiale)
- des variables prédictives non linéairement indépendantes (redondantes)
- des variables réponses non reliées linéairement aux variables prédictives (en utilisant des fonctions de liaison Log, Logit, Probit, etc.)

Avec les modèles linéaires généralisés, il devient possible de combiner sur un même jeu de données brutes tout un ensemble d'analyses autrefois utilisées séparément : régressions multiples, régressions logistiques, ANOVA, ANCOVA, etc.

Ces modèles sont également très utiles en première approche pour simplifier un plan d'analyse complexe (cas de multiples variables). Différents modèles peuvent être construits, du plus simple, avec des variables prédictives testées pour leur effet de manière indépendante (*main effect model*), au plus complet avec toutes les variables en interaction (*full factorial*). La sélection du meilleur modèle (le plus prédictif) est traditionnellement basée sur un test de rapport de vraisemblance (*Likelihood Ratio test*). Cependant, d'une manière générale, plus un modèle contient de paramètres moins l'estimation de ces paramètres est fiable. Une procédure de simplification permet de hiérarchiser tous les modèles selon le critère d'information d'Akaike (*Akaike Information Criterion, AIC*) (Akaike, 1973). La valeur absolue *AIC* (sans signification statistique intrinsèque) est utilisée pour comparer l'ajustement des différents modèles et sélectionner ceux qui expliquent au mieux les données avec un minimum de paramètres.

En pratique, nous sélectionnerons systématiquement le modèle le plus parsimonieux (avec la plus faible valeur *AIC*). La qualité d'ajustement du modèle aux données (*goodness of fit*), en particulier la validité de la fonction de liaison spécifiée, sera appréciée par la valeur du rapport déviance/ddl. Pour un modèle correctement ajusté, ce rapport doit être proche de 1. La significativité des effets (contribution individuelle) sera donnée par le rapport de vraisemblance de type III (*Likelihood ratio type III*) (Burnham & Anderson, 1998).

Chapitre 1

LA RECONNAISSANCE CHIMIQUE

- A. Perception à distance vs perception de contact
- B. La discrimination spécifique des partenaires sexuels
 - B.1. Historique des recherches sur le complexe *Porcellionides pruinosus*
 - B.2. Les données des croisements intra et inter populationnelles
 - B.3. Les tests de choix intra et inter populationnels
- C. La discrimination du statut physiologique
 - C.1. Les tests de choix hors période de reproduction
 - C.2. Les tests de choix en période de reproduction
 - C.3. Le potentiel attracteur des femelles réceptives
 - C.4. L'hypothèse d'une phéromone sexuelle
- D. Caractérisation du visa chimique cuticulaire
 - D.1. L'extraction des composés cuticulaires
 - D.2. Les profils chromatographiques
 - D.3. Identification des composés cuticulaires
 - D.4. L'hormone de mue comme attractant sexuel
- E. Discussion

LA RECONNAISSANCE CHIMIQUE

La majorité des Oniscidea pratiquent la fécondation interne par accouplement*. Ce mode de reproduction implique la nécessité de rencontre et de reconnaissance entre les sexes. Cela implique également de discriminer l'état de réceptivité du partenaire sexuel rencontré. Dans de très nombreux groupes zoologiques l'évolution a favorisé l'émergence de signaux qui renseignent un individu récepteur sur le statut spécifique et physiologique de l'individu émetteur : c'est la communication sexuelle (Guilford & Dawkins, 1991). En règle générale chez les invertébrés, les signaux sont essentiellement de nature chimique (Leroy, 1987 ; Brossut, 1996). Une communication chimique est aujourd'hui démontrée chez de nombreux crustacés aquatiques (Bauchau, 1986 ; Gleeson, 1991). Très peu de choses, par contre, sont connues à ce sujet chez les Oniscidea. Nous allons tenter de rassembler les éléments de connaissance disponibles dans la littérature, puis en se focalisant sur quelques espèces, apporter notre contribution aux mécanismes de la reconnaissance sexuelle au sein de ce groupe. Nous verrons que si la proximité phylogénétique impose de s'intéresser à ce qui est établi chez les crustacés aquatiques, le mode de vie terrestre des Oniscidea nécessite de regarder aussi vers d'autres taxons, et notamment les insectes.

A. Perception à distance vs perception de contact

L'existence d'une perception chimique à distance des odeurs conspécifiques est reconnue de longue date chez les crustacés (Nagel, 1894 ; Barber, 1961). Elle est aujourd'hui démontrée pour à peu près tous les ordres (voir Ache, 1982). Dans tous les cas, la communication entre individus s'opère dans un environnement aquatique qui facilite la diffusion des signaux chimiques. Pour les crustacés devenus secondairement terrestres, la communication à distance suppose l'évolution de signaux chimiques volatils, à l'instar de ce qui est observé chez les insectes.

Existe-t-il chez les Oniscidea des arguments en faveur d'une communication chimique à distance ? Les travaux de Kuenen & Nootboom (1963) semblent aller dans ce sens. Par des tests en olfactomètre, ces auteurs ont montré que chez *Armadillidium vulgare*, *Oniscus asellus* et *Porcellio scaber* les individus réagissent positivement à l'odeur de leur propre espèce. Cette perception à distance est attribuée à l'existence d'une phéromone d'agrégation qui diffuse à partir des fèces (Takeda, 1984). Cependant, des réactions positives sont également enregistrées face à des odeurs hétéro-spécifiques (Kuenen & Nootboom, 1963). Le signal n'est donc pas hautement spécifique, mais cela permet néanmoins aux animaux de s'orienter vers des micro-habitats favorables (refuge, humidité), et donc susceptibles d'accueillir des individus conspécifiques.

* à l'exception toutefois de l'espèce *Ocelloscia floridiana* (Johnson, 1986), de la sous espèce *Trichoniscus pusillus pusillus* (Vandel, 1934) et de certaines populations de *Platyarthus aiasensis* (Caruso, 1968) qui se reproduisent par parthénogenèse (étymologiquement « reproduction par les vierges », à partir d'ovocytes non fécondés).

Existe-t-il de même une perception à distance des partenaires sexuels ? Il semble que non.

Legrand (1958) chez *Porcellio dilatatus* insiste sur la nécessité d'un contact effectif entre le mâle et la femelle avant toute séquence sexuelle. Mead (1976) signale dans sa thèse que « sur les 6 espèces d'Oniscoïdes étudiées, je n'ai jamais décelé dans le comportement du mâle une réaction impliquant une perception à distance de la femelle ». En fait, à travers la littérature, tous les auteurs admettent l'absence chez les Oniscidea d'une reconnaissance chimique à distance des partenaires sexuels (Linsenmair, 1984 ; Johnson, 1985).

B. La discrimination spécifique des partenaires sexuels

La question de l'existence d'une discrimination spécifique peut paraître triviale en première instance : les individus mâles et femelles ne se croisent qu'à l'intérieur de l'espèce. C'est la base même de la définition biologique de l'espèce (Mayr, 1974). Cependant, en amont, les phénomènes qui amènent à l'acte copulatoire ne sont pas toujours spécifiques. La littérature fait état d'une multitude d'anecdotes sur des tentatives d'accouplement entre individus appartenant à des espèces différentes (voir par exemple Leroy, 1987). Les Oniscidea ne font pas exception. Ainsi, Mead (1973) signale que « chez les genres *Armadillidium*, *Armadillo* et *Helleria*, il est fréquent que des mâles manifestent un comportement sexuel à l'égard de n'importe quel individu, qu'il s'agisse de mâle, de femelle voire d'individu non spécifique ».

B.1. Historique des recherches sur le complexe Porcellionides pruinosus

Nous allons aborder cette question de la reconnaissance sexuelle spécifique en relatant une partie des travaux menés par le laboratoire sur différentes populations de l'espèce cosmopolite *Porcellionides pruinosus*.

Des spécimens identifiés comme appartenant à cette espèce ont été observés de part le monde : en Europe, en Afrique, en Amérique, en Asie, et sur des îles des océans Pacifique, Atlantique, Austral, Indien (Dollfus, 1897 ; Vandel, 1960 ; Vandel, 1962 ; Garthwaite & Sassaman, 1985, et références incluses). Selon Vandel (1962), il ne fait aucun doute que des spécimens de cette espèce, dont il situe le berceau en Méditerranée orientale (Asie mineure), ont été secondairement dispersés *via* les routes de colonisation humaine. Dans ce même écrit, il ajoute que cette espèce offre un large polymorphisme avec près de 20 sous-espèces reconnues de part le monde. Cependant, ces statuts sub-spécifiques ont été établis sur la base de critères morphologiques, et leur validité biologique a été fortement remise en cause. Tout d'abord par Juchault *et al.* (1985) qui signalent des difficultés de croisements entre spécimens issus du Togo et de France. La même année, Garthwaite & Sassaman, sur la base de critères morphologiques et d'expériences de croisements, élèvent au niveau spécifique une sous-espèce nord américaine de *P. pruinosus* qu'ils

dénomment *Porcellionides floria*. Plus récemment, l'analyse du génome mitochondrial a révélé l'existence de 2 mitotypes distincts entre des populations françaises et des populations de Grèce, de Tunisie et de l'île de la Réunion (Marcadé *et al.*, 1999). Des expériences de croisements avaient alors été initiées pour valider le statut spécifique de ces 2 groupes de populations. Cependant, le maintien en élevage de populations géographiquement éloignées s'est avéré délicat et de forts taux de mortalité ont été observés.

B.2. Les données des croisements intra et inter populationnelles

Nous avons alors repris ces expériences de croisement en y ajoutant de nouvelles populations. Toutes les combinaisons possibles ($n = 25$) entre mâles et femelles des populations des 5 régions suivantes ont été testées : France, Tunisie, La Réunion, Espagne, Israël (pour plus de détails sur la provenance des animaux, se référer à la partie Matériel & Méthodes). Tous les croisements ont été initiés simultanément, sur des animaux vierges, âgés d'un an et en période C (intermue normal pour les femelles). Les résultats sont consignés dans le Tableau 2 (pour cause de mortalité importante des mâles et femelles d'Israël, les combinaisons incluant cette population ont été retirées de la présentation*).

♂	♀			
	France	Espagne	Tunisie	La Réunion
France	8 (8)	1 (1)	0 (11)	0 (8)
Espagne	1 (1)	1 (1)	0 (1)	0 (2)
Tunisie	1 (9)	0 (0)	11 (11)	8 (9)
La Réunion	0 (9)	0 (1)	11 (11)	9 (10)

Tableau 2 : Résultats cumulés (personnels + Marcadé *et al.*, 1999) des croisements entre mâles et femelles des différentes populations. Sont indiqués le nombre de couples inter-fertiles pour chaque combinaison (estimés d'après la présence de pulli dans la boîte d'élevage), et entre parenthèses le nombre de couples vivants au terme de l'expérience. En grisés, les combinaisons inter-fertiles.

Excepté le cas d'une femelle française croisée avec un mâle tunisien, les résultats de croisements laissent apparaître 2 groupes de populations non inter-fertiles. D'un côté les populations française et espagnole, et de l'autre les populations tunisienne et réunionnaise. Nous avons calculé le Coefficient d'Isolation (CI) entre les 2 groupes, d'après la méthode de Malogolowkin *et al.* (1965) :

$$CI = \frac{\text{nb. de croisements fertiles intra-groupe} - \text{nb. de croisements fertiles inter-groupe}}{\text{nb. de croisements fertiles totaux}}$$

Ce coefficient révèle une isolation très forte entre les 2 groupes : $(50-1)/51 = 0.96$. A titre de comparaison, le CI obtenu par Dobzhansky (1970) entre les espèces jumelles *Drosophila pseudoobscura* et

* S'il est possible de maintenir en élevages séparés les différentes populations, les conditions standardisées des tests de croisements ne permettent pas de respecter pour chacune d'elles leur préférendum écologique (essentiellement hydrique).

D. persimilis est de 0.91. Nos 2 groupes de populations correspondent bien à 2 espèces reproductivement différenciées. La question reste de savoir à quel niveau se situe la barrière d'isolation. Pour reprendre les termes de Dobzhansky, s'agit-il d'un isolement pré-zygotique (filtre d'incompatibilité éthologique ou anatomique, avant fécondation) ou d'un isolement post-zygotique (absence de syngamie, non-développement embryonnaire, etc.). Un premier élément d'information nous est donné par le cas du croisement fertile entre femelle française et mâle tunisien. Alors que l'effectif moyen des portées issues des combinaisons intra-groupe est d'environ 15 pulli, nous n'avons compté qu'un seul pullus dans le croisement France*Tunisie. Marcadé *et al.* (1999) signalent également que dans cette même combinaison une insémination est parfois possible (présence de sperme dans la spermathèque), mais que la stérilité est due à des avortements spontanés. Tout laisse donc à penser que le mécanisme d'isolement reproductif entre ces 2 espèces se situe au niveau post-zygotique*, et qu'il n'y a pas de discrimination chimique entre les partenaires sexuels des 2 espèces.

B.3. Les tests de choix intra et inter populationnels

Pour tester cette hypothèse de non-discrimination sexuelle spécifique, nous avons entrepris une série de tests de choix du partenaire sexuel par les mâles (*male choice*). La réponse comportementale des mâles d'une population donnée est testée face à des femelles de même origine (test intra-populationnel) et face à des femelles des 4 autres origines (tests inter-populationnels). Toutes les combinaisons ($n = 25$) ont été initiées de manière synchrone pour supprimer tout biais lié à la date d'expérimentation. Les animaux utilisés étaient tous vierges et en période C (intermue normal pour les femelles). Les tests ont lieu dans une boîte de Pétri conformément aux indications fournies dans la partie Matériel & Méthodes. La femelle est d'abord mise en place, et l'introduction du mâle constitue le temps t_0 . Le comportement de chaque mâle est suivi sur une période de 15 minutes. Nous avons quantifié la réponse sexuelle des mâles à l'aide d'un Indice d'Activité Sexuelle (IAS) établi comme suit :

$$\text{IAS} = \frac{\text{IF}^*}{\text{IF}}$$

IF étant le nombre total d'interactions (contact antennaire) avec la femelle pendant le temps d'observation,
IF* le nombre d'interactions avec la femelle ayant donné lieu à un comportement sexuel (monte ou tentative de monte)

Tout comportement sexuel mâle évoluant vers une posture copulatoire a été systématiquement abrégé par l'expérimentateur, et le mâle remplacé au centre de la boîte afin de conserver une durée d'interaction comparable entre tous les réplicats. Les résultats de ces tests de choix sont donnés Tableau 3.

♀

* L'éventualité d'un phénomène d'incompatibilité cytoplasmique entre ces 2 groupes de populations, hébergeant des lignées de *Wolbachia* différentes, a été récemment écartée (voir Michel-Salzat *et al.*, 2001).

♂	France	Israël	Espagne	Tunisie	La Réunion
France	0.137 (20)	0.321 (7)	0.224 (6)	0.054 (20)	0.000 (6)
Israël	0.368 (6)	0.139 (7)	0.021 (6)	0.000 (9)	0.000 (9)
Espagne	0.346 (6)	0.292 (7)	0.291 (6)	0.000 (9)	0.016 (9)
Tunisie	0.003 (20)	0.000 (7)	0.000 (6)	0.199 (35)	0.208 (22)
La Réunion	0.026 (6)	0.006 (7)	0.000 (6)	0.187 (20)	0.209 (22)

Tableau 3 : Valeurs moyennes de l'Indice d'Activité Sexuelle des mâles face à des femelles de différentes origines (« male choice »). Entre parenthèses, le nombre de tests pour chaque combinaison. En grisés, les combinaisons où plus d'une interaction sur 10 déclenche un comportement sexuel chez le mâle.

Une analyse de classification en nuées dynamiques à 2 groupes imposés est lancée sur cette matrice de données. Elle permet d'identifier statistiquement 2 groupes de populations sur la base d'une variance maximale entre les valeurs d'IAS (ANOVA inversée : $F_{[1,23]} = 114.10$, $p < 0.001$). Le groupe avec les plus fortes valeurs d'IAS (moyenne \pm ET : 0.2438 ± 0.0774) regroupe toutes les combinaisons à forte probabilité de croisements, à savoir les 5 rencontres intra-populationnelles ainsi que les rencontres inter-populationnelles suivantes : France vs Israël, France vs Espagne, Israël vs Espagne, Tunisie vs La Réunion. Inversement, le second groupe (IAS = 0.0097 ± 0.0161) inclut les rencontres inter-populationnelles suivantes : France vs La Réunion, France vs Tunisie, Israël vs Réunion, Israël vs Tunisie, Espagne vs La Réunion, Espagne vs Tunisie. Ces rencontres correspondent aux combinaisons avec une faible probabilité de croisement au cours desquelles le comportement sexuel du mâle ne s'est pas exprimé (aucune posture copulatoire).

A partir du jeu de données du Tableau 3, il est possible de construire une matrice de distance (distance euclidienne, dite des plus proches voisins), et de générer une classification hiérarchique entre les populations (méthode de Ward). La représentation graphique en est donnée Figure 12.

Nous retrouvons au niveau des tests comportementaux, la séparation observée au niveau des expériences de croisements. La non-fertilité entre les spécimens du groupe [France-Espagne-Israël] et ceux du groupe [Tunisie-La Réunion] est le résultat d'une non-reconnaissance entre partenaires sexuels potentiels. La barrière d'isolement reproductif entre ces 2 groupes-espèces est donc avant tout régie par un mécanisme d'isolement pré-zygotique d'ordre éthologique. Cependant, nous avons vu précédemment qu'en cas de contact prolongé (expériences de croisements sur 3 mois), une insémination peut néanmoins avoir lieu, et dans ce cas l'isolement reproductif est maintenu par une barrière post-zygotique (pour une discussion détaillée, se référer à la publication en annexe n°1).

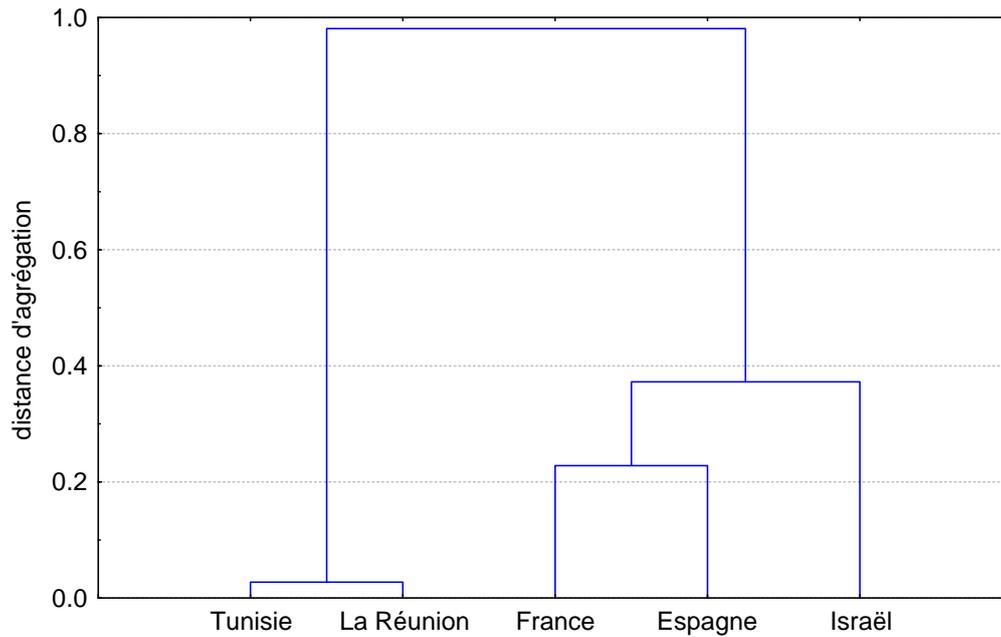


Figure 12 : Séparation des populations sur la base de l'Indice d'Activité Sexuelle (IAS). Diagramme arborisé (dendrogramme) obtenu après analyse en classification hiérarchique sur le jeu de données du Tableau 3.

Cette étude sur le complexe *Porcellionides pruinosus* illustre ainsi 2 points importants sur la reconnaissance sexuelle chez les Oniscidea. D'une part, l'existence bien réelle d'une faculté de discrimination sexuelle spécifique, et ce, nous l'avons vu, même entre 2 espèces très proches (nous parlons ici d'espèces jumelles, voir annexe n°1). D'autre part, une certaine limite à ce pouvoir discriminant ; limite qui peut ainsi rendre compte des observations anecdotiques de Mead (1973) concernant des tentatives d'accouplements hétéro-spécifiques.

C. La discrimination du statut physiologique

L'expérience qui suit a été envisagée dans le double objectif de montrer que la reconnaissance se fait sur une base chimique, et que de cette reconnaissance s'opère une discrimination de l'état physiologique.

Nous avons effectué des tests de choix sur des mâles et des femelles *A. vulgare* (population Héraklion, voir Matériel & Méthodes) en période de repos sexuel (novembre) et en période de reproduction (mai). Les animaux à tester sont placés individuellement au centre d'une boîte de Pétri divisée virtuellement en 5 zones (4 secteurs expérimentaux auxquels se superpose une zone centrale, voir partie Matériel & Méthodes). Préalablement, un individu-objet homo-spécifique a été placé dans chacun des 4 secteurs. Il s'agit d'un mâle (en période C), et de 3 femelles à différents stades physiologiques : 1 femelle en période C, 1 femelle en début de période D (apparition des plaques blanches sternales, période D_[1]), et 1 femelle en fin de période D (période D_[2-4]) (Steel, 1982). La particularité de ce protocole réside dans le fait que les individus-

objets ont été préalablement tués par congélation (5 min à -80°C). De cette manière, le comportement des individus-objets ne peut interférer avec le choix opéré par le mâle ou la femelle en test. Le choix est évalué en terme de temps passé dans chacun des 4 secteurs. La durée du test est fixée à 15 minutes, et seuls seront retenus les tests où l'individu soumis au choix a visité tous les secteurs. Pour chaque période (mai et novembre), mâles et femelles sont testés alternativement. Les individus-objets sont renouvelés tous les 2 tests.

C.1. *Les tests de choix hors période de reproduction*

Les femelles testées pour leur choix hors période de reproduction (novembre) se répartissent aléatoirement entre les 4 secteurs (test de Kruskal-Wallis : $H_{[3,84]} = 5.96$, $p = 0.11$). Les résultats concernant les durées d'occupation des 4 secteurs sont consignés dans le Tableau 4.

		Durée d'occupation (s)			
		secteur M	secteur C	secteur D _[1]	secteur D _[2-4]
♀ (n = 21)	moy.±ET	258.86±184.35	259.95±194.62	151.67±140.28	169.24±172.43
	médiane	208.00	94.00	100.00	210.00
♂ (n = 19)	moy.±ET	223.43±106.91	258.95±158.09	165.43±121.88	197.33±187.21
	médiane	225.00	195.00	150.00	213.00

Tableau 4 : Durées d'occupation des différents secteurs dans les tests de choix effectués par les femelles et par les mâles en période de repos sexuel (novembre).

La même procédure de test de choix appliquée aux mâles ne fait ressortir aucune différence significative, et donc aucun choix préférentiel de la part de ces derniers (test de Kruskal-Wallis : $H_{[3,84]} = 7.23$, $p = 0.06$).

C.2. *Les tests de choix en période de reproduction*

Les femelles testées en période de reproduction (mai) se répartissent aléatoirement au sein de la boîte d'expérimentation (voir Tableau 5). Il n'existe en effet aucune différence statistique dans la durée d'occupation des 4 secteurs (test de Kruskal-Wallis : $H_{[3,84]} = 4.13$, $p = 0.25$).

Pour ce qui est des mâles ($n = 19$), il existe par contre une différence significative dans la durée d'occupation des 4 secteurs (test de Kruskal-Wallis : $H_{[3,76]} = 10.81$, $p = 0.01$) (voir Tableau 5). Le temps d'occupation du secteur contenant la femelle en fin de période D est responsable de cette différence (test de Dunn pour comparaisons multiples 2 à 2 : $p < 0.01$, excepté pour la comparaison femelle D_[1] vs D_[2-4] où $p = 0.06$). Les mâles se localisent donc préférentiellement auprès des femelles en fin d'intermue (par ordre de préférence femelles D_[2-4], puis femelles D_[1]). De ces expériences de choix, il ressort que seuls les mâles en activité sexuelle manifestent une préférence pour l'un des individus objets. Le choix de ces derniers est

orienté vers des femelles en fin d'intermue qui, au moment des tests, sont également en fin de vitellogenèse secondaire. Nous avons donc de bons arguments pour penser que les mâles sont capables de discriminer sur une base uniquement chimique les femelles en période de réceptivité sexuelle (*time in*).

		durée d'occupation (s)			
		secteur M	secteur C	secteur D _[1]	secteur D _[2-4]
♀ (n = 21)	moy.±ET	226.95±191.63	149.81±107.68	242.38±183.09	261.29±195.45
	médiane	138.00	142.00	230.00	171.00
♂ (n = 19)	moy.±ET	188.32±111.04	179.11±101.37	198.68±83.44	315.32±166.68
	médiane	190.00	169.00	215.00	275.00

Tableau 5 : Durées d'occupation des 4 secteurs dans les tests de choix effectués par les femelles et par les mâles en période de reproduction (mai).

C.3. Le potentiel attracteur des femelles

Il est également possible d'envisager les résultats des tests précédents (Tableaux 4 et 5) sous l'angle du potentiel attracteur des individus objets (et non plus en terme de choix de l'individu testé). En effet, pour chacune des 2 périodes d'expérimentation (mai, novembre), le potentiel attracteur des 4 individus objets est testé successivement sur 1 mâle et 1 femelle (ordre aléatoire). Nous pouvons donc chercher à expliquer les variations observées dans la durée d'occupation des différents secteurs en fonction du sexe de l'individu testé et de la période de test. L'illustration sera donnée pour le potentiel attracteur des femelles en fin d'intermue (période D_[2-4]).

Un modèle linéaire généralisé est ainsi construit : Ln (durée d'occupation) = fonction Identité (date d'expérimentation, sexe de l'animal testé). Les résultats sont consignés dans le Tableau 6, et présentés graphiquement Figure 13.

	ddl	χ^2	p
date	1	12.03	< 0.001
sexe	1	4.10	< 0.05
sexe*date	1	0.07	0.80

Tableau 6 : Importance relative des facteurs date d'expérimentation et sexe de l'individu testé sur le temps d'occupation du secteur contenant la femelle en fin d'intermue (période D_[2-4]).

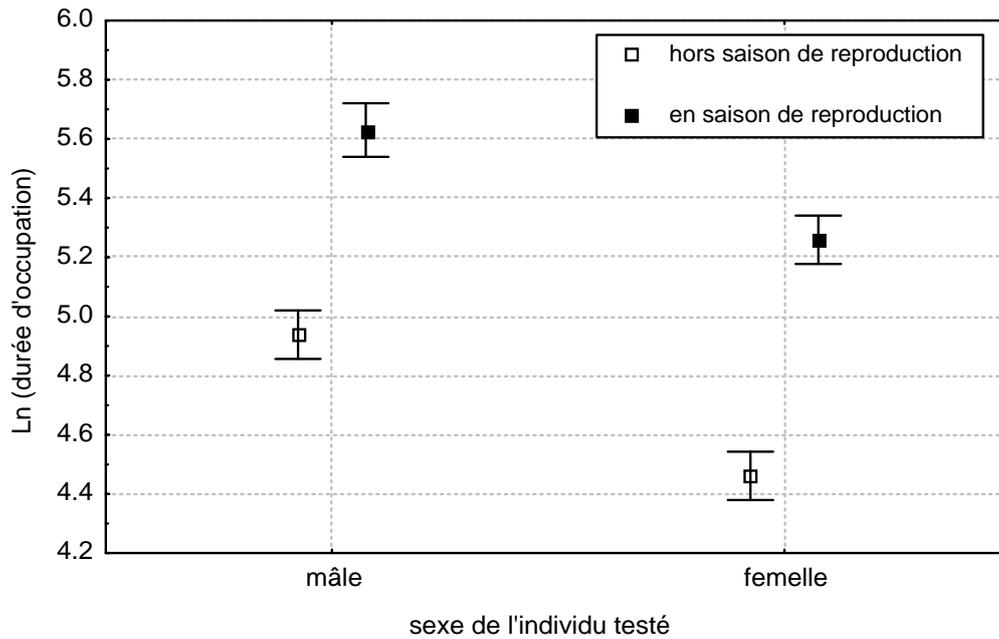


Figure 13 : Variations du potentiel attracteur des femelles en fin d'intermue (période $D_{[2-4]}$) en fonction de la date d'expérimentation et du sexe de l'individu testé.

Avec cette illustration, on notera tout d'abord que, pour les 2 périodes, les femelles en fin d'intermue attirent plus les mâles que les femelles. On voit ensuite que le potentiel attracteur des femelles en fin d'intermue est nettement supérieur en période de reproduction.

C.4. L'hypothèse d'une phéromone sexuelle

Selon la définition originelle de Karlson & Butenandt (1959), une phéromone « est un produit chimique ou un ensemble de produits chimiques émis à l'extérieur du corps d'un individu qui, lorsqu'il est reçu par un animal de la même espèce, déclenche une ou plusieurs réactions spécifiques ». Aujourd'hui, on entend par « réactions spécifiques », l'ensemble des modifications physiologiques ou comportementales induites par le stimulus chimique (Brossut, 1996). Dans les tests précédents, la répartition non aléatoire des mâles dans les différents secteurs de la boîte d'observation doit être considérée comme une modification comportementale, en réponse à un stimulus qui de toute évidence ne peut être que de nature chimique. Le stimulus émanant d'une femelle en période de reproduction, nous avons tous les arguments pour penser que l'attraction sexuelle chez cet Oniscidea est relayée par une phéromone sexuelle*.

Chez les crustacés, la première démonstration de l'existence d'une phéromone sexuelle est due à Ryan (1966). L'auteur montra chez le décapode *Portunus sanguinolentus* que l'eau d'élevage de femelles proches de la mue (période d'accouplement chez cette espèce) induit chez les mâles un comportement pré-

* Pour aller plus loin dans la terminologie, lorsqu'une phéromone sexuelle est non détectable à distance, elle doit être appelée phéromone sexuelle de contact (Brossut, 1996).

copulateur typique, et qui n'est par ailleurs pas observé avec de l'eau d'élevage de femelles non sexuellement matures. Ryan, par des expériences d'obturation des pores urinaires chez les femelles, laissait même entrevoir que la phéromone sexuelle est émise avec les urines. Par la suite, ces observations furent confirmées chez de nombreuses autres espèces, de sorte qu'aujourd'hui l'existence d'une phéromone sexuelle est rapportée pour la plupart des ordres de crustacés (Bauchau, 1986 ; Dunham, 1988). En 1986, selon Bauchau, l'existence d'une phéromone sexuelle était documentée pour au moins 20 espèces. En 1991, Gleeson signalait que la structure chimique d'une phéromone sexuelle n'a jamais été décrite chez un crustacé. A notre connaissance, les choses n'ont pas évolué depuis.

D. Caractérisation du visa chimique cuticulaire

Nous avons cherché à caractériser chez *Armadillidium vulgare* la nature chimique des différents composés présents à la surface de la cuticule pour ensuite étudier leur variation au cours de l'intermue et ainsi tenter d'identifier la phéromone sexuelle. Cette partie du travail a été effectuée avec la collaboration technique et matérielle du docteur Laurent Lemée et du professeur André Ambles du Laboratoire de Synthèse et Réactivité des Substances Naturelles de l'Université de Poitiers (UMR-CNRS 6514). Elle a donné lieu à la rédaction d'une note technique (voir publication en annexe n°2).

D.1. *L'extraction des composés cuticulaires*

Il nous fallait tout d'abord mettre au point une technique pour récupérer le plus large spectre possible de composés en surface de cuticule (extraction cuticulaire). En premier lieu quel solvant d'extraction utiliser ? Chez les crustacés marins, quelques études histo-chimiques mentionnent la présence de lipides libres ou liés, principalement des stérols, au niveau de l'épicuticule (Goffinet & Jeuniaux, 1994) (voir encadré sur l'épicuticule et la structure du tégument). Chez les Oniscidea, des informations précieuses ont été trouvées dans des travaux visant à caractériser le rôle des composés cuticulaires dans la réduction des pertes en eau. Ils montrent notamment que de nombreux composés lipidiques sont présents en surface de l'épicuticule chez *Porcellio laevis*, *Hemilepistus reaumuri*, *Armadillo albomarginatus*, et *Armadillo officinalis* (Hadley & Quinlan, 1984 ; Hadley & Warburg, 1986). Chez ces 4 espèces, des composés hydrocarbonés, bien qu'en plus faible proportion, sont également notés en surface de cuticule. Nous avons donc opté pour un solvant lipidique classique, constitué d'un mélange de chloroforme-méthanol. En outre, Hadley & Hendricks (1985) ont montré chez *Porcellionides pruinosus*, par une étude parallèle en micrographie électronique, que ce solvant d'extraction n'altère en rien la microstructure épicuticulaire sous-jacente. Ne sont extraits que les composants des 2 assises les plus superficielles, à savoir, manteau de surface et ciment. En fait, pour l'essentiel, nous avons repris la technique d'extraction de Hadley & Quinlan (1984), en y adjoignant divers procédés (température du mélange d'extraction, passage sous ultrasons) appliqués chez les insectes pour « décrocher » un maximum de composés cuticulaires. Le protocole retenu est le suivant.

Les animaux sont tués à un passage de 5 minutes à -80°C , puis amenés à la température de $+4^{\circ}\text{C}$. Ils sont immergés pendant 9 minutes dans 20 ml d'un mélange de chloroforme-méthanol ($\text{CHCl}_3\text{-CH}_3\text{OH}$; 2:1 v/v) préalablement chauffée à 50°C . Le processus d'extraction est complété par un passage d'1 minute dans une cuve à ultrasons (Bransonic 52). L'extrait en solution, alors contenu dans un Erlenmeyer (200 ml), est concentré par évaporation sous flux d'azote gazeux jusqu'à 2 ml. Il est ensuite filtré au travers d'une gaze inerte (fibres de verre Whatman), et élué par adjonction de 2 ml de chloroforme-méthanol. L'ensemble est récupéré dans une ampoule à vis (5 ml), et replacé sous flux d'azote jusqu'à évaporation totale. L'extrait sec ainsi obtenu peut être stocké à long terme à -20°C .

Nous avons tout d'abord cherché à estimer la quantité de composés cuticulaires extraits avec ce protocole. Nous avons opéré par la méthode simple des mesures différées (masse des ampoules à vis avant-après extraction). Une ampoule à vis est emplie d'azote gazeux puis pesé « à vide » sur une balance haute précision (Balance électronique MC1 Sartorius, précision 0.001 mg). La masse du tube est estimée par la moyenne de 6 mesures consécutives. Ce même tube est alors utilisé pour récupérer les produits d'une procédure d'extraction, rempli d'azote gazeux, puis pesé comme précédemment. Pour plus de précision et pour limiter les contraintes de la variabilité inter-individuelle, nous avons opéré sur des lots d'animaux de même sexe et de même état physiologique. La quantité de produit extrait sera alors rapportée à la masse des animaux introduits dans le mélange d'extraction. Les résultats sont consignés Tableau 7.

	Masse des animaux (mg)	Masse de l'extrait (mg)	Rapport des masses (mg/g)
5 ♀ attractives (période D)	525	1.600	3.048
7 ♀ attractives (période D)	1135	3.640	3.207
6 ♂ (période C)	925	3.370	3.643

Tableau 7 : Caractéristiques des animaux ayant fait l'objet de la procédure d'extraction et estimations de la quantité de produits cuticulaires extraits (en valeurs brutes, et en valeurs rapportées à la masse des animaux).

Le rapport des masses oscille entre 3 et 4 mg d'extrait sec par g d'isopode frais. A titre de comparaison, de précédents auteurs avaient estimé la quantité de composés cuticulaires à 2 mg/g chez *Hemilepistus reaumuri* et à 0.16 mg/g chez *Porcellio laevis* (Hadley & Warburg, 1986). Nos données sont donc légèrement supérieures, mais la multiplicité des sources possibles de variations (procédure d'extraction, milieu d'élevage, etc.), ne nous permet pas de discuter sur ces différences interspécifiques. Par contre, il ressort de l'ensemble de ces résultats que la quantité de composés cuticulaires que l'on peut extraire chez un Oniscidea est de l'ordre du millième par rapport à la masse de l'individu.

D.2. Les profils chromatographiques

L'analyse chimique des composés ainsi extraits de la surface cuticulaire a été effectuée par chromatographie en phase gazeuse (CPG, voir Matériel & Méthodes). C'est la méthode analytique classiquement utilisée chez les insectes pour l'étude des phéromones sexuelles (Tamaki, 1985). Si elle s'adresse principalement à la détection des composés volatils, son domaine d'application reste très large (acides gras, cires, voir encadré). En outre, la préparation de dérivés permet l'analyse de composés initialement non volatils sans dégradation thermique. Cela en fait la technique par excellence à utiliser en première approche, et ce même en présence d'une fraction lipidique très polaire (Morgan & Marco, 1990).

Le matériel utilisé est décrit dans la partie Matériel & Méthodes. Nous donnons simplement ici le protocole spécifique à chaque analyse. L'extrait sec est re-dissous dans 20 μl de chloroforme (CHCl_3), et 1 μl de cette solution mère est injecté dans le chromatographe. Le programme de température de la colonne se décompose comme suit : 60°C à 300°C à 5°C/min, puis 20 min à 300°C.

Nous reportons Figure 14 les chromatogrammes obtenus pour 5 mâles (747 mg) et 5 femelles (955 mg) en période C et hors saison de reproduction (janvier). On remarque la parfaite superposition des pics, des premiers aux environs de la 20^e minute au dernier à la 47^e minute. Le profil chromatographique des mâles et femelles ne diffèrent que par l'intensité respective des différents pics. On note avec ce programme de température 2 pics d'intensités majeures, et caractérisés par des temps de rétention respectifs de 26 et 43 minutes.

Nous reportons Figure 15 les chromatogrammes obtenus pour 10 mâles (1076 mg) et 9 femelles (1128 mg) en période D en saison de reproduction (avril). Si la procédure d'extraction est en tout point identique à celle décrite précédemment, le programme de température de la colonne a été modifié pour obtenir une ligne de base parfaitement rectiligne (5 min à 60°C, de 60°C à 300°C à 5°C/min, puis 20 min à 300°C). Le profil des femelles apparaît plus riche, avec des pics surnuméraires aux environs de la 16^e, 31^e, 32^e, 36^e et 37^e minute. A partir de la 40^e minute de rétention, les profils des mâles et femelles redeviennent similaires avec des pics superposables. En pourcentage relatif le pic principal de la 51^e minute est plus important pour les mâles que les femelles (28.11 % vs 16.45 %) mais cela tient au fait que le profil des femelles est plus riche. En rapportant la surface de ce pic à celle du pic de la 56^e minute (non variable entre les sexes), on obtient un rapport de 10.66 pour les femelles (90910/8531) et de 6.77 pour les mâles (84890/12547). Cela traduit une quantité relative plus importante de ce composé chez les femelles attractives que chez les mâles.

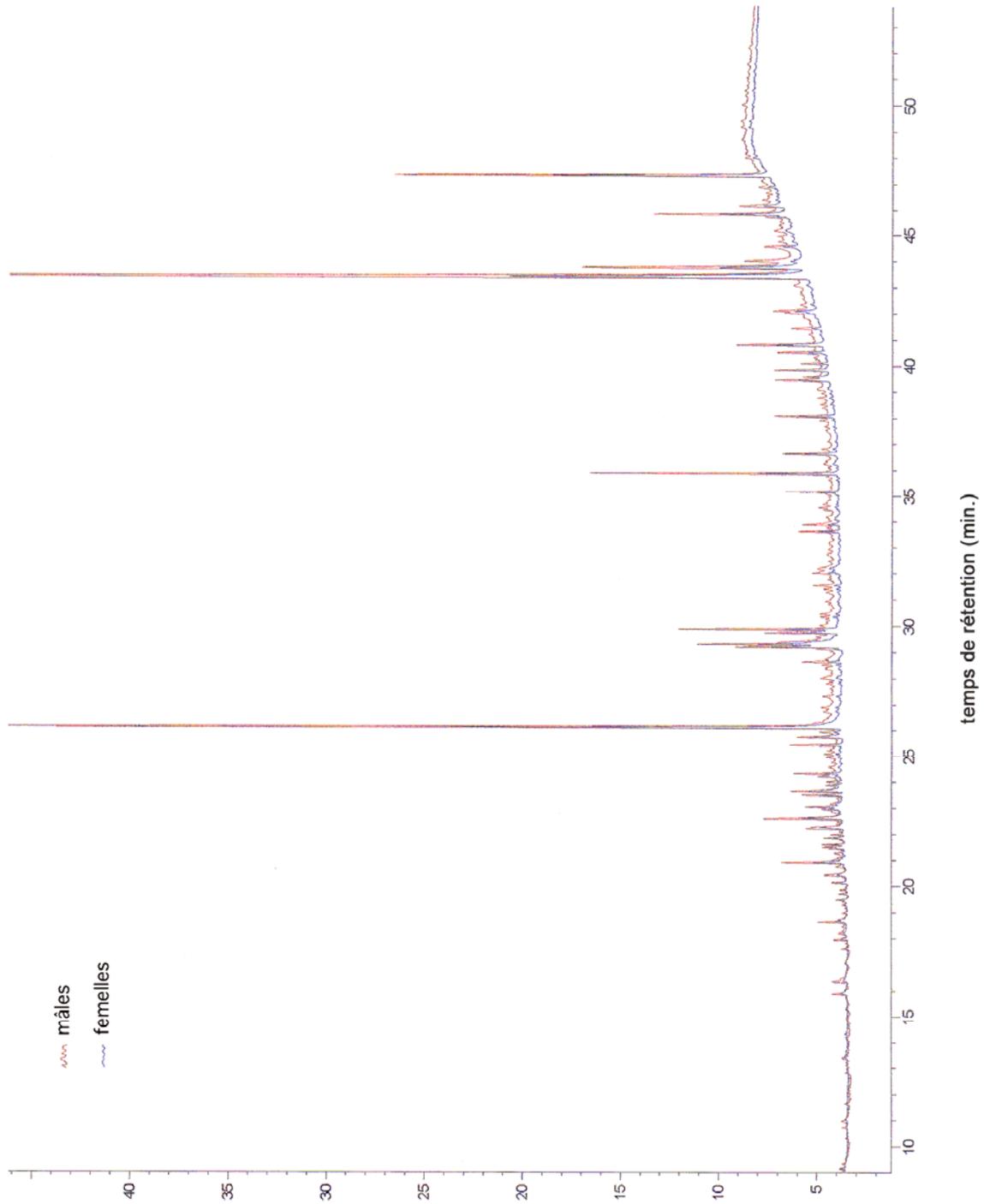


Figure 14 : Chromatogrammes obtenus pour 5 mâles (courbe rouge) et 5 femelles (courbe bleue) en période C et hors saison de reproduction (janvier).

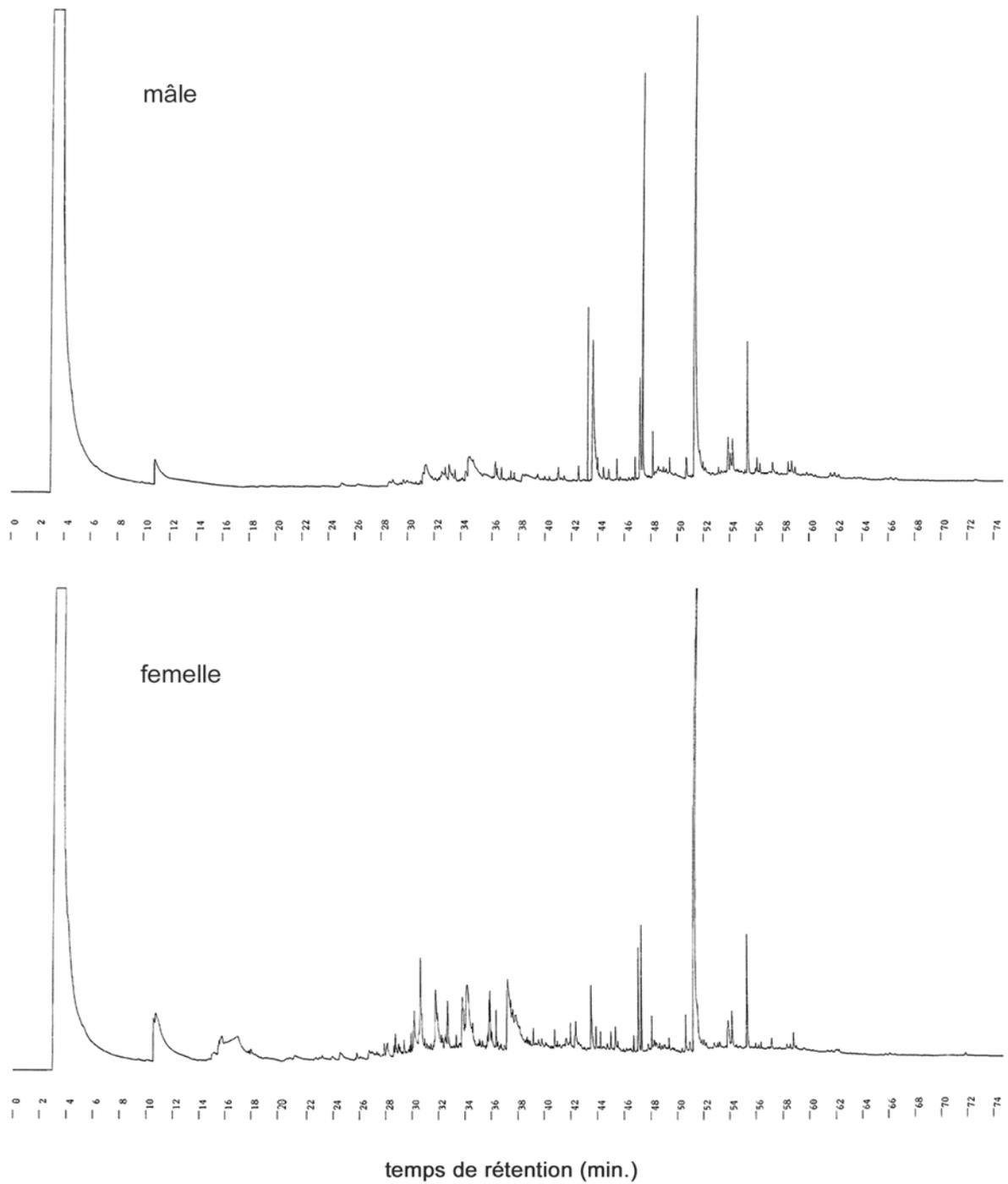


Figure 15 : Chromatogrammes obtenus pour 10 mâles et 9 femelles en période D en saison de reproduction (avril).

Pour identifier les grandes familles de composés présents dans les extraits cuticulaires, nous avons procédé à des chromatographies sur couche mince (CCM, voir Matériel & Méthodes). 1 μl de la solution mère (9 femelles, 1128 mg) est déposé sur le front de migration de la plaque chromatographique. Un chromatogramme illustrant la migration différentielle des différents composés cuticulaires est présenté figure Figure 16. L'analyse des rapports frontaux révèle la présence de 4 grandes familles de composés : polyols ($R_f = 0.10$), stérols ($R_f = 0.15$), esters ($R_f = 0.78$) et hydrocarbures ($R_f = 0.94$). Des stérols, famille de composés à laquelle appartient le cholestérol et ses dérivés tels que l'ecdysone, sont donc présents à la surface cuticulaire.

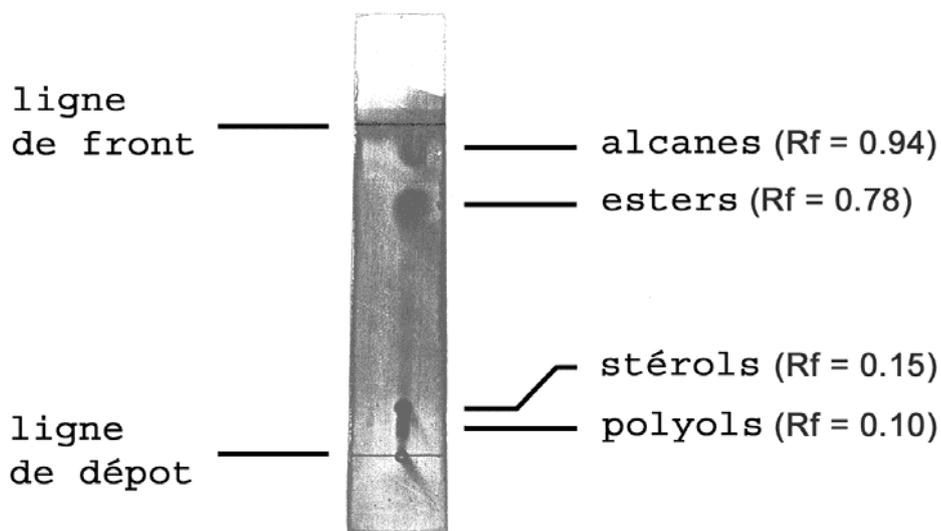


Figure 16 : Migration des composés cuticulaires en chromatographie sur couche mince (CCM).

En CPG, nous avons étudié le temps de rétention de l'hormone de mue chez les crustacés, à savoir la 20-hydroxyecdysone ou crustecdysone (Spindler *et al.*, 1980). Une solution mère a été préparée en diluant 1 mg de cristaux de 20-hydroxyecdysone (extrait de fougère *Polypodium vulgare*) dans 300 μl d'un mélange chloroforme-méthanol (2:1 v/v). 1 μl de cette solution est injecté, ce qui correspond à une quantité 3.33 μg de 20-hydroxyecdysone. Utilisant le même programme de température, nous avons aussi injecté 1 μl d'une solution mère d'extrait cuticulaire préparée à partir de 5 femelles en période D et préalablement testées comme attractives (860 mg). Les chromatogrammes correspondants sont présentés Figure 17. L'hormone de mue (et ses dérivés) sort après un temps de rétention de 51 minutes en exacte correspondance avec le pic majeur observé chez l'extrait cuticulaire. Nous avons donc un bon argument pour penser que la 20-hydroxyecdysone est présente en surface de cuticule chez les mâles et femelles d'*Armadillidium vulgare*.

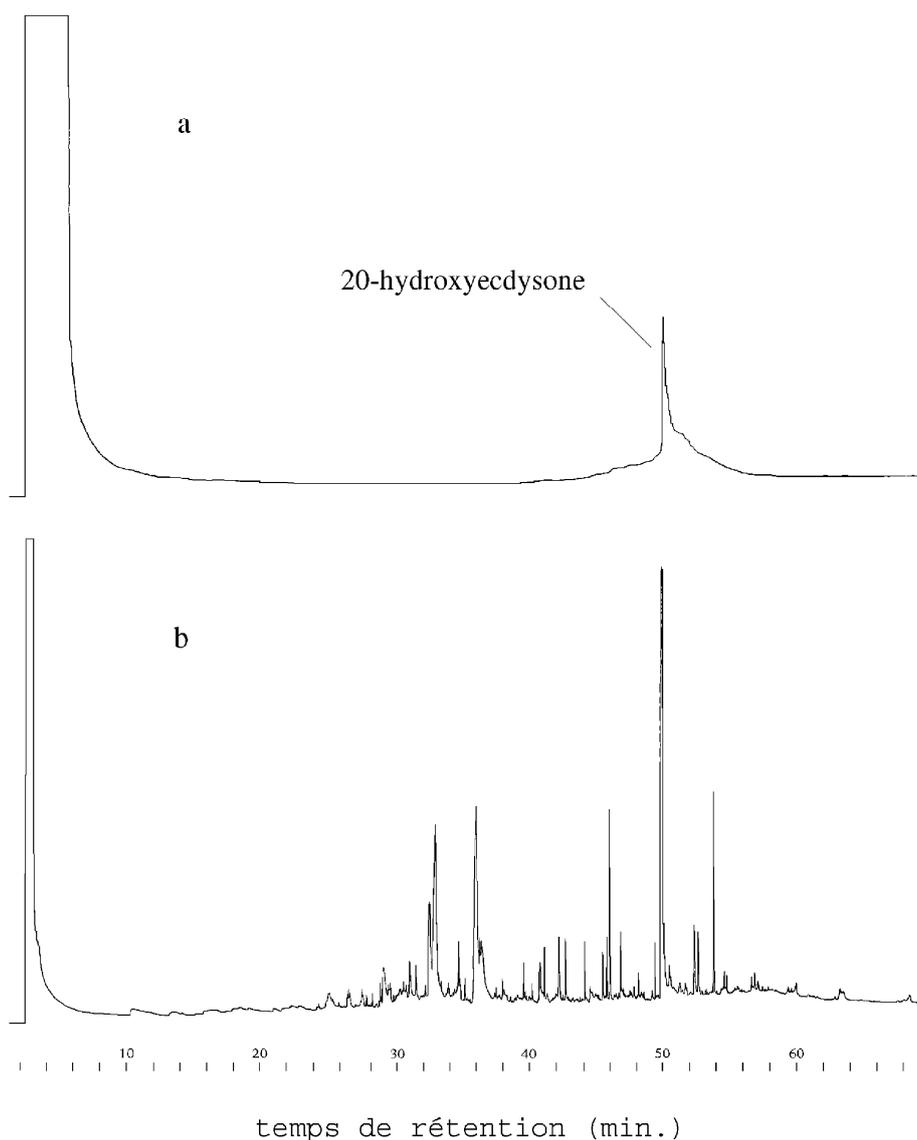


Figure 17 : Chromatogrammes d'un extrait cuticulaire préparé à partir de 5 femelles attractives (période D) (b) et d'une préparation de 20-hydroxyecdysone (extrait de fougère *Polypodium vulgare*) (a).

D.3. Identification des composés cuticulaires

Le temps de rétention, caractéristique d'une substance, n'est pourtant pas suffisant pour identifier sans ambiguïté le composé correspondant à un pic chromatographique. Le couplage avec un spectromètre de masse permet d'obtenir une information pratiquement indiscutable sur la structure chimique de la substance détectée. Avant d'envisager de coupler la chromatographie gazeuse avec un spectromètre de masse (CPG/SM), il convient d'augmenter la résolution ce qui, plus concrètement, revient à affiner la base des pics

(De Graeve *et al.*, 1986). Nous avons eu recours à un procédé de dérivation par estérification. Pour cela, l'extrait sec est re-dissous dans 1.5 ml de chloroforme-méthanol (2:1 v/v) auquel on adjoint 500 µl de Triméthylsilyldiazométhane en solution dans l'hexane (abrégié en TMSdiazométhane). Pour l'essentiel, le TMSdiazométhane agit en estérifiant les fonctions acides carboxyliques. La solution est agitée pendant 2 heures, puis concentrée jusqu'à 20 µl sous flux d'azote gazeux.

Nous présentons ci-dessous (Tableau 8), le bilan analytique par CPG/SM d'un extrait cuticulaire de 10 femelles en période D (1673 mg), et préalablement testées comme attractives.

Les stérols identifiés par CPG/SM sont soit des stéroïdes (cholestérol, cholestadiène), soit des stéranes (α ou β - amyrenone, acétate d' α ou β - amyryne). Ces composés stérols font partie des produits de dégradation des ecdystéroïdes (Rees *et al.*, 1980), parmi lesquels figure la 20-hydroxyecdysone ($M = 468$).

Les acides gras identifiés sont classés parmi les acides gras à longue chaîne carbonée (de 14 à 22 atomes de carbone), voir à très longue chaîne carbonée (plus de 22 atomes de carbone). La plupart sont saturés en hydrogène, certains sont mono-insaturés (acide palmitoléique, acide oléique), d'autres poly-insaturés (acide linoléique). Les alcanes identifiés sont des hydrocarbures à longue chaîne carbonée (de 28 à 30 atomes de carbone) que l'on rencontre naturellement à l'état solide. Tous ces composés constituent le visa chimique de nos Oniscidea. Pour la plupart, ce sont également des constituants classiques des sols (Kolattukudy, 1976). Ils peuvent donc avoir une origine endogène ou exogène.

Famille chimique	Formule	Nom usuel	M
Stérols	$C_{27}H_{46}O$	cholestérol	386
	$C_{27}H_{44}$	cholestadiène	368
	$C_{30}H_{48}O$	α ou β amyrenone	424
	$C_{32}H_{52}O_2$	acétate d' α ou β amyryne	468
Acides gras	$C_{13}H_{27}COOH$	acide myristique	228
	$C_{15}H_{31}COOH$	acide palmitique	256
	$C_{15}H_{29}COOH$	acide palmitoléique	254
	$C_{17}H_{35}COOH$	acide stéarique	284
	$C_{17}H_{33}COOH$	acide oléique	282
	$C_{17}H_{31}COOH$	acide linoléique	280
	$C_{23}H_{47}COOH$	acide lignocérique	368
	$C_{25}H_{51}COOH$	acide cérotique	396
	$C_{27}H_{55}COOH$	acide montanique	424
	$C_{29}H_{59}COOH$	acide mélissique	452
Alcanes	$C_{28}H_{58}$	octacosane	394
	$C_{29}H_{60}$	nonacosane	408
	$C_{30}H_{62}$	tricontane	422

Tableau 8 : Liste des composés identifiés par CPG/SM dans un extrait cuticulaire de femelles *Armadillidium vulgare* en période D, en saison de reproduction (mai), et préalablement testées comme attractives. M : masse moléculaire.

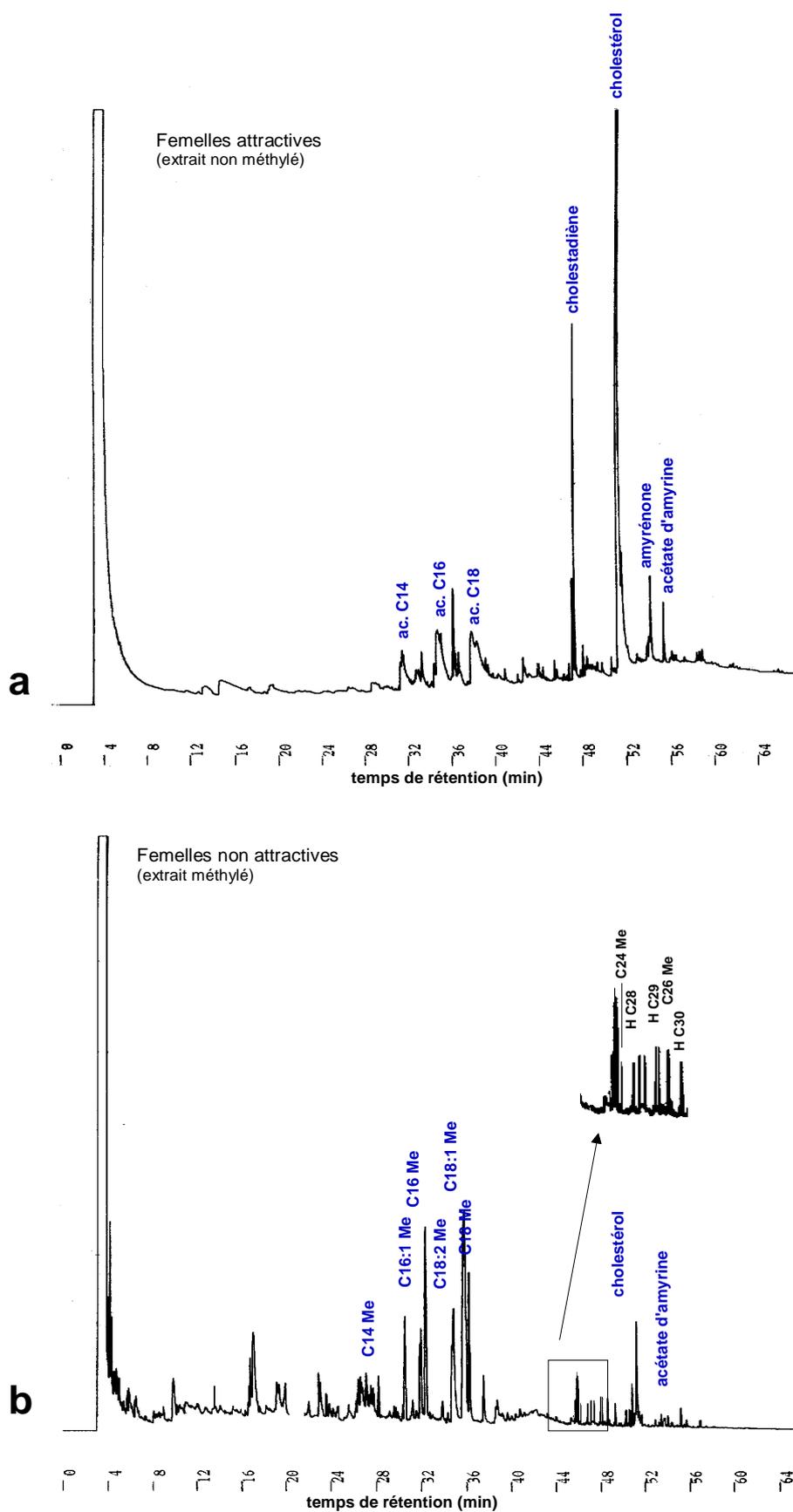


Figure 18 : Identification des principaux types de composés présents dans des extraits cuticulaires de femelles attractives (a) et non attractives (b). L'extrait b a été méthylé par adjonction de TMSdiazométhane.

La Figure 18 met en comparaison les profils chromatographiques, avec les principaux composés identifiés par spectrométrie de masse, de femelles préalablement testées comme attractives ($n = 6$, période D, 1504 mg) et de femelles préalablement testées comme non attractives ($n = 6$, période D, 1680 mg). Le chromatogramme des femelles non attractives est présenté après méthylation pour illustrer la meilleure résolution des pics correspondant aux acides gras en utilisant ce procédé de dérivation. La comparaison entre les deux profils reste cependant tout à fait possible (Laurent Lemée, communication personnelle).

Pour l'essentiel, il apparaît que les composés stérols sont plus abondants chez les femelles attractives que chez les femelles non attractives. La différence est particulièrement évidente pour le cholestadiène et l'amyronone. Il est fort probable que ces composés stérols retrouvés en surface cuticulaire résultent de la dégradation d'ecdystéroïdes cuticulaires (Rees *et al.*, 1980). Il ne nous est pas possible de savoir s'ils ont été dégradés par la température de la colonne chromatographique ou s'ils sont naturellement dégradés chez les animaux vivants.

D.4. L'hormone de mue comme attractant sexuel

Le fait que la 20-hydroxyecdysone soit le composé majeur identifié en CPG, et que sa concentration varie au cours du cycle de mue, laisserait supposer une origine endogène. Les dosages hémolympatiques réalisés par radio-immunologie chez divers crustacés indiquent une synthèse continue d'ecdystéroïdes tout au long du cycle de mue avec toutefois une synthèse accrue au début du stade D (voir Spindler *et al.*, 1980 pour revue). Chez l'Oniscidea *Ligia oceanica*, les concentrations d'ecdystéroïdes passent de 2.5 ng/ml au stade A-B, à 56.0 ng/ml en fin de stade C pour atteindre des valeurs de 129.7 ng/ml en début de période D (Maissiat, 1978). Plus intéressant encore, cet auteur souligne que l'exuviation en fin de période D s'accompagne systématiquement d'une diminution très importante de la concentration d'ecdystéroïdes hémolympatiques (19 ng/ml). Pour un bon déroulement du phénomène d'exuviation les ecdystéroïdes doivent être éliminés de la circulation hémolympatique après le pic de synthèse en début de stade D (Maissiat & Graf, 1972). Des apports exogènes de 20-hydroxyecdysone (par injection ou par contact d'une solution hormonale) en fin de période D retarde voire inhibe le processus de la mue chez divers crustacés (Blanchet *et al.*, 1979) ainsi que chez *Armadillidium vulgare* (Maissiat & Graf, 1972 ; Madhavan, 1981). De même, si la présence d'ecdystéroïdes est nécessaire à l'induction de la vitellogenèse chez les femelles, la fin du processus de maturation ovarienne doit s'accompagner d'une élimination progressive de ces hormones tant au niveau des tissus ovariens que de la circulation hémolympatique (Blanchet *et al.*, 1979 ; Young *et al.*, 1993).

Un métabolisme accru (synthèse-élimination) des ecdystéroïdes circulants s'opère donc au cours de la période D. Dès lors, il est parcimonieux d'envisager ces ecdystéroïdes comme une source d'information potentielle détectée et utilisée par les mâles pour discerner l'état physiologique des femelles. La comparaison des taux d'ecdystéroïdes mâles et femelles chez l'Oniscidea *Helleria brevicornis* est tout à fait intéressante à

ce propos (Hoarau & Hirn, 1978). Ces auteurs montrent en effet que les taux d'ecdystéroïdes circulants et totaux sont plus importants chez les femelles que chez les mâles et que cette différence s'accroît à l'approche de la mue (période D) (Tableau 9). La place de l'accouplement dans le cycle de mue des femelles étant en étroite relation avec le phénomène d'exuviation (période D ou A-B), nous émettons l'hypothèse que l'hormone de mue et ses dérivés sont des composants du bouquet phéromonal sexuel chez les Oniscidea.

Chez les crustacés aquatiques, divers composés ont été proposés comme attractants sexuels (sérotonine chez le crabe *Paratelphusa hydrodromus*, Rajulu *et al.*, 1973 ; hydrocarbures chez l'écrevisse *Procambarus clarkii*, Ameyaw-Akumfi & Hazlett, 1975 ; peptides chez le crabe *Portunus sanguinolentus*, Christofferson, 1970 ; glycoprotéines chez un copépode *Coullana spp.*, Lonsdale *et al.*, 1996). Cependant, la plupart des recherches menées à ce jour supportent l'hypothèse d'une phéromone de nature chimique voisine de l'ecdystérone (Kittredge *et al.*, 1971 ; Hammoud *et al.*, 1975). Chez les crabes *Pachygrapsus crassipes*, *Cancer antennarius* et *Cancer anthonyi*, les auteurs constatent que la mise en contact des mâles avec des solutions d'ecdysones α et β suscite une réaction et un comportement sexuel typique chez ces derniers (Kittredge *et al.*, 1971). Chez l'amphipode *Gammarus pulex*, le simple fait de déposer quelques μl d'une solution d'ecdystérone (1 $\mu\text{g}/\mu\text{l}$ de liquide physiologique) sur des femelles préalablement testées comme non attractives a pour effet de déclencher chez les mâles les premiers comportements pré-copulateurs (Hammoud *et al.*, 1975). Ces mêmes auteurs signalent que l'urine de femelles attractives déposée sur des femelles non attractives a également pour effet de déclencher le comportement reproducteur des mâles. De plus, par une étude en chromatographie sur couche mince, ils ont mis en évidence la présence dans les urines de cholestérol, d'esters de cholestérol et d'acides gras libres.

Ecdystéroïdes	Période C	Période D
♀ total ($\mu\text{g}/\text{g}$ de poids sec)	0.5	3.0
♂ total ($\mu\text{g}/\text{g}$ de poids sec)	0.2	1.3
♀ hémolymphe (ng/ml)	50	2800
♂ hémolymphe (ng/ml)	20	700

Tableau 9 : Récapitulatif des dosages d'ecdystéroïdes (par radio-immunologie) totaux et hémolympatiques chez les mâles et les femelles de l'Oniscidea *Helleria brevicornis* (données de Hoarau & Hirn, 1978).

E. Discussion

Bien que fortement suspectée (Legrand, 1958a ; Linsenmair & Linsenmair, 1971 ; Mead, 1973 ; Ducruet, 1976), l'existence d'une phéromone sexuelle n'avait jamais été démontrée chez un Oniscidea. Nous apportons ici tout un faisceau d'arguments pour montrer que la communication sexuelle au sein de ce groupe passe effectivement par l'émission et la réception de phéromones sexuelles.

A travers l'exemple de la faculté de discrimination des partenaires sexuels, et ce même entre espèces jumelles, nous avons montré que les composés chimiques impliqués peuvent être hautement spécifiques. Cette spécificité tranche pour le moins avec l'hypothèse de l'hormone de mue (ou de ses dérivés) comme phéromone sexuelle. Toutefois, la nécessité physiologique d'éliminer ces hormones avant le processus de mue et la place de l'accouplement aux environs de cette mue, laisse apparaître un synchronisme qui fait des ecdystéroïdes de bons candidats au signalement de l'état de réceptivité des femelles de crustacés (marqueurs phénotypiques externes). La double fonction des ecdystéroïdes en tant qu'hormones et phéromones est évolutivement parlant une solution parcimonieuse*, une sorte de « bricolage évolutif » au sens de Jacob (1981). Bien évidemment, cette ubiquité doit être contrebalancée par des paramètres plus fins pour rendre compte de l'attractivité spécifique (valeurs seuils et/ou composés auxiliaires). En fait, au regard de ce qui est connu chez les insectes, les messages chimiques sont rarement constitués d'une seule substance, mais plutôt d'un mélange multi-composés ; on parle de bouquet phéromonal. De part la proximité phylogénétique, on retrouve généralement au sein d'un groupe des substances communes (héritage ancestral) auxquelles s'ajoutent de multiples composés ou paramètres qui assurent la reconnaissance spécifique et sexuelle (Francke, 1986). Ainsi, certains auteurs attribuent un rôle important au pH des sécrétions urinaires dans la reconnaissance des partenaires sexuels (Hammoud *et al.*, 1975 ; Bauchau, 1986). Nous devons ici insister sur le caractère préliminaire et fragmentaire de nos analyses visant à différencier les profils cuticulaires mâle et femelle. En effet, si l'emploi de la chromatographie en phase gazeuse se justifie en première approche, cette technique ne permet pas de prendre en compte tout le spectre des composés qui peuvent être présent en surface cuticulaire. Des analyses complémentaires en chromatographie phase liquide (HPLC) permettraient notamment d'élargir le champ d'investigation à des composés de nature protéique.

La complexité du visa chimique est particulièrement évidente pour les Oniscidea du genre *Hemilepistus*. Chez *H. reaumuri* par exemple, tous les membres d'une même famille (cette espèce est monogame et prodigue des soins prodigés à la descendance) partage un visa chimique commun, ce qui permet la fermeture et la défense des terriers familiaux (Linsenmair & Linsenmair, 1971 ; Linsenmair, 1984 ; Schildknecht *et al.*, 1988). Il a par ailleurs pu être montré que les composés cuticulaires impliqués sont non volatils et non exogènes ; ils proviendraient pour l'essentiel de sécrétions propres à chaque membre (système multi-locus), et dont le mélange formerait l'unicité familiale.

* et l'on rejoint le terme d'ectohormones employé par Bethe (1932) et qui prévalait avant l'introduction du mot phéromones (Karlson & Butenandt, 1959). L'auteur voulait ainsi traduire une analogie d'interaction ; pour l'hormone entre deux tissus d'un même organisme, pour l'ectohormone entre 2 individus d'une même espèce.

Chapitre 2

LA COMPÉTITION INTRA-SEXE

A. La compétition mâle-mâle chez l'espèce *Porcellionides pruinosus*

- A.1. Conflits et hiérarchie
- A.2. Stabilité des liens hiérarchiques
- A.3. Déterminisme de la hiérarchie
- A.4. Déterminisme de l'agressivité
- A.5. Conséquences de la hiérarchie

B. Stratégie compétitive et dimorphisme antennaire

- B.1. Comportement d'agressivité chez les mâles *Oniscidea*
- B.2. Étude morphométrique : mesure du dimorphisme sexuel antennaire
- B.3. Analyse comparative et intégration des résultats
- B.4. Les arguments en faveur d'une compétition par *scramble*

C. Conclusion

LA COMPÉTITION INTRA - SEXE

La compétition intra-sexe est définie comme une lutte (*struggle*) entre les membres d'un même sexe pour l'accès à des ressources limitées dans le temps et/ou dans l'espace (Andersson, 1994). Au sein d'une même espèce, 3 grands types de ressources peuvent être convoités : la nourriture, le territoire et les partenaires sexuels. Chez des détritivores comme les Oniscidea*, la ressource nourriture est considérée comme non limitante, et de fait on observe rarement une compétition pour cette dernière (Warburg *et al.*, 1984). A l'inverse, une compétition pour l'accès aux membres du sexe opposé ou à des territoires biologiquement riches est tout à fait envisageable.

Pour ce qui est des partenaires sexuels, la théorie prédit que les membres du sexe au plus fort taux reproducteur potentiel (*potential reproductive rate*) vont entrer en compétition pour l'accès aux membres de l'autre sexe (Clutton-Brock & Parker, 1992). Chez les Oniscidea, comme chez la plupart des groupes zoologiques, les femelles investissant plus dans la reproduction que les mâles (réserves vitellines, incubation marsupiale), ce sont les mâles qui présentent les plus forts taux reproducteur potentiels (Moreau & Rigaud, 2000). Une compétition mâle-mâle pour la ressource femelle est donc théoriquement attendue chez les Oniscidea.

La compétition inter-mâle peut prendre différentes formes, mais la plus évidente reste la compétition d'interférence (*contests*). Chez les Oniscidea, la première mention d'une compétition physique entre mâles est due à Mead (1970, 1973) chez le Porcellionidae *Porcellionides sexfasciatus* (anciennement *Metoponorthus sexfasciatus*). Elle signale qu'« un mâle *M. sexfasciatus* peut présenter un comportement agressif vis-à-vis d'un autre mâle placé dans le même récipient » et ajoute que « les mâles ne montrent jamais ces conduites agressives vis-à-vis des femelles... [et que] ... les femelles elles-mêmes ne présentent jamais ce type d'agressivité ». L'agressivité chez *P. sexfasciatus* apparaît donc comme un caractère sexuel propre aux mâles. A ce jour, l'existence de combats physiques entre mâles reste peu documentée chez les Oniscidea. Il en est fait sporadiquement mention chez des espèces appartenant à des familles très diverses : *Ligia exotica* (Ligidae : Farr, 1978), *Venezillo evergladensis* (Armadillidae : Johnson, 1985), *Hemilepistus reaumuri* (Trachelipodidae : Linsenmair, 1984). L'agressivité mâle semble particulièrement développée chez les Porcellionidae puisque, outre *Porcellionides sexfasciatus* (Mead, 1973), elle est signalée chez *Porcellio scaber* (Golla, 1984), *P. Linsenmairi* (Würsching, 1987) et divers autres *Porcellio* nord africains dont l'identification est incertaine (Linsenmair, 1984, 1989).

* Les Oniscidea sont tantôt qualifiés d'herbivores, d'omnivores, de détritivores. En fait, ce sont plus généralement des macro-décomposeurs au régime alimentaire très large (voir Warburg, 1987, pour revue). Un cannibalisme envers des pulli ou des individus morts est signalé en laboratoire (Paris & Pitelka, 1962).

A. La compétition mâle-mâle chez l'espèce *Porcellionides pruinosus*

Nous avons observé chez les mâles de l'espèce *Porcellionides pruinosus* des comportements d'agressivité similaires à ceux décrits par Mead (1973). En utilisant cette espèce comme modèle, nous avons voulu pousser plus en avant nos connaissances sur la compétition intra-sexuelle. L'étude qui va suivre comprend 3 volets. Un premier sera essentiellement descriptif (déroulement des conflits, établissement et stabilité d'une hiérarchie). Dans un second volet, nous nous intéresserons au déterminisme de l'agressivité et des hiérarchies qui s'établissent. Puis, nous aborderons les conséquences des liens hiérarchiques entre mâles en terme d'accès aux ressources (territoire, partenaire sexuel).

A.1. Conflits et hiérarchie

Les notes laissées par Mead (1973), et des observations préliminaires, nous apprennent que l'agressivité mâle peut se manifester spontanément en l'absence de toute ressource (femelle, abris, nourriture). Les mâles seront confrontés en dyade au sein d'une boîte de Pétri (voir partie Matériel & Méthodes). Les tests ont été conduits en période de reproduction (mai-juin), sur des individus sexuellement matures (cohorte d'un an d'âge, population de Saint-Paul, voir Matériel & Méthodes). Les mâles testés sont de masse similaire pour éviter toute asymétrie initiale dans les forces en présence. Dans le même souci, les mâles ont été préalablement isolés avant test pendant 4 jours (valeur arbitraire), de manière à minimiser l'influence d'éventuels liens hiérarchiques établis au sein des boîtes d'élevages. Par ailleurs, la condition d'isolement a aussi pour effet d'augmenter les occurrences des manifestations agressives (Lorenz, 1966 ; Courchesne & Barlow, 1971). Les 2 mâles sont introduits simultanément dans la boîte de Pétri et suivis pendant 20 minutes.

Ce qui va être décrit correspond à une rencontre type entre 2 mâles (synthèse des dizaines d'observations effectuées au cours de ce travail) ; il est évident que d'une rencontre à l'autre ce schéma peut suivre de nombreuses déviations.

Lorsque 2 mâles se rencontrent pour la première fois, chacun inflige, après un bref contact antennaire, des coups d'antennes à son vis-à-vis (*antennal tapping*). Si aucun ne cède devant ces manifestations d'agressivité, la rencontre évolue vite en un combat d'antennes. Au paroxysme, on retrouve la figure tournante en forme de « O » décrite par Mead (1973) au sujet de *Porcellionides sexfasciatus*. Elle est observée quand chacun des mâles essaie de prendre de vitesse son vis-à-vis pour lui infliger des morsures. La rapidité d'exécution de ces différents comportements accentue le caractère violent des combats. En fait, il semble que chacun des mâles recherche « la » posture idéale : une monte qui permet de mordre sans être mordu (voir Figure 19). A tout moment, le combat peut s'interrompre sans qu'il y ait d'asymétrie apparente dans les forces en présence. Dans ces conditions, la prochaine interaction entre les 2 mâles va à nouveau

évoluer en combat d'antennes voire en figure tournante. Les choses peuvent continuer ainsi jusqu'à ce qu'une asymétrie se dessine entre les 2 mâles. Elle est caractérisée la fuite de l'un des mâles, fuite souvent associée à une poursuite par l'autre mâle. Rapidement alors, l'agressivité du futur dominé va peu à peu être inhibée par les manifestations agressives du futur dominant. Une hiérarchie se met en place.



Figure 19 : Phase de combat entre 2 mâles *Porcellionides pruinosus*. Ici le mâle au premier plan mord la cuticule de son vis-à-vis (x10).

Dans la suite de ce travail, nous considérerons qu'une hiérarchie est établie lorsque l'un des mâles fuit systématiquement face aux attaques de l'autre. Plus précisément, à la fin d'une confrontation, nous dirons qu'un mâle est dominant lorsque ses 5 dernières attaques ne donnent pas suite à une riposte de la part de l'autre mâle. Il faut employer le terme hiérarchie avec précaution, car sa définition classique implique une reconnaissance individuelle des individus, chacun ayant un rang déterminé (Lorenz, 1966 ; Campan & Scapini, 2002). Cette conception résulte du fait que les premières études ont été entreprises sur des vertébrés. Quoiqu'il en soit certains auteurs utilisent ce terme chez les invertébrés, même si une reconnaissance individuelle n'est pas invoquée (Alexander, 1961). C'est notamment le terme employé pour décrire la situation d'asymétrie entre mâles chez les crustacés décapodes (voir par exemple, Winston & Jacobson, 1978 ; Huber & Kravitz, 1995 ; Goessmann *et al.*, 2000).

A.2. *Stabilité des liens hiérarchiques*

La notion classique de hiérarchie implique également une certaine stabilité temporelle dans les liens hiérarchiques entre individus (Lorenz, 1966 ; Campan & Scapini, 2002). Pour tester la stabilité des liens hiérarchiques nous avons confronté à 3 reprises 11 dyades de mâles. L'intervalle de temps entre 2 confrontations est fixé à 4 jours, pour pouvoir effectuer nos répétitions sur des mâles en période C sans qu'intervienne le phénomène de mue. Entre 2 confrontations, les mâles sont replacés en condition d'isolement. Les dyades sont constituées de mâles de masse identique (masse moyenne des mâles à la première confrontation 54.09 ± 7.41 mg, différence moyenne de masse au sein des dyades = 0.36 ± 0.67 mg, $n = 22$). Les mâles sont identifiés par une marque colorée sur la surface cuticulaire dorsale (M1 : marque antérieure, M2 : marque postérieure). Le comportement de chacun des mâles est suivi sur une période de 20 minutes. Les résultats sont présentés dans le Tableau 10.

	Confrontations			Confirmation / Inversion
	1 ^e	2 ^e	3 ^e	
Dyade 1	?	?	M2	-
Dyade 2	M2	M2	?	1 C
Dyade 3	?	?	?	-
Dyade 4	?	M2	M1	1 I
Dyade 5	M1	M2	M1	2 I
Dyade 6	?	M1	M1	1 C
Dyade 7	?	M1	M1	1 C
Dyade 8	?	M1	M1	1 C
Dyade 9	M2	?	M2	-
Dyade 10	?	M1	M1	1 C
Dyade 11	M2	?	M2	-
Total	4	7	9	5 C / 3 I

Tableau 10 : Établissement et stabilité des liens hiérarchiques sur 3 confrontations à 4 jours d'intervalle. ? : pas de hiérarchie clairement définie. M1 et M2 : mâle dominant à l'issue d'une confrontation. C : nombre de confirmation du statut de dominance. I : nombre d'inversion du statut de dominance.

Au total, sur les 33 confrontations ainsi suivies, 20 ont donné lieu à l'établissement d'une hiérarchie (61 %). Nous obtenons pour l'ensemble des dyades 5 confirmations de hiérarchie contre 3 inversions (3/8 = 37.5 %). Il est cependant très difficile de discuter l'information apportée par cette proportion. Tout au plus peut-on dire qu'un changement de statut est possible au sein d'une même dyade.

Il est par contre intéressant de remarquer (Tableau 10), que le nombre de hiérarchies qui s'établit augmente avec le nombre de confrontations entre les mâles. Alors qu'une hiérarchie n'est observée que pour 4 dyades (36 %) à l'issue des premières confrontations, la proportion de dyades hiérarchisées passe à 64 % en 2^e confrontation (7 dyades) pour atteindre 91 % à la 3^e (9 dyades). Cette augmentation peut s'expliquer soit par une empreinte des rapports de force lors des confrontations précédentes, soit par un effet de l'allongement de la durée d'isolement des mâles (4 jours en 1^e confrontation, 8 jours en 2^e et 12 jours en 3^e confrontation) qui pourrait augmenter les niveaux d'agressivité individuels et accentuer les différences de forces. Dans l'optique de cette deuxième hypothèse, on s'attend à ce que le niveau d'agressivité augmente avec la durée d'isolement (et donc avec le nombre de confrontations). Nous avons testé cette hypothèse en étudiant le niveau d'agressivité initial des mâles pendant les 5 premières minutes de test (pour limiter l'influence de la mise en place de liens hiérarchiques). Il nous fallait pour cela établir un indice d'agressivité pour quantifier l'agressivité de chaque mâle. Les items comportementaux retenus comme agressifs sont les suivants : coups d'antennes, morsures, poursuites. L'indice individuel d'agressivité est calculé comme suit :

$$IAg = (\text{durée} * \text{occurrence}) \text{ des comportements agressifs.}$$

L'utilisation du produit (durée*occurrence) permet de considérer à la fois l'intensité et la fréquence des comportements agressifs, et se justifie donc par un meilleur ajustement des valeurs d'indice au niveau d'agressivité réellement observé pendant les confrontations. Les résultats sont consignés dans le Tableau 11.

Le niveau d'agressivité initial augmente entre la 1^e et la 2^e confrontation, mais diminue entre la 2^e et la 3^e confrontation. Il n'y a pas de corrélation entre le numéro d'ordre de confrontation et l'indice d'agressivité initial (R Spearman = -0.08, $n = 66$, $p = 0.53$), pas plus qu'il n'y a de différence significative du niveau d'agressivité initial entre les 3 confrontations (test Kruskal-Wallis : $H_{[2,66]} = 0.94$, $p = 0.62$). Il semble donc que l'augmentation de la durée de la condition d'isolement ne puisse expliquer l'augmentation du nombre de hiérarchie qui s'établissent. Par contre, la baisse du niveau d'agressivité en 3^e confrontation laisse supposer un effet d'empreinte des précédents liens hiérarchiques. En effet, si se maintient une empreinte des précédentes confrontations, il n'y a pas nécessité de ré-évaluation des forces en présence et on s'attend à une baisse du niveau d'agressivité au sein des dyades. Nous avons alors comparé l'indice d'agressivité (toujours sur les 5 premières minutes) entre les confrontations pour lesquelles une hiérarchie s'était préalablement établie (au cours de la confrontation précédente), et les confrontations pour lesquelles une hiérarchie ne s'était pas préalablement établie. Les résultats sont présentés graphiquement Figure 20.

	Durée d'isolement		
	4 jours	8 jours	12 jours
Dyade 1	123 (491)	965 (1925)	38 (476)
Dyade 2	21 (322)	119 (567)	42 (330)
Dyade 3	234 (960)	611 (5587)	94 (710)
Dyade 4	75 (1471)	171 (394)	170 (395)
Dyade 5	77 (135)	15 (217)	148 (438)
Dyade 6	102 (400)	124 (478)	86 (434)
Dyade 7	75 (440)	413 (1312)	134 (454)
Dyade 8	0 (0)	36 (800)	18 (187)
Dyade 9	121 (282)	98 (604)	131 (230)
Dyade 10	144 (1076)	85 (280)	279 (660)
Dyade 11	249 (1155)	0 (78)	70 (290)
moyenne±ET	111.00±77.30 (612.00±474.70)	239.73±303.33 (1112.91±1576.67)	110.00±74.38 (418.55±162.02)
médiane	102.00 (440.00)	119.00 (567.00)	94.00 (434.00)

Tableau 11 : Indice d'agressivité par dyade établi sur les 5 premières minutes de confrontation (I_{Ag} du mâle M1 + I_{Ag} du mâle M2) en fonction de la durée de la condition d'isolement des animaux. Entre parenthèses, I_{Ag} calculés sur les 20 minutes de confrontation.

L'agressivité initiale des mâles diminue lorsqu'une hiérarchie s'est établie lors de la précédente confrontation. Les résultats sont significatifs lorsque l'I_{Ag} est calculé au niveau de la deuxième confrontation (valeurs médianes d'I_{Ag} : 126.00 vs 7.50 : $U = 24.00$, $z = 2.18$, $p < 0.05$), mais pas au niveau de la 3^e confrontation (valeurs médianes d'I_{Ag} : 28.00 vs 26.5 : $U = 54.50$, $z = 0.10$, $p = 0.92$). Les différences d'agressivité initiale restent cependant significatives sur l'ensemble des 2^e et 3^e confrontations (valeurs médianes d'I_{Ag} : 76.50 vs 20.00 : $U = 149$, $z = 2.03$, $p < 0.05$). Il semble donc qu'il existe une sorte d'empreinte des expériences compétitives antérieures. A noter que ce processus ne fait pas forcément appel à une reconnaissance individuelle et à une mémorisation des statuts respectifs entre les mâles. Winston & Jacobson (1978), chez le décapode *Pagurus longicarpus*, ont introduit la notion d'« état d'agressivité » qui

fait appel à l'influence des expériences antérieures dans la propension d'un individu à s'engager dans des interactions agressives (voir aussi Chase *et al.*, 1994). Hall (1994) en donne une l'interprétation suivante : « pour un mâle, gagner un combat augmente son potentiel confiance et il se comportera par la suite comme un individu de haut rang avec une certaine assurance, alors qu'un mâle ayant perdu se comportera comme un dominé, et une sorte de hiérarchie s'établira ainsi ».

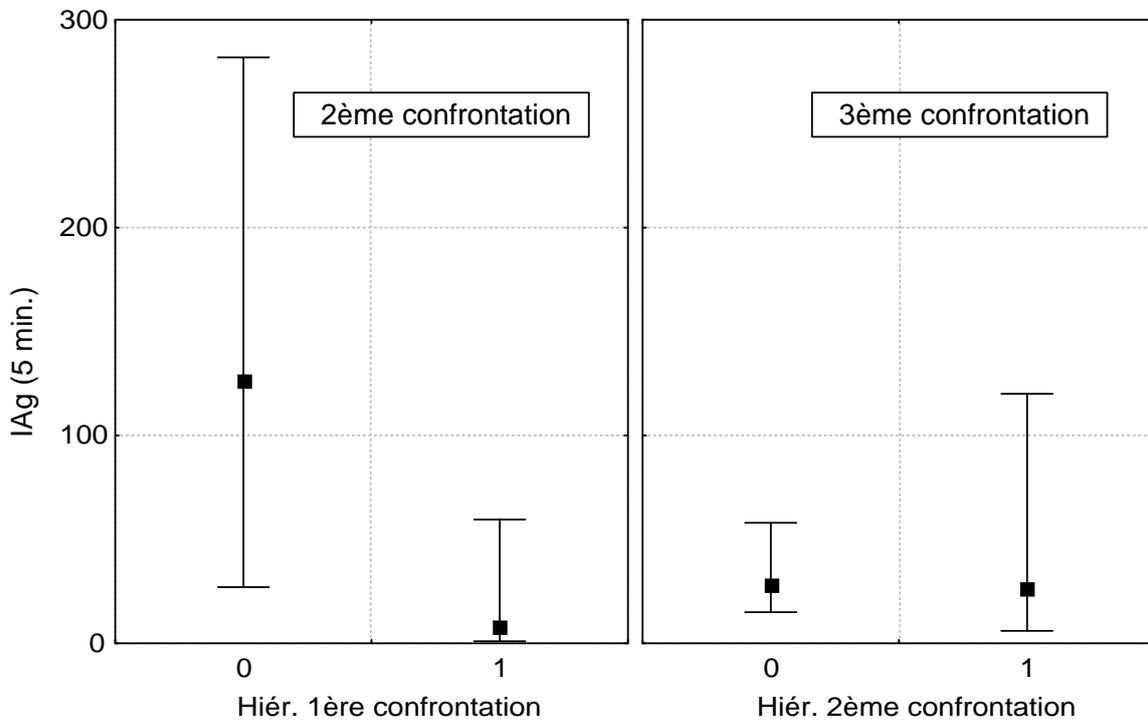


Figure 20 : Indice d'agressivité (calculé sur les 5 premières minutes de test) en fonction des liens hiérarchiques établis lors de la confrontation précédente. 0. pas de hiérarchie établie lors de la confrontation précédente ($n = 7$ en 2^e confrontation et $n = 4$ en 3^e confrontation). 1. hiérarchie établie lors de la rencontre précédente ($n = 4$ en 2^e confrontation et $n = 7$ en 3^e confrontation).

A.3. Déterminisme de la hiérarchie

Au vu des résultats précédents, il semble que l'établissement d'une hiérarchie soit un phénomène finalement peu développé (en première rencontre, 4 hiérarchies clairement établies sur 11 confrontations, soit 36 %). Cependant, les confrontations opposaient des mâles de même cohorte et de masse très similaire. Or, il est logique de penser que chez ces animaux une hiérarchie a d'autant plus de chance d'apparaître que la différence de taille entre les mâles est importante. Nous avons donc cherché à savoir si des confrontations entre mâles de taille hétérogène augmente la probabilité d'établissement d'une hiérarchie. Nous avons pour cela effectué des confrontations intra-cohortes en sélectionnant des mâles de tailles différentes, ainsi que des confrontations inter-cohortes (et donc avec des différences de masses encore plus importantes). Au total 32

dyades ont été suivies. Une relation de dominance s'est clairement mise en place dans 23 des 32 dyades, soit une proportion de 72 %.

Il semble donc qu'une différence de taille plus importante augmente les chances de voir apparaître une hiérarchie. Toutefois, en régression logistique, il n'y a aucune relation entre la différence de masse (exprimée en pourcentage du mâle 1 par rapport au mâle 2 : $|M1-M2|*100/M1$) et l'établissement d'une hiérarchie en fin de confrontation ($n = 32, \chi^2 = 0.01, p = 0.97$). L'illustration est donnée Figure 21.

Cette absence de significativité est due au fait qu'une hiérarchie peut très bien s'établir même quand la différence de masse entre les mâles est relativement faible (confrontations intra-cohorte). Dans la suite de ce travail, nous examinerons séparément les confrontations inter-cohortes et les confrontations intra-cohortes.

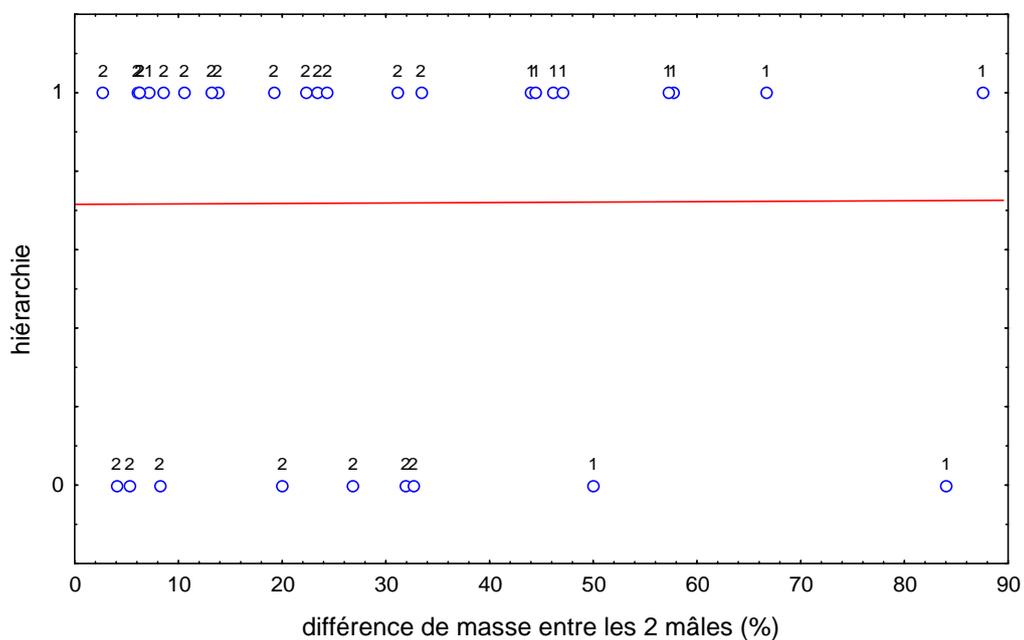


Figure 21 : Établissement de hiérarchie au sein des dyades (0 : pas de hiérarchie / 1 : hiérarchie) en fonction de la différence de masse entre les mâles. Les chiffres au dessus des points identifient les confrontations inter-cohortes (1) et les confrontations intra-cohortes (2).

A. 3.1. Les confrontations inter-cohortes

Dans les confrontations inter-cohortes, les mâles présentent de fait des masses fortement hétérogènes (masse moyenne = 14.14 ± 6.94 mg ; différence moyenne de masse au sein des dyades = 10.27 ± 4.47 mg, soit 57 %, $n = 11$). Après 20 minutes de confrontation, une hiérarchie s'est établie au sein de 9 dyades sur 11, soit une proportion de 82 %. Dans 8 cas sur 9, le plus gros des mâles est devenu dominant (89 %). Le mâle dominant est en moyenne 1.35 fois plus gros que le dominé. Il existe une différence significative entre la

masse du dominant (17.11 ± 6.05 mg) et la masse du dominé (9.89 ± 3.76 mg) (test t indépendant $t = -3.04$, $ddl = 16$, $p < 0.01$) (voir Figure 22).

Comme chez bon nombre de modèles biologiques, la hiérarchie chez *P. pruinosus* est donc avant tout régie par la masse. On dira que la relation de dominance est masse-dépendante (voir la notion de *Resource Holding Power*, Parker, 1974 ; Hammerstein, 1981). Cette relation est particulièrement vérifiée chez les crustacés pour lesquels la croissance continue génère une asymétrie de taille entre cohortes (Scrivener, 1971 chez *Homarus americanus*, Mead, 1973 chez *Porcellionides sexfasciatus*, Linsenmair, 1984 chez différents *Porcellio*).

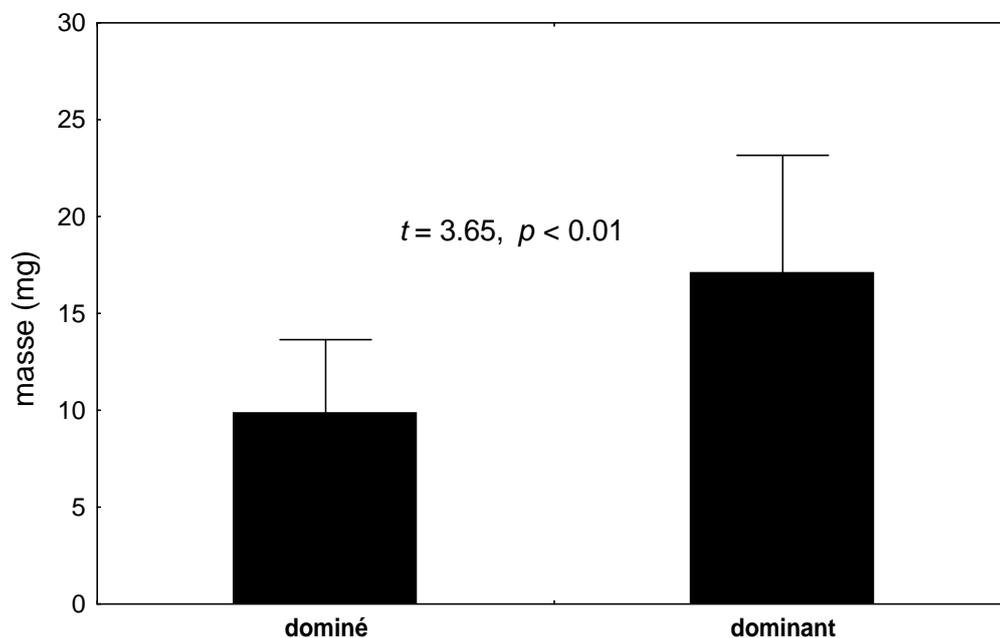


Figure 22 : Masse des mâles (moyenne \pm ET) en fonction de leur statut hiérarchique à l'issue des confrontations inter-cohortes ($n = 9$ dyades).

A. 3.2. Les confrontations intra-cohortes

Dans les confrontations intra-cohortes, la différence de masse entre les mâles est faible (masse moyenne des mâles = 38.90 ± 7.24 mg ; différence moyenne de masse au sein des dyades = 7.14 ± 4.81 mg, soit 18 %, $n = 21$). Après 20 minutes de confrontation, une hiérarchie s'est établie au sein de 14 dyades (soit 67 %). Pour 8 de ces 14 hiérarchies (57 %), le mâle dominant s'est avéré être le plus petit. Dans 43 % des dyades hiérarchisées, le plus gros des 2 mâles a donc été dominé. Il n'y a pas de différence significative entre la masse des dominants (37.71 ± 6.41 mg) et la masse des dominés (39.29 ± 7.81 mg) (test t dépendant : $t = -0.72$, $ddl = 13$, $p = 0.48$). Pour des conflits au sein d'une même cohorte, on ne peut donc pas prévoir le statut de

dominance à partir de la seule masse des individus. Il faut donc rechercher un facteur plus proximal. Nous avons précédemment montré que l'établissement de liens hiérarchiques modifie le niveau d'agressivité des mâles. Nous allons tester l'hypothèse selon laquelle, à l'inverse, le niveau d'agressivité des mâles orientent les liens hiérarchiques qui vont s'établir entre eux.

L'indice d'agressivité (IAg), calculé sur les 20 minutes de confrontation, est significativement plus important pour le mâle dominant (971.43 ± 871.53 vs 16.07 ± 30.02 : test de Wilcoxon : $n = 14$, $T = 0.00$, $z = 3.30$, $p < 0.001$). Ce résultat est peu informatif en soi, puisque le statut de dominance en fin d'observation est précisément basé sur ce critère.

Par contre, il est intéressant de comparer l'agressivité initiale des 2 mâles lors des toutes premières interactions. Nous montrons ainsi que dans les 5 premières minutes de confrontation, l'IAg est significativement plus élevé chez le futur dominant (179.07 ± 158.19 vs 16.07 ± 30.02 : test de Wilcoxon : $n = 14$, $T = 1.00$, $z = 3.23$, $p < 0.01$) (voir Figure 23).

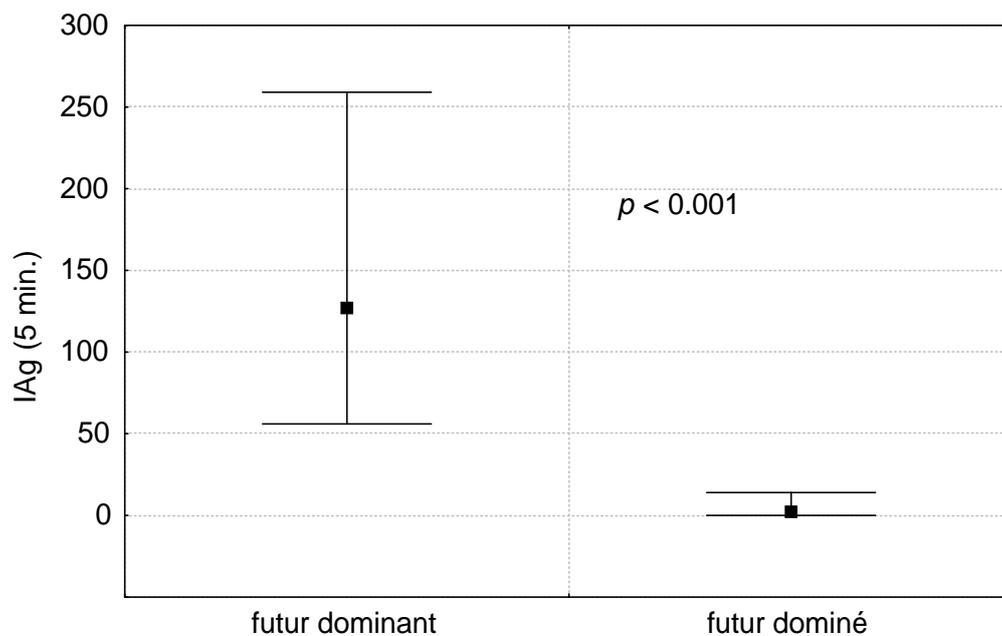


Figure 23 : Indice d'agressivité (calculé sur les 5 premières minutes de confrontation) du futur dominant et du futur dominé. Valeurs médianes \pm 25%.

La valeur compétitive d'un mâle est donc régie pour son niveau d'agressivité initial. En fait, nous pouvons montrer que la probabilité pour un mâle donné de devenir dominant dépend plus précisément du niveau d'agressivité manifesté par l'autre mâle. Dans un modèle logistique complet (statut de dominance = fonction Logit (IAg mâle considéré, IAg opposant) seul l'IAg de l'opposant est significatif (IAg opposant : $\chi^2 = 12.51$, $p < 0.001$; IAg mâle considéré : $\chi^2 = 3.39$, $p = 0.06$). En régression logistique simple, nous obtenons

une probabilité de dominance qui diminue avec l'agressivité du second mâle ($y = 36.6832 - 9.4341 * IAg$ opposant ; $\chi^2 = 15.70, p < 0.001$). La représentation graphique est donnée Figure 24.

La courbe de probabilité présente une allure relativement abrupte avec une gamme d'inflexion réduite. Le point d'inflexion se situe vers $\ln(IAg + 1) = 4$, ce qui correspond après dé-transformation, à une valeur d'IAg de 60. Considérant que la majorité des interactions sont de l'ordre de 2 secondes, le point d'inflexion est atteint pour environ 5 interactions agressives. Avec beaucoup de réserve, on peut s'avancer à dire qu'un mâle devient dominé lorsqu'il subit un minimum de 5 attaques au cours des 5 premières minutes de confrontation. Au regard des données brutes, ce scénario s'est vérifié dans 11 des 14 hiérarchies qui se sont établies.

C'est donc le niveau d'agressivité initial qui détermine le futur statut hiérarchique. Rechercher le déterminisme de la hiérarchie revient donc à rechercher les causes proximales de l'agressivité.

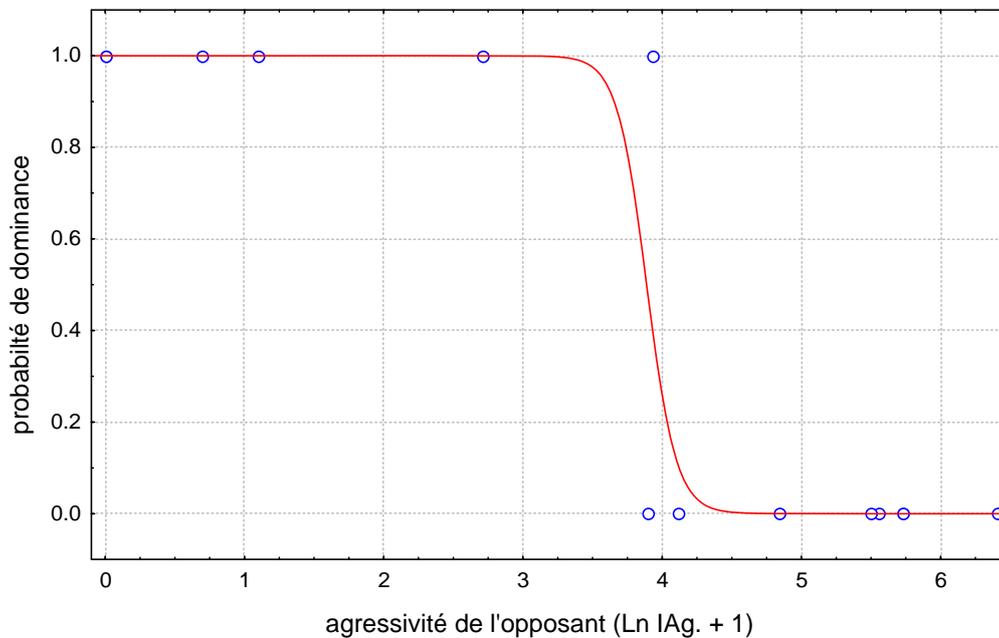


Figure 24 : Représentation graphique de la probabilité dominance d'un mâle donné en fonction de l'agressivité manifestée par l'opposant au cours des 5 premières minutes de confrontation.

A.4. Déterminisme de l'agressivité

A ce stade du raisonnement une première constatation s'impose. Mead (1973) signale chez *P. sexfasciatus* que l'agressivité fait défaut aux femelles. Etant donné que chez les Oniscidea, le sexe par défaut est femelle, et que le phénotype sexuel est déterminé par le taux d'hormone androgène au cours de l'ontogenèse (Legrand *et al.*, 1987), cela voudrait dire que l'agressivité est régie par l'hormone androgène.

Toutefois, pour notre cas, nous avons occasionnellement observé des manifestations d'agressivité chez les femelles *P. pruinosus*. Nous nous proposons de tester le niveau l'agressivité chez des femelles confrontées en dyades. Puis de voir si l'implantation d'une glande androgène chez les femelles s'accompagne d'une augmentation d'agressivité.

A. 4.1. Les confrontations femelles vs femelle

Utilisant le même protocole que précédemment, des femelles de toute masse (masse moyenne sur l'ensemble des dyades = 53.48 ± 11.52 mg, différence moyenne de masse au sein des dyades = 10.34 ± 9.02 mg) et de différent statut reproductif (MN et MP) ont été confrontées en dyades ($n = 32$). Des manifestations d'agressivité sont effectivement observées chez les femelles mais elles se limitent à des coups d'antennes. Très généralement, la femelle attaquée s'écarte et fuit la femelle agressive. S'il arrive qu'une femelle riposte à une attaque, la confrontation n'évolue cependant jamais en combats tels qu'on peut les observer chez les mâles (en particulier pas de figure tournante en O). Il semble inapproprié de parler de relation de dominance et de hiérarchie chez les femelles. Sur l'ensemble des dyades, l'IAg. moyen des femelles au cours des 20 minutes de rencontre est de 141.89 ± 588.24 . Dans le détail, l'IAg. des femelles en MP (291.20 ± 910.07 , $n = 25$) se révèle significativement plus élevé que celui des femelles en MN (46.18 ± 162.80 , $n = 39$) (test de Mann & Whitney : $U = 332.0$, $p = 0.03$) (voir Figure 25).

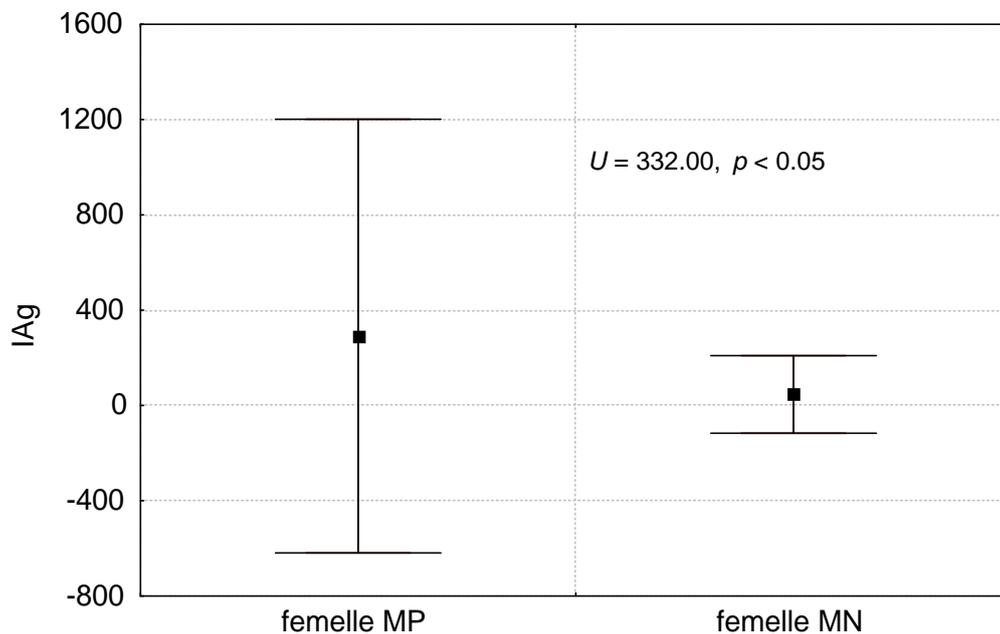


Figure 25 : Indice d'agressivité (calculé sur les 20 minutes de rencontre) des femelles en mue parturielle (MP) et des femelles en mue normale (MN). Valeurs moyennes \pm ET.

Il semble que les femelles en MP évitent tout contact (thigmotactisme négatif), et qu'elles se délimitent un périmètre de sécurité. Il pourrait s'agir d'un mécanisme de protection des génitrices en une

période où elles sont particulièrement fragiles et vulnérables (présence du marsupium)*. Plus généralement, on peut y voir une forme de soins parentaux, puisqu'en s'isolant ainsi pendant la gestation et la mise-bas les femelles assurent une certaine protection à leur descendance (évitement du cannibalisme des pulli et de tout phénomène à densité dépendance).

A. 4.2. Les confrontations femelle masculinisée vs femelle

Nous avons voulu savoir si la présence d'hormone androgène circulante chez une femelle augmente son niveau d'agressivité. Pour cela, nous avons effectué, avec la collaboration de Pierre Juchault et Maryline Frelon, des implantations de glande androgène dans la cavité générale de jeunes femelles. Ces femelles ont ensuite été élevées en groupes pendant environ 8 mois (délai suffisant pour obtenir la synthèse et la libération dans l'hémolymphe d'hormone androgène). De tels individus restent anatomiquement femelles, l'action de l'hormone androgène s'opérant après la différenciation sexuelle (Juchault, 1966). Nous avons alors testé ces femelles expérimentales face à des femelles témoins (toutes les femelles utilisées ici sont en mue normale). Les résultats sont présentés graphiquement Figure 26.

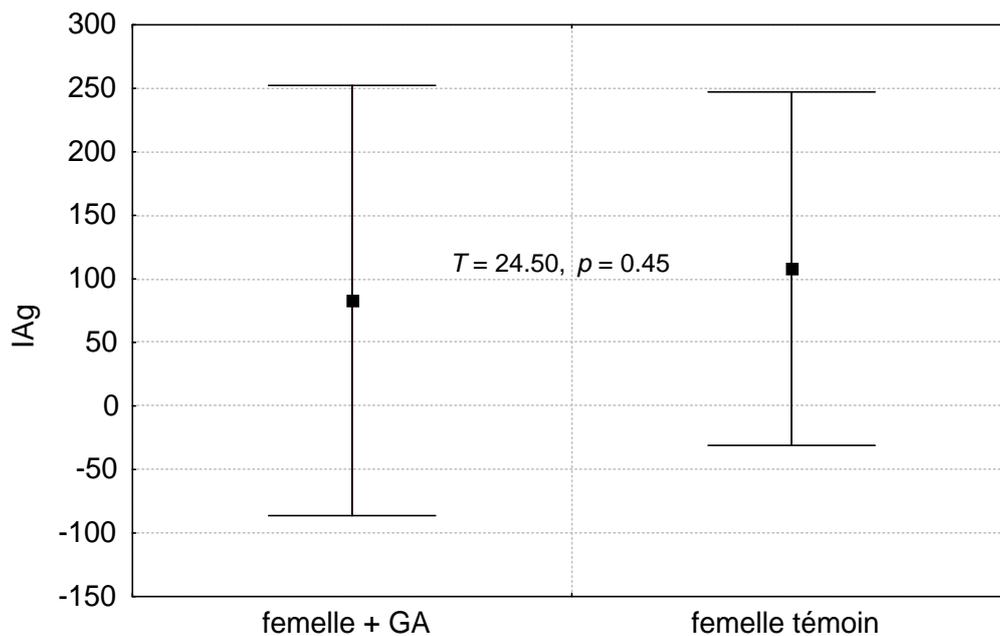


Figure 26 : Indice d'agressivité (calculé sur 20 minutes) des femelles ayant reçu un implantât de glandes androgènes (GA) et des femelles témoins. Valeurs moyennes \pm ET.

Il ne ressort pas de différence significative d'agressivité entre les 2 types de femelles (test de Wilcoxon : $T = 24.50$, $n = 11$, $p = 0.45$). Au regard des indices d'agressivités, les femelles ayant reçu un implantât de glande androgène apparaissent même moins agressives que les femelles témoins (83.00 ± 169.27

* Ce comportement particulier des femelles gravides (bien que non fécondées ici) chez *Porcellionides pruinosus* rappelle par sa fonction la tendance à l'enfouissement observée chez les femelles gravides d'*Armadillidium vulgare*.

vs 108.00 ± 139.06). On s'aperçoit cependant que la variabilité autour de l'IAg moyen chez les femelles expérimentales est très important, comparativement à celui des femelles témoins. En fait, certaines de ces femelles ont présenté un répertoire comportemental de type mâle face à une femelle (montes et tentatives de montes), alors que d'autres n'ont été que partiellement masculinisées, et ont alors présenté un répertoire comportemental mixte (agressivité, montes et tentatives de montes).

A. 4.3. Les confrontations femelle masculinisée vs mâle

Nous avons alors testé des femelles ayant reçu un implantât de glande androgène face à des mâles. Cette fois pour s'assurer de l'efficacité de la masculinisation nous ne retiendrons que les dyades dans lesquelles les femelles expérimentales ne suscitent pas de comportement sexuel chez le mâle ($n = 12$). Les résultats sont présentés graphiquement Figure 27.

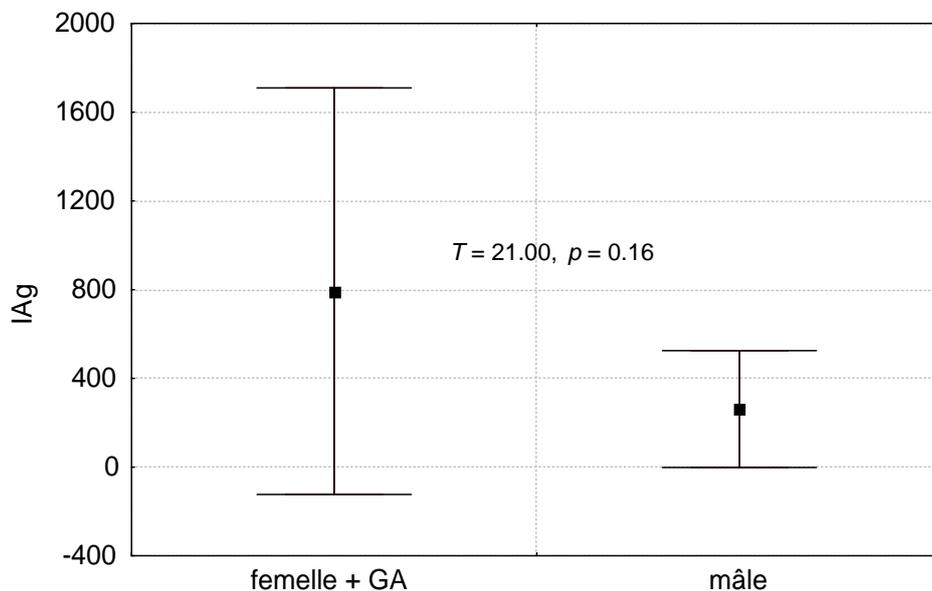


Figure 27 : Indice d'agressivité (calculé sur 20 minutes) des femelles ayant reçu un implantât de glandes androgènes (GA) et des mâles. Valeurs moyennes \pm ET.

Il s'avère que les femelles masculinisées présentent une agressivité plus forte que les mâles génétiques, même si la différence n'est pas significative (793.25 ± 916.52 vs 261.67 ± 263.37 : test de Wilcoxon : $T = 21.00$, $n = 12$, $p = 0.16$). En terme d'établissement de hiérarchie, et sur les mêmes critères que précédemment, 2 dyades ont vu la dominance d'une femelle masculinisée et 3 la dominance d'un mâle. Nous retiendrons simplement que l'hormone androgène a pour effet d'amener l'agressivité des femelles à un niveau comparable à celui des mâles.

A. 4.4. Synthèse

De ces tests effectués avec les femelles (femelle vs femelle ; femelle + implantât vs femelle ; femelle + implantât vs mâle), il ressort que l'hormone androgène a un effet de catalyseur sur le développement de l'agressivité. En effet, si sa présence en tant qu'hormone circulante permet d'élever l'agressivité des femelles à un niveau identique à celui manifesté par les mâles, son absence (chez les femelles génétiques) n'est pas associée à une agressivité nulle. Il existe bel et bien un comportement agressif de base chez les femelles. Il faut donc postuler l'existence d'un autre messager présent chez les 2 sexes mais dont l'effet pourrait être modulé en fonction de la quantité d'hormone androgène circulante. Que nous apprend la littérature à ce sujet ?

Les bases neuro-éthologiques de l'agressivité chez les crustacés ont été particulièrement étudiées par les chercheurs du Département de Neurobiologie de Boston (Huber et Kravitz entre autres). Toutes leurs études dérivent des expérimentations de Livingstone *et al.* (1980) qui, en injectant diverses amines dans l'hémolymphe de homard, ont pu obtenir des postures caractéristiques de dominance (sérotonine) ou de subordination (octopamine). Huber & Kravitz (1995) ont dressé un éthogramme complet des comportements agonistiques chez les homards. Là encore, chez ces décapodes, les coups d'antennes font partie intégrante du comportement agressif. Chez le homard *Homarus americanus* comme chez l'écrevisse *Astacus astacus*, il est possible d'inverser temporairement la relation de dominance d'une dyade de mâles en injectant aux subordonnés une solution de sérotonine. Chez les Isopodes terrestres, malgré l'absence de travaux spécifiques sur ce sujet, Martin (1978) a tout du moins montré qu'il existe des récepteurs cérébraux à la sérotonine.

Nous avons voulu tester l'action de la sérotonine aux concentrations indiquées par les auteurs sur les décapodes. Cependant, ce qui est possible sur des décapodes, l'est moins sur les isopodes terrestres, et encore moins sur *Porcellionides pruinosus* en raison de la souplesse de ses téguments. Dans les expérimentations sur *Astacus astacus*, les auteurs infusent en continu un sérum sérotonique (3µg/min pendant 60 min) par l'intermédiaire d'un canalicule donnant directement dans le sinus péricardiaque. Il ne nous a pas été possible d'injecter directement dans la cavité péricardiaque de *P. pruinosus*. Des injections ponctuelles directement dans la cavité générale ont néanmoins été réalisées (15 µg). Les effets apparaissent quelques minutes après l'injection et correspondent en tout point à ceux décrits chez le homard et chez l'écrevisse. Il s'agit d'immobilisations et des tétanisations avec extension caractéristique des appendices et en particulier des antennes. C'est après cette phase de tétanisation temporaire que l'on observe normalement une phase d'agressivité accrue envers tous congénères. Chez *P. pruinosus*, la phase de tétanisation observée a une conséquence létale, et ce quelque soit les concentrations employées. Nous n'avons pas poussé plus en avant les investigations sur le déterminisme de l'agressivité.

A.5. Conséquences de la hiérarchie

Voyons maintenant si le statut de dominant confère quelconques avantages en termes d'accès aux ressources du milieu. Des mâles de même cohorte ont été préalablement mis en confrontation 2 à 2 pendant 1h afin que s'établissent des liens hiérarchiques entre eux (masse moyenne = 53.59 ± 8.64 ; différence moyenne de masse = 3.17 ± 1.87). Les 2 mâles sont ensuite introduits simultanément dans une boîte de Pétri divisée virtuellement en 5 zones (4 secteurs de surface identique, plus une zone centrale d'introduction des animaux) (voir Figure 28).

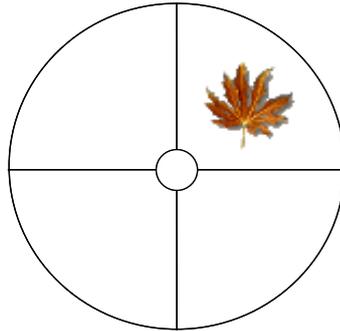


Figure 28 : Schéma de la boîte d'expérimentation. Quatre secteurs de surface identique ($S = 17.47 \text{ cm}^2$), et une zone centrale d'introduction des animaux ($S = 1.13 \text{ cm}^2$). Le secteur refuge contient une feuille sèche.

Un des secteurs contient une feuille morte sous laquelle les animaux peuvent se réfugier (secteur refuge). L'hypothèse de départ est que pour ces animaux à tendance lucifuge et vivant à couvert, le secteur refuge doit présenter une valeur biologique supérieure aux 3 autres secteurs. Le comportement et la distribution des 2 mâles au sein de la boîte d'expérimentation est suivi pendant 1 heure (enregistrement sur support vidéo). Au total 23 réplicats ont été effectués.

A. 5.1. Distribution spatiale et temporelle des mâles

Le temps passé dans chaque zone est consigné Tableau 12.

Le secteur contenant la feuille est celui dans lequel les mâles ont passé le plus de temps (environ 40 minutes). A l'inverse, le secteur diamétralement opposé au secteur refuge a été le moins occupé (environ 6 minutes). Le temps d'occupation de la zone centrale (environ 30 secondes) ne sera pas comptabilisé par la suite. Il existe une différence significative dans le temps d'occupation des 4 secteurs expérimentaux (Kruskal-Wallis : $H_{[3, 184]} = 94.43, p < 0.001$), et c'est le secteur refuge qui explique cette différence (test de Dunn pour comparaisons multiples 2 à 2 : secteur refuge vs autres secteurs : $p < 0.001$).

Durée	Zones				
	refuge	adjacente 1	adjacente 2	opposée	centrale
Moyenne \pm ET	2344.98 ± 829.65	424.06 ± 425.77	460.24 ± 391.50	344.56 ± 362.46	26.15 ± 152.68
Médiane	2367.00	267.00	385.00	192.00	29.00

Tableau 12 : Durée d'occupation (en seconde) des différentes zones (4 secteurs + 1 zone centrale) de la boîte d'expérimentation ($n = 46$ mâles).

Corrélativement, le nombre d'interactions entre les mâles n'est pas homogène entre les 4 secteurs (Kruskal-Wallis : $H_{[3, 184]} = 92.33, p < 0.001$). Le maximum d'interactions a lieu dans le secteur refuge (test de Dunn pour comparaisons multiples 2 à 2 : secteur refuge vs autres secteurs : $p < 0.001$) (voir Tableau 13).

Nb d'interactions totales	Secteurs			
	refuge	adjacent 1	adjacent 2	opposé
Moyenne \pm SD	20.26 \pm 11.73	2.57 \pm 3.24	4.54 \pm 6.08	2.26 \pm 4.46
Médiane	18.00	2.00	2.00	1.00

Tableau 13 : Nombre d'interactions (contacts antennaires sur une quelconque partie du corps de l'autre mâle) dans les différents secteurs de la boîte d'expérimentation ($n = 46$ mâles).

Le nombre d'interactions agressives est significativement plus important dans le secteur refuge (Kruskal-Wallis : $H_{[3, 184]} = 34.20, p < 0.001$; test de Dunn pour comparaisons multiples 2 à 2 : secteur refuge vs autres secteurs : $p < 0.01$) (voir Tableau 14). Il semble donc en première instance que la feuille soit une ressource pour laquelle les mâles entrent en compétition.

Nb d'interactions agressives	Secteurs			
	refuge	adjacent 1	adjacent 2	opposé
Moyenne \pm SD	8.24 \pm 9.95	1.07 \pm 1.96	1.65 \pm 2.70	0.96 \pm 2.49
Médiane	4.50	0.00	0.50	0.00

Tableau 14 : Nombre d'interactions suivies de manifestations agressives (coups d'antennes, poursuites, morsures) dans les différents secteurs de la boîte d'expérimentation ($n = 46$ mâles).

Cependant, tenant compte du fait que les interactions entre mâles ne se distribuent pas aléatoirement au sein de la boîte d'expérimentation, il convient de rapporter, pour chaque secteur, le nombre d'interactions agressives au nombre d'interactions totales. Les résultats sont présentés dans le Tableau 15 et illustrés graphiquement Figure 29.

Ratio interactions agressives	Secteurs			
	refuge	adjacent 1	adjacent 2	opposé
moyenne	0.35 \pm 0.31	0.35 \pm 0.39	0.41 \pm 0.42	0.45 \pm 0.42
médiane	0.34	0.17	0.42	0.45

Tableau 15 : Proportion d'interactions agressives (nombre d'interactions agressives/nombre d'interactions totales) dans les différents secteurs de la boîte d'expérimentation ($n = 46$ mâles).

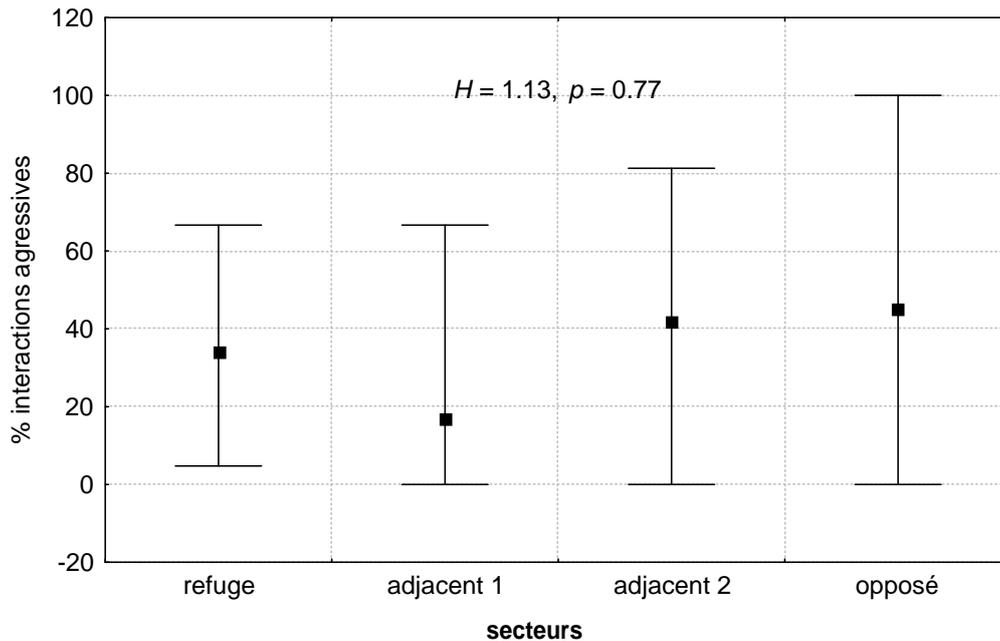


Figure 29 : Proportion d'interactions agressives (nombre d'interactions agressives*100/nombre d'interactions totales) dans les différents secteurs de la boîte d'expérience ($n = 46$ mâles). Valeurs médianes $\pm 25\%$.

Il ne ressort plus de différence d'agressivité en fonction des secteurs (Kruskal-Wallis : $H_{[3,148]} = 1.13$, $p = 0.77$). Nous montrons ainsi que les manifestations d'agressivité des mâles ne sont pas spécifiquement orientées vers la défense d'un territoire particulier. Simplement, la tendance naturelle de ces animaux à rechercher l'obscurité (phototropisme négatif) fait que la plupart des comportements agressifs sont observés à proximité du refuge matérialisé par la feuille.

A. 5.2. Influence de la hiérarchie en terme d'accès à un territoire

Sur l'ensemble des 23 rencontres mâle-mâle, une hiérarchie s'est clairement établie dans 20 dyades (soit 87 %). Le critère retenu pour la mise en évidence de liens hiérarchiques est le même que précédemment (5 dernières attaques non suivies de ripostes), mais l'établissement d'une hiérarchie est ici jugée au terme de 120 minutes de confrontation (pour rappel, dans des conditions similaires, la proportion de hiérarchie établie après 20 minutes était de 67 %).

Pour 14 des dyades hiérarchisées (soit 70 %), le mâle dominant a occupé plus longtemps le secteur refuge que le mâle dominé (2506.10 ± 749.73 vs 2176.75 ± 984.65). Cependant, la différence entre mâle dominant et mâle dominé pour le temps d'occupation n'est pas statistiquement significative (test de Wilcoxon : $n = 20$, $T = 67.00$, $z = 1.42$, $p = 0.16$). L'illustration est donnée Figure 30.

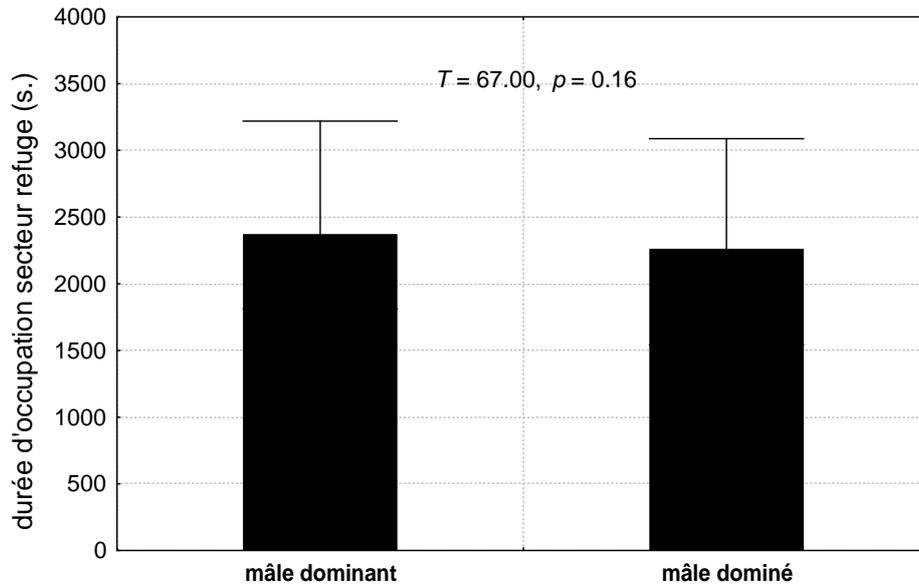


Figure 30 : Durée d'occupation du secteur refuge en fonction du statut hiérarchique. Valeurs médianes \pm 25 %.

A. 5.3. Influence de la hiérarchie en terme d'accès aux femelles

Au terme des 120 minutes de rencontre mâle-mâle, une femelle réceptive à l'accouplement (période C d'une mue normale)* est introduite dans la boîte d'expérimentation. Les interactions des 2 mâles avec cette femelle sont suivies pendant 30 minutes. Une interaction mâle est dite sexuelle lorsqu'il y a monte ou tentative de monte (et *a fortiori* copulation). Les résultats sont consignés Tableau 16.

Le nombre total d'interactions du mâle dominant avec la femelle est significativement plus important (21.90 ± 13.62 vs 16.20 ± 10.51 : $T = 37.50$, $p < 0.05$). Il en est de même du nombre d'interactions sexuelles (3.55 ± 3.02 vs 2.15 ± 2.39 : $T = 30.00$, $p < 0.05$). Par contre, il n'y a plus de différence entre dominant et dominé si l'on compare la proportion des interactions sexuelles (0.19 ± 0.15 vs 0.13 ± 0.13 : $T = 64.00$, $p = 0.21$).

Sur l'ensemble des 20 observations, des accouplements ont été observés dans 9 dyades (soit 45 %). Certains accouplements ayant consisté en des copulations unilatérales, nous raisonnerons en terme d'hémicopulations. Il n'y a pas de différence significative dans le nombre d'hémicopulations des mâles dominant et mâles dominés (2.33 ± 3.08 vs 1.67 ± 1.94 : $T = 22.00$, $p = 0.95$). Il n'y a pas non plus de différence dans la durée de copulation (227.67 ± 286.69 vs 104.56 ± 122.35 : $T = 15.00$, $p = 0.37$).

* Chez cette espèce, l'accouplement des femelles est supposé pouvoir intervenir à tout moment d'un cycle de mue, à l'exception de la période d'incubation marsupiale. Nous avons également des données qui montrent que l'accouplement est possible après la mise-bas, en mue parturielle.

Comportements vs ♀	Mâle dominant	Mâle dominé	Statistiques
Nb interactions			
moyenne ± ET	21.90 ± 13.62	16.20 ± 10.51	$n = 20, T = 37.50,$
médiane	20.00	12.00	$z = 2.32, p = 0.02$
Nb interactions sexuelles			
moyenne ± ET	3.55 ± 3.02	2.15 ± 2.39	$n = 20, T = 30.00,$
médiane	3.00	1.00	$z = 2.20, p = 0.03$
Ratio interactions sexuelles			
moyenne ± ET	0.19 ± 0.15	0.13 ± 0.13	$n = 20, T = 64.00,$
médiane	15	11	$z = 1.25, p = 0.21$
Nb d'hémi-copulations			
moyenne ± ET	2.33 ± 3.08	1.67 ± 1.94	$n = 9, T = 22.00,$
médiane	2.00	1.00	$z = 0.06, p = 0.95$
Durée copulation (s)			
moyenne ± ET	227.67±286.69	104.56±122.35	$n = 9, T = 15.00,$
médiane	185.00	62.00	$z = 0.89, p = 0.37$

Tableau 16 : Comportements interactifs des mâles avec la femelle en fonction de leur statut hiérarchique. En dernière colonne sont données les statistiques de comparaisons (test de Wilcoxon).

A. 5.4. Synthèse

En terme d'interactions, la position de dominant offre un accès prioritaire à la ressource femelle. Cependant, l'activité sexuelle des mâles dominants (nombre d'interactions sexuelles rapportées au nombre total d'interactions) n'est pas statistiquement supérieure à celle des mâles dominés. Non seulement, le mâle dominant ne peut monopoliser la femelle, mais le mâle dominé, même continuellement brimé, n'est pas sexuellement inhibé. Les différences entre dominant-dominé ne sont jamais significatives en terme de copulation. Le mâle dominé n'est donc pas exclu de la reproduction.

Par ailleurs, considérant les conditions particulières de l'expérimentation (agressivité artificiellement stimulée, hiérarchie à 2 individus), on peut légitimement s'interroger sur le développement de liens hiérarchiques en milieu naturel. Des observations en conditions moins artificielles (boîte d'élevage de plus grande dimension, nombre de mâles plus important) montrent effectivement que certains individus fuient systématiquement en réponse aux coups d'antennes de quelques gros mâles, mais il est difficile d'imaginer une relation de dominance stricte. Les notes laissées par Mead (1970) au sujet de *Porcellionides sexfasciatus* sont particulièrement informatives à ce sujet : « Les manifestations d'agressivité sont fortes lorsque trois ou quatre mâles seulement sont mis en présence ; elles s'atténuent beaucoup quand le nombre d'individus augmente ». En fait, l'importance de cette compétition d'interférence et ses conséquences en terme de succès reproducteur peut éventuellement se concevoir pour des populations à faible densité et où les ressources sont distribuées par patch (exemple des milieux désertiques). En zones tempérées, où des dizaines voire des centaines d'individus vivent en milieu confiné (compost, fumier), il est par contre difficile d'imaginer la réalité effective de la hiérarchie. Les exemples d'évolution comportementale en fonction des pressions environnementales locales sont nombreux dans la littérature (Pusey & Packer, 1997). Ainsi par exemple, des

animaux normalement grégaires comme les blattes vont développer une stratégie de monopolisation des ressources lorsque les densités de population deviennent compatibles avec la défense d'un territoire (Hall, 1994).

B. Stratégie compétitive et dimorphisme antennaire

Nous avons vu en introduction de ce chapitre que l'existence d'une compétition inter-mâle est signalée chez certains Oniscidea. Pour tous les Porcellionidae (*Porcellionides pruinosus*, *Porcellionides sexfasciatus*, *Porcellio sp.*), pour le Ligidae *Ligia exotica* et pour les Trachelipodidae du genre *Hemilepistus*, les antennes sont systématiquement utilisées comme «armes de combats». C'est également le cas pour *Venezillo evergladensis* qui appartient à la famille des Armadillidae, pourtant caractérisée par des organes antennaires peu développés. Jonhson (1985) écrit à ce sujet que quand 2 mâles se rencontrent «*their cephalon came very close to actual contact and active antennal tapping began*».

Parallèlement à ce constat, on trouve signalé dans les écrits de Vandel (1960, 1962) l'existence d'un dimorphisme sexuel antennaire en faveur des mâles. C'est le cas chez les genres *Trichoniscus* et *Hyloniscus* (famille des Trichoniscidae), *Ctenosia* (Oniscidae), et *Porcellio* (Porcellionidae). L'auteur n'avance aucune raison pour expliquer ce dimorphisme, mais le fait que les antennes soient systématiquement impliquées dans les combats, nous a conduit à penser que la longueur de ces organes aurait pu évoluer sous la pression sélective de la compétition inter-mâles. Pour tester cette hypothèse, nous avons entrepris une étude comportementale et une étude morphométrique chez plusieurs espèces en vue d'une analyse comparative. L'étude comportementale s'est attachée à rechercher et quantifier l'intensité de la compétition inter-mâle chez 6 autres espèces, dont bon nombre appartiennent à la famille des Porcellionidae (qui nous l'avons vu utilisent leurs antennes en tant qu'«armes de combat»). L'étude morphométrique s'est quant à elle attachée à quantifier chez les 7 espèces l'importance du dimorphisme antennaire. Les résultats seront intégrés par une analyse comparative qui mettra en corrélation l'amplitude du dimorphisme et l'intensité de la compétition inter-mâle chez les espèces qui utilisent leurs antennes dans les combats.

Une partie de ce travail a été réalisée avec l'aide de Maxime Limousin (stagiaire de maîtrise, promotion 1997-1998). L'ensemble des résultats est également présenté au travers d'une publication en annexe n°3.

B.1. Comportement d'agressivité chez les mâles Oniscidea :recherche et quantification

Les espèces étudiées appartiennent aux 3 familles suivantes : Porcellionidae, Oniscidae, Armadillidae. La famille des Porcellionidae a fait l'objet d'une attention particulière en raison, nous l'avons

vu, de l'existence d'une agressivité inter-mâle reconnue chez plusieurs espèces (dont *Porcellionides pruinosus*). Trois nouvelles espèces de Porcellionidae ont ainsi été étudiées : *Porcellionides cingendus*, *Porcellio scaber* et *Porcellio dilatatus*. La famille des Oniscidae est représentée par l'espèce *Oniscus asellus*. Pour les Armadillididae, l'étude a porté sur *Armadillidium vulgare* et *Armadillidium nasatum*.

L'étude a été effectuée en période de reproduction (mai-juin), sur des mâles sexuellement matures (cohorte d'un an d'âge). Pour toutes les espèces, les tests ont été conduits de manière synchrone. Les 2 mâles sont introduits simultanément dans la boîte de Pétri. Le comportement individuel de chacun des mâles est enregistré sur une période de 20 minutes. Pour chaque espèce, un minimum de 18 rencontres mâle-mâle ont été effectuées. Un descriptif synthétique des rencontres, espèce par espèce, est donné ci-après.

- ***Porcellionides pruinosus*** : Voir descriptif détaillé en début de chapitre. Pour rappel : coups d'antennes, combats antennaires, morsures. La fin d'une phase de combat se solde très souvent par une poursuite de l'individu qui semble l'avoir emporté.
- ***Porcellionides cingendus*** : Comportement agressif en tout point identique à celui décrit pour *P. pruinosus*. Il n'en diffère que par une intensité encore plus élevée. La quasi-totalité des interactions évoluent en combats antennaires.
- ***Porcellio scaber*** : Il est assez fréquent qu'un mâle, après contact antennaire, donne des coups d'antennes sur une quelconque partie du corps de l'autre. Des combats antennaires sont observés, mais évoluent rarement en poursuites. Pas de morsures.
- ***Porcellio dilatatus*** : Même comportement que pour l'espèce précédente, mais en moins accentué. Peu de combats antennaires, pas de morsures, pas de poursuites.
- ***Oniscus asellus*** : Quelques interactions ont donné lieu à des coups d'antennes. Pas de combats antennaires, pas de morsures, pas de poursuites.
- ***Armadillidium vulgare*** : Quelques interactions ont donné lieu à des poussées frontales dans lesquelles un individu entre frontalement en contact avec le corps de l'autre et utilise sa masse pour « forcer le chemin ». Il est bien évident que lorsque les 2 mâles font de même, l'ensemble peut prendre une allure de confrontation. Ce comportement reste sporadique. Pas de coups d'antennes, pas de morsures, pas de poursuites.
- ***Armadillidium nasatum*** : Quelques interactions ont donné lieu à un comportement de monte d'un des mâles sur l'autre mâle. Dans ce cas, le mâle monté réagit par de brèves saccades droite-gauche qui abrègent le comportement de monte. Pas de coups d'antennes, pas de morsures, pas de poursuites.

Pour chaque espèce, des rencontres types ont été visionnées séparément par 3 personnes. Cette précaution a été prise en vue de limiter la subjectivité liée à l'interprétation des comportements observés, et en particulier à la catégorisation agressive ou non agressive des différents items comportementaux. Nous avons finalement choisis de retenir l'ensemble des comportements agonistiques suivants : coups d'antennes, morsures, poussées frontales, montes, poursuites. C'est ensuite par la fréquence et l'intensité de ces items comportementaux que sera jugée l'agressivité d'une espèce. Il convenait également, en vue d'une comparaison interspécifique, de tenir compte de l'activité générale propre à chaque espèce. En effet, si la plupart des Porcellionidae sont très actifs (*runners* dans la classification de Schmalfuss, 1984), les Armadillididae sont eux beaucoup moins mobiles (*rollers*) (pour détails de la classification, voir la partie Matériel & Méthodes). L'activité générale sera ici quantifiée par le produit (durée*occurrence) de l'ensemble des comportements interactifs (contacts antennaires simples + items comportements précédemment cités). L'indice d'agressivité pour un mâle donné et pour une espèce donnée sera finalement calculé comme suit :

$$IAg = \frac{\text{Comportement agressif (durée*occurrence)}}{\text{Comportement interactif (durée*occurrence)}}$$

Les résultats concernant la quantification de l'agressivité inter-mâle sont présentés ci-après dans le Tableau 17.

	Comportement agressif		Comportement interactif		IAg
	durée	occurrence	durée	occurrence	
<i>P. cingendus</i> * (n = 20)	29.5	6.0	33.0	7.0	0.660
<i>P. pruinosus</i> * (n = 30)	57.0	11.0	75.5	17.5	0.402
<i>P. scaber</i> * (n = 18)	37.0	8.0	89.0	15.0	0.212
<i>A. vulgare</i> (n = 20)	41.0	5.0	93.5	17.0	0.087
<i>A. nasatum</i> (n = 26)	24.0	4.0	107.5	21.5	0.068
<i>P. dilatatus</i> * (n = 20)	26.5	3.5	84.0	16.0	0.060
<i>O. asellus</i> * (n = 20)	3.5	1.0	51.0	6.0	0.007

Tableau 17 : Durée et nombre d'occurrence par rencontre (valeurs médianes) des comportements agressifs et interactifs. Les espèces sont classées par valeur décroissante de leur indice d'agressivité (colonne de droite). * indique les espèces utilisant leurs antennes dans les manifestations agressives.

L'indice d'agressivité varie dans une large gamme, de 0.660 pour l'espèce la plus agressive à 0.007 pour l'espèce la moins agressive. De l'ensemble de ces données, il ressort que seules 3 espèces sont indiscutablement agressives : *Porcellionides cingendus* (IAg = 0.660) *Porcellionides pruinosus* (IAg = 0.402), *Porcellio scaber* (IAg = 0.212). Ces 3 espèces utilisent toutes leurs antennes comme « armes de combats ». Les espèces *Porcellio dilatatus* et *Oniscus asellus* utilisent également leurs antennes pour donner des coups, mais se montrent peu voir pas agressives (IAg respectifs : 0.060 et 0.007). Bien que les autres espèces considérées aient pu manifester certains comportements à connotation agressive (poussées frontales

chez *Armadillidium vulgare*, montes chez *Armadillidium nasatum*), nous ne pouvons pas non plus les considérer comme agressives (IAg respectifs : 0.087 et 0.068). En outre, il faut se rappeler que ces comportements ont été obtenus dans des conditions optimales pour le développement d'une agressivité (masses identiques, espace confiné, condition d'isolement préalable), et que de fait, leurs faibles occurrences dans l'enceinte d'observation, rend improbable leur réalité effective en populations naturelles.

Il est remarquable de noter que les 3 espèces résolument agressives appartiennent à la famille des Porcellionidae. En y ajoutant *Porcellionides sexfasciatus*, étudié par Mead (1973), et les *Porcellio* nord africains cités par Linsenmair (1984), il semble que l'agressivité inter-mâle puisse être considérée comme une particularité phénotypique largement développée au sein de cette famille.

B.2. Étude morphométrique : mesure du dimorphisme sexuel antennaire

Chez les Oniscidea, l'antenne est constituée de 5 articles et d'un flagelle terminal dont la taille, la forme et le nombre de segments varient considérablement suivant les espèces. Pour chaque sexe et pour chacune des espèces nous avons prélevé l'antenne dans sa globalité en pratiquant une excision au niveau de l'article basal (coxa). L'antenne est alors montée sur lame et fixée sur de la graisse siliconée. Les mesures sont systématiquement effectuées sur la face ventrale de l'antenne gauche. Un microscope muni d'un oculaire gradué autorise une précision de mesure de $\pm 30 \mu\text{m}$. Le détail des mesures et points de repères sont illustrés Figure 31. Dans la pratique, le coxa se trouve trop souvent endommagé lors de l'ablation pour être retenu dans l'analyse morphométrique. Les mesures ont porté sur la longueur du basis (BA), la longueur des 3 articles de l'endopodite (ART1, ART2, ART3), et la longueur des segments du flagelle* (F1, F2 et pour *Oniscus asellus* F3). Une mesure de la longueur totale a également été effectuée du basis à l'extrémité du flagelle (antenne étendue). La longueur de l'antenne (A2) sera donnée pour chaque individu comme la moyenne entre la mesure directe et la somme des différentes parties. Nous avons également pris en compte la largeur du basis (ba) qui pourrait également être sexuellement dimorphique en raison de son rôle de support de l'antenne (Hoese, 1989).

* Le flagelle de l'antenne des Oniscidea est constitué d'un nombre variable de segments suivant les espèces. Ce nombre est important pour les espèces dites primitives (Ligidae, Trichoniscidae), il est de 3 pour les genres *Philoscia*, *Oniscus* et *Eubelum*, et se réduit à 2 chez tous les autres genres étudiés jusqu'ici (*Porcellio*, *Armadillidium*, *Hemilepistus*) (Vandel, 1960 ; Hoese, 1989).

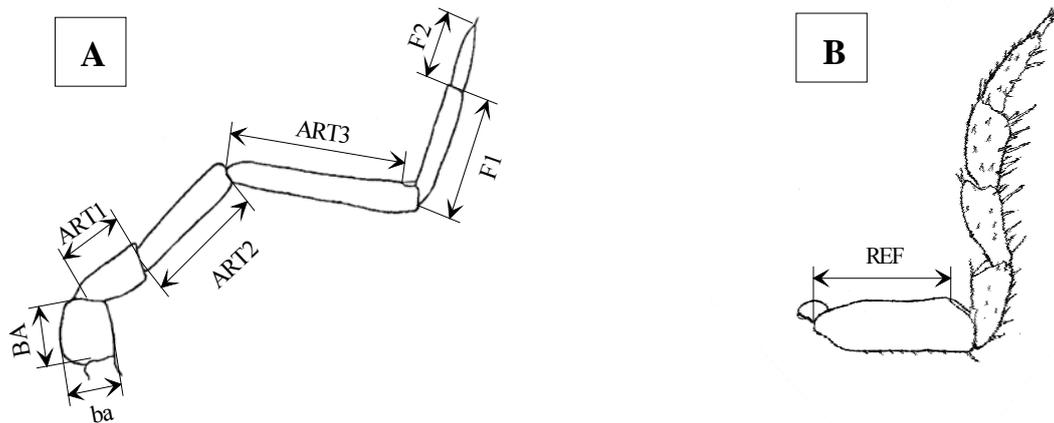


Figure 31 : **A.** Croquis de l'antenne gauche (vue ventrale) et localisation des différentes mesures effectuées. BA : longueur du basis, ba : largeur du basis, ART1, ART2, ART3 : longueur des articles 1, 2, 3, F1, F2 : longueur des segments 1 et 2 du flagelle. **B.** Croquis d'un péréiopode de la 3^e paire (vue latérale) et localisation de la mesure pour la longueur de référence du basis (REF).

Bien que les mesures aient porté sur des animaux tous issus d'une même cohorte (1 an), les longueurs d'antennes seront rapportées à une longueur de référence. Deux raisons à cela : l'existence d'une forte variabilité de croissance inter-individuelle (en raison notamment de densités hétérogènes au sein des boîtes d'élevage) et l'existence d'un dimorphisme corporel en faveur des femelles. Classiquement, la longueur du corps est utilisée comme dimension de référence en raison de la rapidité de sa mesure, et de la facilité d'interprétation du rapport exprimé. Cependant, la possibilité d'extension des membranes inter-segmentaires rend sa mesure par trop imprécise chez les Oniscidea. La longueur du basis d'un péréiopode est une mesure plus fiable, souvent utilisée chez d'autres crustacés (Tessier, 1955, Charniaux-Cotton, 1957). Par ailleurs, Mocquard (1971) chez *Oniscus asellus* précise que cet article n'est pas sexuellement dimorphique. Nous avons donc choisi d'utiliser la longueur du basis du 3^e péréiopode comme dimension de référence (REF). La mesure est effectuée sur la face externe, comme indiqué Figure 31. La validité de cette mesure de référence a été vérifiée en testant l'homogénéité des coefficients de Pearson obtenus pour chacun des sexes par la corrélation entre les variables A2 et REF. Pour toutes les espèces, l'homogénéité des coefficients de corrélation est vérifiée ($p > 0.05$) ce qui permet de confirmer que la longueur de référence (REF) n'est pas sous l'influence sexuelle.

Pour chacune des 7 espèces, les mesures sont effectuées sur 15 mâles et 15 femelles. Les données morphométriques sont consignées dans le Tableau 18.

	A2 ♂	A2 ♀	ba ♂	ba ♀	REF ♂	REF ♀
<i>P. scaber</i>	7526.91 ±469.05	7162.49 ±649.72	794.45 ±61.04	735.93 ±67.94	1669.77 ±106.21	1833.27 ±162.65
<i>P. dilatatus</i>	6666.85 ±443.81	6102.93 ±263.03	794.45 ±54.94	704.01 ±56.75	1837.88 ±103.45	1929.39 ±83.72
<i>A. vulgare</i>	5033.61 ±352.78	4834.99 ±286.97	452.20 ±36.19	456.81 ±23.26	1619.41 ±91.57	1755.25 ±98.89
<i>O. asellus</i>	7289.29 ±430.22	7928.57 ±573.88	579.88 ±37.89	624.21 ±38.76	1694.95 ±74.58	2019.12 ±136.54
<i>A. nasatum</i>	4940.51 ±260.81	5668.46 ±494.95	446.88 ±26.98	471.71 ±38.24	1321.49 ±73.57	1703.11 ±147.96
<i>P. pruinus</i>	6767.93 ±670.39	6617.86 ±436.69	496.53 ±52.88	507.62 ±36.68	1434.27 ±155.82	1470.09 ±86.09
<i>P. cingendus</i>	2681.35 ±179.69	2673.83 ±333.83	221.84 ±14.56	223.72 ±19.12	628.39 ±47.58	640.14 ±64.41

Tableau 18 : Moyennes \pm ET des différentes mesures effectuées chez les mâles ($n = 15$) et femelles ($n = 15$) des 7 espèces étudiées (en μm). A2 : longueur de l'antenne, ba : largeur du basis de l'antenne, REF : longueur de référence (longueur du basis de la 3^e paire de péripodes).

L'existence d'un dimorphisme antennaire est testée par ANCOVA avec le sexe comme facteur de groupe, A2 comme variable dépendante et REF comme covariable (régresseur). Pour satisfaire aux conditions de normalité, les données ont été transformées en leur logarithme népérien. Les résultats sont présentés Tableau 19.

	Moyennes ajustées		Dimorphisme ♂ vs ♀ en % (μm)	Statistiques	Article(s) discriminant(s)
	A2 ♂	A2 ♀			
<i>P. scaber</i>	8.9694 ±0.0063	8.8275 ±0.0063	+15.2 % (1040 μm)	$F_{[1,27]} = 221.97$ $p < 0.001$	BA**
<i>P. dilatatus</i>	8.8277 ±0.0073	8.6907 ±0.0073	+14.7 % (873 μm)	$F_{[1,27]} = 160.04$ $p < 0.001$	ART3*; BA*
<i>A. vulgare</i>	8.5653 ±0.0066	8.4383 ±0.0066	+13.5 % (626 μm)	$F_{[1,27]} = 152.46$ $p < 0.001$	F2**; BA*
<i>O. asellus</i>	8.9899 ±0.0078	8.8781 ±0.0078	+11.8 % (848 μm)	$F_{[1,27]} = 66.10$ $p < 0.001$	F3**
<i>A. nasatum</i>	8.6206 ±0.0089	8.5228 ±0.0089	+10.3 % (517 μm)	$F_{[1,27]} = 37.21$ $p < 0.001$	F2**; BA*
<i>P. pruinus</i>	8.8118 ±0.0076	8.7681 ±0.0076	+4.5 % (287 μm)	$F_{[1,27]} = 14.62$ $p < 0.001$	–
<i>P. cingendus</i>	7.9008 ±0.0095	7.8753 ±0.0095	+2.6 % (68 μm)	$F_{[1,27]} = 0.02$ $p = 0.89$	–

Tableau 19 : Le dimorphisme sexuel antennaire de longueur chez les 7 espèces étudiées. Dans les 2 premières colonnes, la longueur de l'antenne chez les mâles et femelles est rapportée à une même longueur de référence (moyenne ajustée \pm erreur-type, après transformation par logarithmes népériens). Dans la troisième colonne, le dimorphisme antennaire en faveur des mâles est exprimé en % calculé sur la différence des 2 premières colonnes, ainsi qu'en équivalent micrométrique. Les résultats statistiques correspondent à une ANCOVA. En dernière colonne, sont donnés les articles qui contribuent significativement aux différences mâles-femelles (analyse discriminante * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.001$).

A longueur de référence égale, l'antenne des mâles se révèle plus développée que celle des femelles, et la différence est statistiquement significative pour toutes les espèces à l'exception de *P. cingendus*. Le dimorphisme, exprimé en % de longueur en faveur du mâle, ainsi qu'en équivalent micrométrique, varie de 2.6 % (68 μm) pour *Porcellionides cingendus* à 15.2 % (1040 μm) pour *Porcellio scaber*. Une analyse discriminante a été effectuée sur les 5 mesures intermédiaires de l'antenne (BA, ART1, ART2, ART3, F1, F2, F3) pour identifier les articles qui contribuent majoritairement au dimorphisme antennaire. Les résultats ne sont pas consistants sur l'ensemble des espèces (Tableau 19). Cependant, pour les espèces où le dimorphisme antennaire est supérieur à 10 % (*P. scaber*, *P. dilatatus*, *A. vulgare*, *A. nasatum* et *O. asellus*), ce sont les articles proximaux (basis) et/ou distaux (F2 ou F3) qui interviennent principalement dans les différences mâles-femelles.

Les résultats concernant la largeur du basis sont consignés dans le Tableau 20. Un dimorphisme sexuel significatif en faveur des mâles est noté pour les 2 *Porcellio* (*P. scaber* : +17.2 %, $p < 0.001$, *P. dilatatus* : +14.7 %, $p < 0.001$) et dans une moindre mesure pour *Armadillidium vulgare* (+5.8 %, $p < 0.05$).

	Moyennes ajustées		Dimorphisme ♂ vs ♀	
	ba ♂	ba ♀	en % (μm)	Statistiques
<i>P. dilatatus</i>	6.6940 ± 0.0184	6.5351 ± 0.0184	+17.2 % (119 μm)	$F_{[1,27]} = 33.58$ $p < 0.001$
<i>P. scaber</i>	6.7093 ± 0.0182	6.5626 ± 0.0182	+14.7 % (104 μm)	$F_{[1,27]} = 28.25$ $p < 0.001$
<i>A. nasatum</i>	6.1655 ± 0.0266	6.0884 ± 0.0266	+7.9 % (35 μm)	$F_{[1,27]} = 2.56$ $p = 0.121$
<i>A. vulgare</i>	6.1451 ± 0.0147	6.0890 ± 0.0147	+5.8 % (25 μm)	$F_{[1,27]} = 5.98$ $p < 0.05$
<i>O. asellus</i>	6.4077 ± 0.0218	6.3878 ± 0.0218	+2.0 % (12 μm)	$F_{[1,27]} = 0.27$ $p = 0.608$
<i>P. cingendus</i>	5.4053 ± 0.0137	5.4016 ± 0.0137	+0.4 % (1 μm)	$F_{[1,27]} = 0.04$ $p = 0.849$
<i>P. pruinosus</i>	6.2003 ± 0.0181	6.2182 ± 0.0181	-1.8 % (-9 μm)	$F_{[1,27]} = 0.48$ $p = 0.493$

Tableau 20 : Le dimorphisme sexuel antennaire au niveau de la largeur du basis chez les 7 espèces étudiées. Dans les 2 premières colonnes, la longueur de l'antenne chez les mâles et femelles est rapportée à une même longueur de référence (moyenne ajustée \pm erreur-type, après transformation par logarithmes népériens). Dans la troisième colonne, le dimorphisme antennaire en faveur des mâles est exprimé en % calculé sur la différence des 2 premières colonnes, ainsi qu'en équivalent micrométrique. Les résultats statistiques correspondent à une ANCOVA.

B.3. Analyse comparative et intégration des résultats

Le dimorphisme antennaire en faveur des mâles n'est pas systématiquement associé à l'utilisation des antennes dans la compétition intra-mâle. L'illustration est parfaitement donnée avec les 2 espèces du genre *Armadillidium*, dont les mâles n'utilisent pas les antennes au combat et qui sont pourtant sexuellement dimorphique (tant au niveau de la longueur totale d'antenne que de la largeur du basis). Pour les autres espèces nous allons étudier, par analyse comparative, la relation entre l'intensité des combats antennaires et l'amplitude du dimorphisme. Dans ce genre d'analyse, les statistiques classiques de corrélation ne conviennent plus parce que nos points, en l'occurrence les espèces, ne sont pas indépendants (Harvey & Pagel, 1991). En effet, des espèces proches vont avoir tendance à partager des similarités (morphologiques ou autres) qui résultent plus que d'un héritage commun que d'adaptations indépendantes. En raison de cette inertie phylogénétique, il convient dans notre analyse de corrélation de tenir compte de la proximité entre espèces. Nous utiliserons à cet effet le logiciel *CAIC 2.0* (Purvis & Rambaut, 1995) qui recalcule des valeurs contrastées (corrigées) pour chacune des variables à étudier (contrastes linéaires indépendants). La phylogénie utilisée est celle récemment proposée par Michel-Salzat & Bouchon (2000) à partir des séquences 16S de l'ARN ribosomal. En l'absence de données précises et non équivoques sur les unités évolutives de changement, la longueur des branches au sein de l'arbre phylogénétique sera fixée à 1, conformément aux recommandations en vigueur (Purvis *et al.*, 1994). La relation entre l'Indice d'Agressivité et l'amplitude du dimorphisme de longueur et de largeur de l'antenne sera testée par régressions forcées par l'origine. La valeur de pente est alors assimilée à la vraie relation entre les 2 variables en l'absence d'effets phylogénétiques (Pagel, 1993).

Pour ce qui est de la longueur d'antenne, le dimorphisme sexuel est négativement corrélé à l'utilisation des antennes aux combats ($r = -0.90$, $F_{[1,3]} = 12.14$, $p < 0.05$). L'absence de relation positive entre ces 2 variables est un bon argument pour penser que la longueur d'antenne chez les mâles n'a pas été sélectionnée sous la pression des combats antennaires. Les résultats concernant la largeur de l'antenne au niveau du basis vont également dans ce sens ($n = 4$, $r = -0.72$, $p = 0.17$). Les résultats sont présentés graphiquement Figure 32 en ce qui concerne la longueur d'antenne.

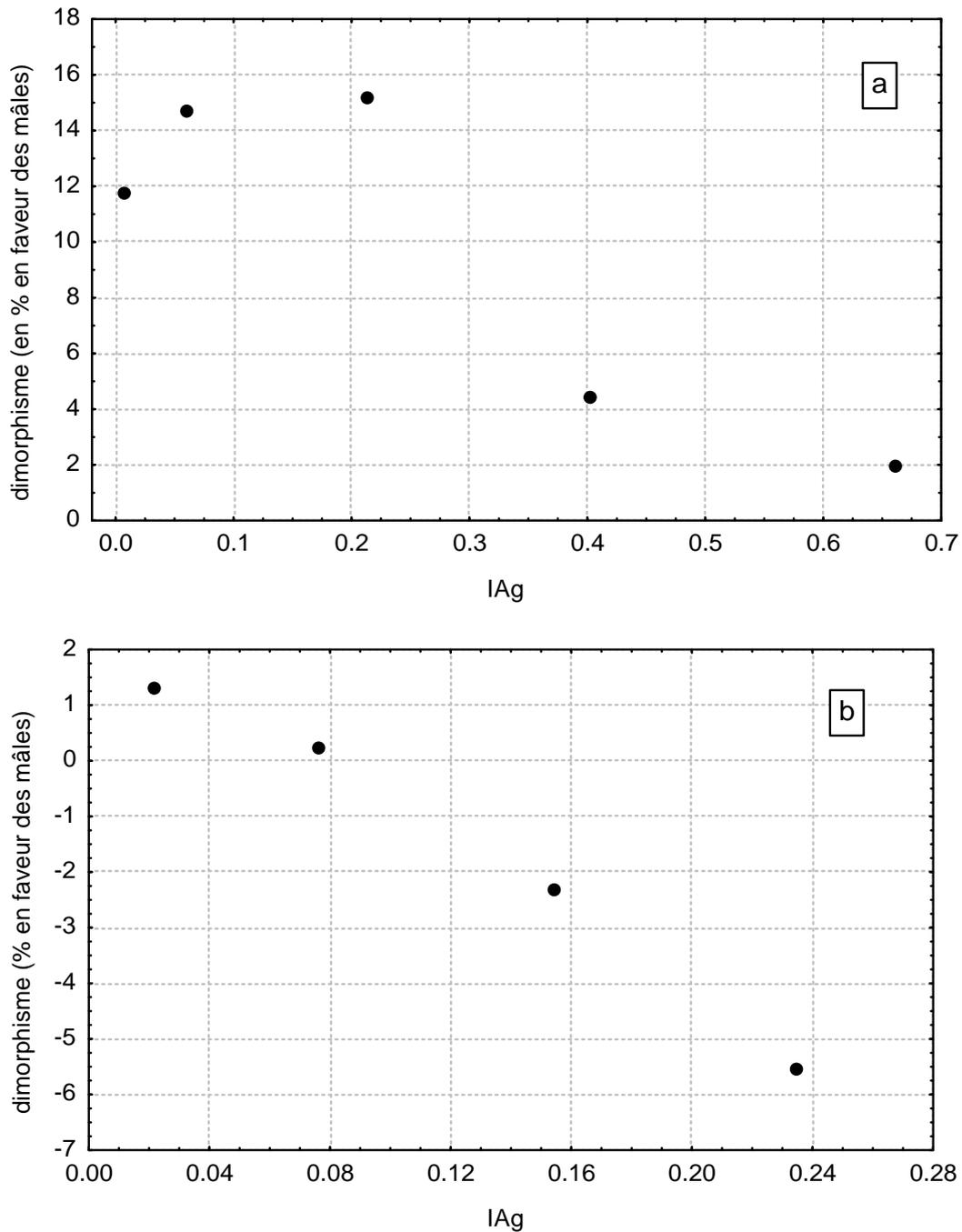


Figure 32 : Dimorphisme sexuel antennaire de longueur en relation avec l'indice d'agressivité des mâles. a. données brutes (les points correspondent aux espèces), b. données corrigées par la phylogénie (les points correspondent aux contrastes linéaires indépendants).

Les 7 espèces étudiées ici présentent toutes un dimorphisme sexuel antennaire en faveur des mâles (bien que non significatif pour *P. cingendus*). En accord avec Vandel (1960, 1962), il semble que les mâles d'Oniscidea présentent des antennes plus développées que les femelles. Nous avons montré ici que le

dimorphisme antennaire ne peut être attribué à une pression de sélection sur l'antenne des mâles par le biais de combats antennaires. Deux autres hypothèses alternatives peuvent être avancées pour expliquer ce dimorphisme : i) une sélection d'ordre mécanique *via* leur utilisation dans la séquence sexuelle, ii) une sélection d'ordre chémo-réceptrice *via* leur utilisation dans la recherche du partenaire sexuel :

- i) La longueur d'antenne chez les mâles peut avoir évolué en réponse à la nécessité de stimuler et maintenir la femelle durant les phases précopulatoire et copulatoire (nous verrons dans le chapitre suivant que la séquence sexuelle peut être assimilée à un conflit inter-sexe). Chez de nombreux arthropodes en effet, l'antenne est utilisée par les mâles durant l'accouplement pour s'agripper à la femelle et stimuler sa réceptivité (Mason, 1980 ; Mc Lain, 1981). Chez certains crustacés aquatiques l'antenne est clairement un organe qui sert à monopoliser la femelle (de nombreux exemples sont donnés dans Legrand & Juchault, 1994). Cependant, l'antenne possède alors des structures annexes telles que des soies, brosses ou crochets qui contribuent à la fonction (Belk, 1984), ce qui n'est absolument pas le cas chez les Oniscidea. Chez eux la monopolisation de la femelle est assurée par les 2 premiers péréiopodes antérieurs ainsi que par la septième paire. Ces appendices sont en effet nettement dimorphiques et présentent chez les mâles de très nombreuses soies pour maintenir la femelle (Vandel, 1960 ; Legrand & Juchault, 1994). Qui plus est, chez certaines espèces d'Oniscidea comme *Porcellionides pruinosus* et *Oniscus asellus*, les mâles n'utilisent pas leurs antennes durant l'accouplement (elles sont repliées en arrière, observations personnelles), et il existe pourtant chez ces espèces un dimorphisme au niveau de l'antenne. Il semble donc raisonnable d'affirmer que ni une fonction de stimulation ni une fonction de monopolisation ne peut rendre compte du dimorphisme sexuel observé chez les Oniscidea.
- ii) La longueur d'antenne chez les mâles peut avoir évolué en réponse à leur importance dans la localisation et la reconnaissance des femelles. Cette hypothèse est pour le moins appuyée par le fait que la différence mâle-femelle dans la longueur d'antenne implique souvent les segments distaux du flagelle (F2 ou F3 suivant les espèces), qui sont ceux qui portent l'organe apical de chémo-réception. En fait, nous avons tout un faisceau d'arguments pour penser que les mâles d'Oniscidea entrent en compétition au niveau de la recherche active des femelles réceptives (*scramble competition*, Alcock, 1980). Cette forme de compétition indirecte pour l'accouplement est probablement très répandue chez les arthropodes, mais rarement démontrée. Elle est supposée expliquer, du moins en partie, pourquoi les mâles présentent des organes sensoriels et locomoteurs plus développés que les femelles (Mason, 1980 ; Thornhill & Alcock, 1983 ; Andersson, 1994). Chez l'amphipode *Gammarus duebeni*, Dahl *et al.* (1970) met en relation le dimorphisme sexuel antennaire en faveur des mâles avec la fonction de chémo-réception des phéromones sexuelles femelles.

B.4. Les arguments en faveur d'une compétition par scramble

Nous avons voulu comparer en laboratoire l'activité locomotrice des mâles et des femelles. Les données présentées ci-dessous portent sur l'espèce *Armadillidium vulgare* ont été acquises lors de TP d'éthologie de la maîtrise Biologie de Populations et des Ecosystèmes (promotion 1998/1999).

Des mâles ($n = 35$) et des femelles ($n = 40$) sont introduit isolément au sein d'une boîte de Pétri. Leur activité locomotrice (activité/inactivité) est enregistrée toutes les 2 minutes sur une période de 120 minutes. La dynamique d'activité des mâles et femelles est illustrée Figure 33.

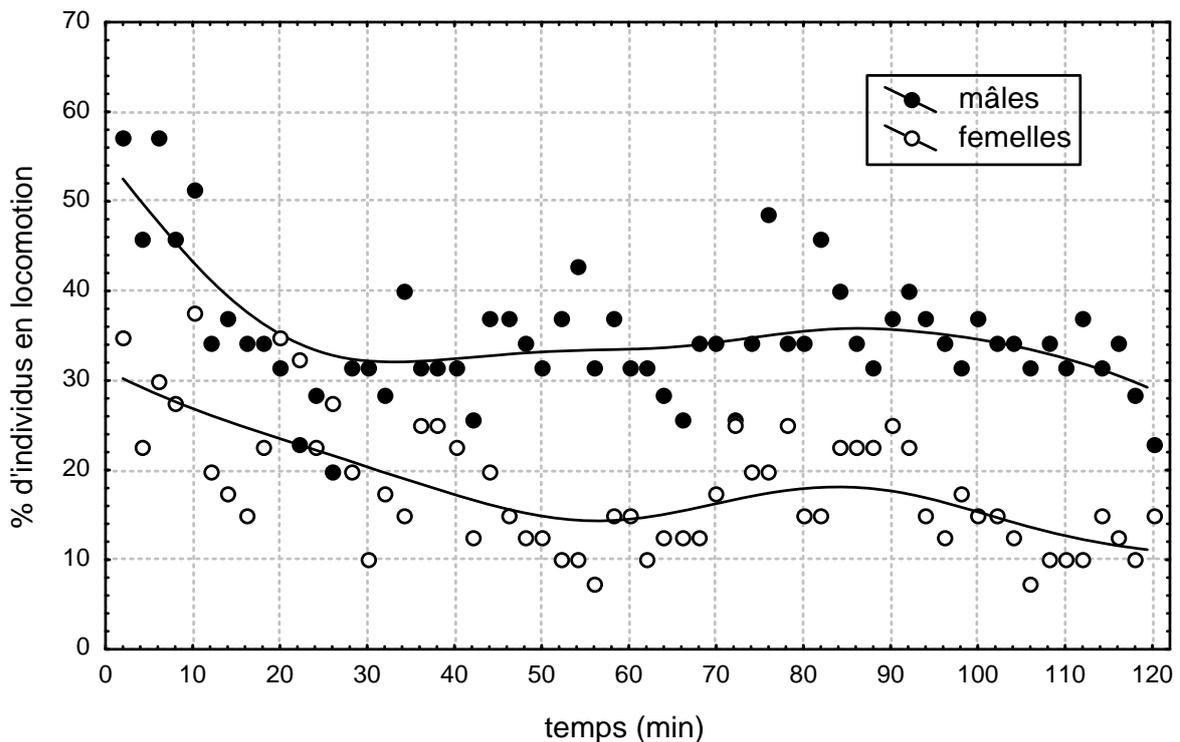


Figure 33 : Dynamique de l'activité locomotrice en fonction du sexe. Les courbes sont ajustées selon la méthode des moindres carrés.

Au cours de la période suivie, les mâles présentent à tout moment une activité locomotrice supérieure à celle des femelles. En cumulant sur les 120 minutes le nombre d'occurrence où les individus sont en phase d'activité, on obtient un indice d'activité moyen de 20.91 ± 15.07 pour les mâles et de 10.85 ± 9.37 pour les femelles. La différence est hautement significative ($U = 407.0$, $z = 3.11$, $p < 0.01$).

Des données de terrain, toujours sur *Armadillidium vulgare*, viennent confirmer ces résultats de laboratoire. Les résultats présentés ci-dessous ont été obtenus en mai 1994 par Yves Caubet (données inédites), sur un site d'échantillonnage à proximité de Poitiers. Sur un mètre carré de surface tous les individus ont été prélevés, puis sexés et conservés quelques temps au laboratoire. Le rapport des sexes était

de 78 mâles pour 85 femelles (sex-ratio = 0.48). Après un délai de 24 heures, une seconde collecte sur le même quadra, révèle un rapport des sexes inversé avec 39 mâles pour 18 femelles (sex-ratio = 0.68). La différence de sex-ratio entre les 2 collectes est statistiquement significative ($\chi^2 = 4.55$, $p < 0.05$), et traduit ainsi une capacité de locomotion et/ou de colonisation plus importante chez les mâles. Ces données ayant été récoltées en période de reproduction, il est possible de les interpréter comme le reflet d'une recherche active des femelles par les mâles. En fait dans la littérature sur les Oniscidea, il existe quelques études qui font état, d'une manière plus ou moins directe, d'une plus grande activité des mâles en période de reproduction. Ainsi, certains auteurs associent un coût à la reproduction des mâles en termes d'énergie investie et de risque de prédation (Erhard, 1992 ; Zimmer & Brauckmann, 1997).

C. Conclusion

L'agressivité entre mâles n'est pas une caractéristique propre à tous les Oniscidea. Certaines espèces ne montrent aucune agressivité même en condition de confinement artificiel (données présentées, Mead 1973, chez *Tylos* et *Helleria*). La majorité des conflits mâle-mâle ont à ce jour été décrit chez les Porcellionidae (données présentées, Mead, 1973 ; Linsenmair, 1984). Pour ces espèces, l'agressivité entre mâles ne semble pas devoir être reliée à une compétition directe pour l'accès aux femelles. Mead (1973) chez *Porcellionides sexfasciatus*, signale que les mâles sont également agressifs même en dehors de la période de reproduction. Les connaissances acquises sur d'autres groupes d'invertébrés ainsi que les modèles théoriques laissent supposer que l'adoption d'une stratégie agressive dépend des coûts et bénéfices associés à ce comportement (Hammerstein, 1981 ; Pusey & Packer, 1997). Les conditions écologiques locales sont supposées orienter la stratégie la plus efficace. Ainsi, nous l'avons dit, lorsque la densité de population est importante il devient impossible pour un mâle donné de défendre une ressource (Hall, 1994). L'exception est cependant donnée par les représentants du genre *Hemilepistus* et de certains *Porcellio* (Schneider, 1971 ; Shachak, 1980 ; Linsenmair, 1984). Chez ces espèces des terriers sont creusés puis défendus par un couple monogame. Les auteurs avancent que cette stratégie a été adoptée en réponse à des conditions écologiques particulièrement défavorables pour des Oniscidea (milieux désertiques).

Chapitre 3

LES CONFLITS INTER-SEXES

- A. Description de la séquence sexuelle**
 - A.1. Les différentes phases de séquence sexuelle
 - A.2. Remarques
- B. Rencontres dyadiques mâle-femelle**
 - B.1. Protocole
 - B.2. Probabilité d'accouplement
 - B.3. Durée des différentes phases de la séquence sexuelle
- C. Rencontres de groupe en condition semi-naturelle**
 - C.1. Protocole
 - C.2. Probabilités d'appariement et d'accouplement
 - C.3. Durée des différentes phases de la séquence sexuelle
 - C.4. Appariements et accouplements par taille
- D. Investissement spermatique**
- E. Discussion & Conclusion**

LES CONFLITS INTER - SEXES

Chez les crustacés, comme chez la plupart des autres modèles biologiques, le comportement sexuel des femelles a été longtemps ignoré, et par là même, la force sélective de ces dernières sur les appariements (voir par exemple Rosenqvist & Berglund, 1992 ; Ahnesjö *et al.*, 1993 ; Eberhard, 1996). Depuis quelques décennies, un nombre croissant d'études tend pourtant à montrer que les femelles peuvent, de part leur comportement, influencer le succès reproducteur des mâles. Elles peuvent ainsi opérer un choix actif entre les différents mâles (Kirkpatrick, 1987), se montrer non réceptives (Parker, 1974) ou résister aux tentatives d'accouplement (Smuts & Smuts, 1993). Chez les crustacés aquatiques, de nombreux travaux indiquent qu'il est assez fréquent que les femelles repoussent vigoureusement les mâles ou essaient de fuir (amphipodes : Thompson & Moule, 1983 ; Ward, 1984 ; Elwood *et al.*, 1987 ; Caine, 1991 ; isopodes : Ridley & Thompson, 1979 ; Shuster, 1981 ; Jormalainen & Merilaita, 1995 ; Sparkes *et al.*, 2000 ; Zimmer, 2001). De nombreux auteurs ont alors vu la résistance des femelles comme un possible mécanisme de choix de la part de ces dernières (Ridley & Thompson, 1979, Elwood *et al.*, 1987 ; Ward, 1998). L'intérêt reproductif des femelles peut en effet ne pas coïncider avec la motivation sexuelle des mâles. Cela débouche sur ce qu'on appelle les conflits intersexes (Parker, 1979), chacun des sexes visant à maximiser son nombre de descendants. Ces conflits inter-sexes peuvent concerner la temporalité, le nombre ou encore la qualité des accouplements.

Chez les Oniscidea, Mead (1973) signale que la motivation sexuelle des mâles semble pouvoir être réfrénée par certains comportements femelles (« secousses énergiques du corps »), si bien que toute initiative sexuelle mâle ne se solde pas systématiquement par un accouplement. Des conflits inter-sexes pour la décision d'accouplement semblent donc exister chez les Oniscidea. Chez *Armadillo officinalis*, l'auteur ajoute que la fréquence de ces comportements de refus varie avec le stade de mue dans lequel se trouve la femelle. La temporalité de la séquence sexuelle apparaît donc agir sur la propension d'une femelle à accepter l'accouplement. Par ailleurs, pour de nombreux crustacés aquatiques, la taille des partenaires sexuels s'est révélée être un paramètre important dans l'issue des conflits inter-sexes (voir Jormalainen, 1998 pour revue). Il existe en particulier une sélection sexuelle sur la taille des mâles, les femelles préférant généralement s'accoupler avec les plus gros individus (*female mate choice*, Crespi, 1989 ; Ward, 1998).

Nous nous proposons d'étudier chez *A. vulgare* l'influence des paramètres de masse et de temporalité sur les probabilités d'accouplement et sur la durée des différentes phases de la séquence sexuelle. Deux types d'expérimentation ont été effectués : des rencontres dyadiques mâle-femelle, et des rencontres de groupes entre plusieurs mâles et plusieurs femelles en condition semi-naturelle. En préalable, nous donnons une description synthétique du déroulement de la séquence sexuelle chez *A. vulgare*.

A. Description de la séquence sexuelle

Le comportement sexuel d'*Armadillidium vulgare* a été décrit par Arcangelli (1928) et par Patané (1959). Toutefois, c'est Mead (1973) qui, synthétisant les données antérieures et ses propres observations, en donne la description la plus fine. Nous présentons ici une synthèse descriptive des nombreuses observations d'interaction mâle-femelle effectuées au cours de ce travail. Pour l'essentiel, notre description est en accord avec celle donnée par Mead. Nous soulignerons nos points de divergence par une numérotation indexée qui sera discutée en fin de description.

Ce qui va être décrit correspond à une interaction sexuelle entre un mâle et une femelle de taille homogène, et dans laquelle la femelle se montre sexuellement réceptive. Les situations d'hétérogamie de taille, et de refus femelle seront abordées dans le paragraphe suivant.

A.1. *Les différentes phases de séquence sexuelle*

La phase d'initiation : toute séquence sexuelle commence par un contact physique de l'extrémité des antennes du mâle sur une quelconque partie du corps de la femelle. Il n'a jamais été observé de parades sexuelles, définies au sens de comportements stimulateurs opérés à distance par l'un ou l'autre des partenaires. Le début de la séquence sexuelle est à l'initiative du mâle. Il s'agit d'une monte¹ sur la face tergale de la femelle.

La phase pré-copulatoire (ou appariement) : le mâle agrippe la partie antérieure de la femelle et adopte une position parallèle au plan de symétrie de cette dernière, tête sur tête (voir Figure 34, photo A). La réaction de la femelle à la monte du mâle est une volvation plus ou moins complète². La conséquence est un enroulement des 2 partenaires qui peut faire basculer le couple en position latérale (Figure 34, photo B). Dès la monte, le mâle exerce avec ses péréiopodes des frottements sur la surface tergale de la femelle, ses antennes se recourbent et entrent en contact avec la partie antérieure de la femelle. Le mâle prend peu à peu une posture oblique par rapport au plan de symétrie de la femelle (voir Figure 34, photo C). Il positionne son pléon à hauteur de l'un des orifices génitaux de la femelle et détermine ainsi la latéralité de la première hémicopulation. Le mâle est alors porté sur la partie antérieure et moyenne du corps de la femelle. Ses péréiopodes antérieurs agrippent le bord antérieur du céphalon de la femelle tandis que les autres péréiopodes s'accrochent à la face tergale de la femelle³. Suite à ce qui peut être interprété comme des stimulations mâles, la femelle s'entrouvre légèrement et le mâle glisse son pléon dans l'ouverture. C'est la posture copulatoire (voir Figure 34, photo D). Le mâle érige alors ses organes copulateurs. L'extrémité fine et articulée de l'endopodite du deuxième pléopode (stylet copulateur) pénètre l'orifice génital femelle. Il s'agit de l'endopodite droit si le mâle est positionné face à l'ouverture génitale gauche ou inversement.

La phase copulatoire (ou accouplement) : le début de la phase copulatoire est matérialisé par des mouvements de va-et-vient du pléon mâle qui révèlent extérieurement la pénétration⁴. Pendant la copulation,

la femelle reste immobile, et seuls le pléon et les antennes du mâle sont en mouvement. La fin de la première hémicopulation est marquée par l'arrêt des mouvements de va-et-vient et par la perte de contact entre le pléon mâle et les bords latéraux des tergites femelles. Le mâle, tout en restant agrippé à la partie antérieure femelle revient en position parallèle au plan de symétrie de cette dernière, puis adopte une nouvelle posture copulatoire du côté de l'orifice génital opposé⁵. La deuxième hémicopulation est en tout point identique à la première ; elle prend fin avec l'arrêt des mouvements de va-et-vient du pléon mâle. Classiquement, le mâle relâche alors son emprise et les partenaires se séparent.

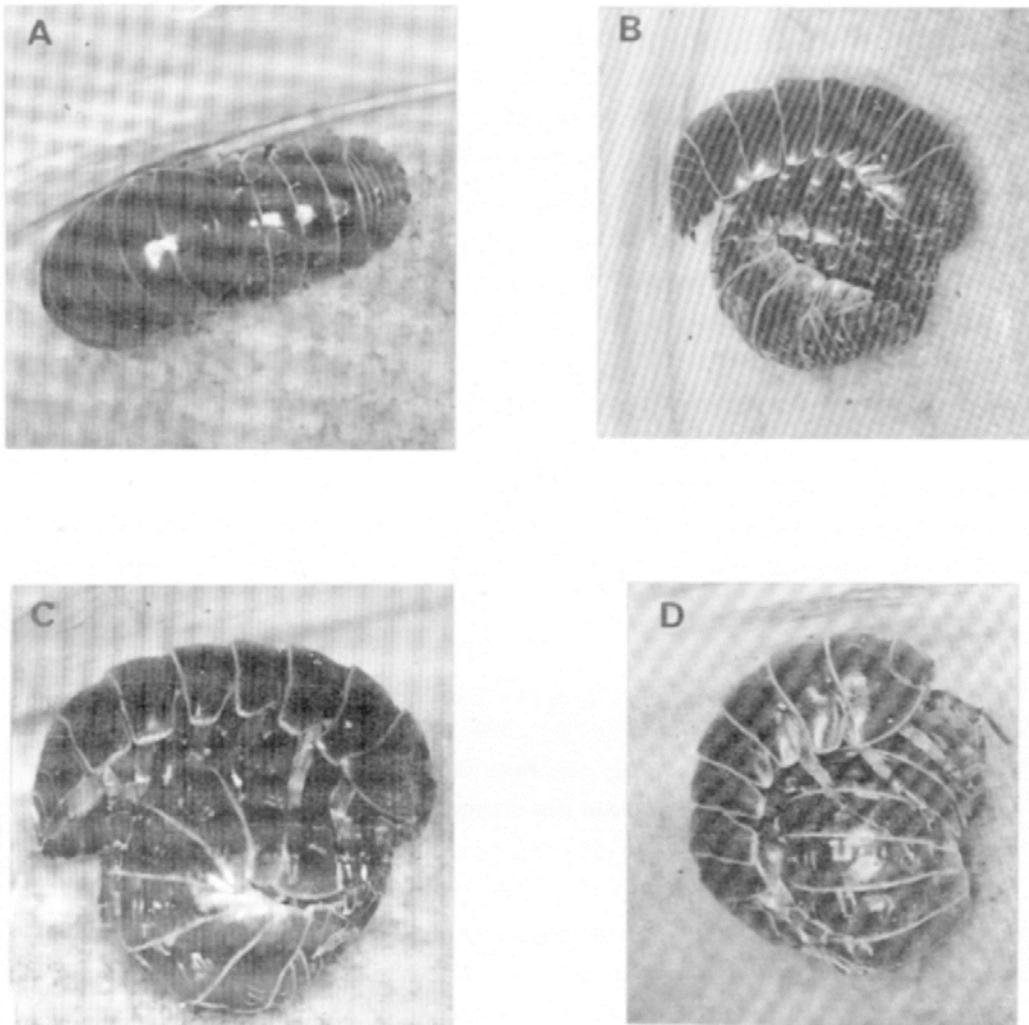


Figure 34 : Comportement sexuel d'*Armadillidium vulgare*. A : montée du mâle sur le dos de la femelle. B : déroulement partiel de la femelle au cours de la phase de superposition des partenaires, tête sur tête. C : prise par le mâle d'une posture oblique sur le dos de la femelle enroulée. D : posture des partenaires au cours de la copulation unilatérale gauche. (photos et légendes, Mead, 1973)

¹ Mead signale que la première réaction du mâle après contact antennaire avec la femelle est un « bref sursaut ». Nous n'avons jamais observé un tel comportement chez cette espèce. Par contre, une réaction de recul et d'immobilisation est fréquente chez d'autres espèces et notamment chez *Porcellionides pruinosus*.

² La réaction d'enroulement de la femelle ne présente cependant pas un caractère obligatoire pour la poursuite de la séquence d'accouplement, et ce contrairement aux remarques de Mead. Des accouplements ont été observés sans que la femelle ne se soit préalablement enroulée (cas fréquent dans les séquences sexuelles entre gros mâles et petites femelles).

³ Mead ne signale pas le dimorphisme sexuel concernant les multiples soies et brosses sur les péréiopodes des mâles et qui permet au mâle de manipuler la femelle.

⁴ Mead ne signale pas ces mouvements de va-et-vient du pléon mâle qui d'après nos observations sont systématiques et fournissent un critère fiable pour matérialiser la durée de la phase copulatoire.

⁵ La phase de transition entre les 2 héli-copulations présente une grande variabilité d'une observation à l'autre, tant du point de vue du comportement de la femelle que de celui du mâle. Mead signale que pendant cette phase, la femelle « s'ouvre brusquement et se referme aussitôt » ; il ne nous semble pas que ce comportement femelle soit systématique.

A.2. *Remarques*

Les comportements mâles et femelles du début de la phase précopulatoire à la fin de la première héli-copulation sont relativement similaires d'une observation à l'autre. Par contre, le schéma classique de 2 héli-copulations supporte de nombreuses déviations. Il arrive relativement fréquemment qu'un mâle reprenne une posture copulatoire sur le côté qu'il vient d'inséminer ou que les partenaires se séparent après une unique héli-copulation. De même, il est assez fréquent qu'un mâle poursuive la séquence sexuelle par des héli-copulations surnuméraires sur un quelconque côté de la femelle (signalé également par Mead).

Suite à la monte du mâle, la séquence sexuelle peut être immédiatement abrégée par différents comportements à l'initiative de la femelle. La femelle peut en effet ne pas s'immobiliser et accélérer sa locomotion, auquel cas le mâle finit par l'abandonner. Plus typiquement, la femelle adopte un comportement de refus* qui consiste à relever le céphalon et à opérer de brusques saccades droite-gauche qui ont pour effet de stopper rapidement la poursuite des comportements mâles.

Dans les situations où la femelle est bien plus grosse que le mâle (exemple d'une femelle de trois ans avec un mâle d'un an), ce dernier ne peut simultanément agripper la partie antérieure de la femelle et positionner son pléon à hauteur des orifices génitaux : l'accouplement est physiquement impossible.

* Ce comportement, qui correspond « aux secousses énergiques » de Mead (1976), peut occasionnellement se manifester chez un mâle lorsqu'un individu passe au-dessus.

B. Rencontres dyadiques mâle-femelle

B.1. Protocole

Des rencontres mâle-femelle ont été effectuées isolément au sein de boîte de Pétri (aux conditions précisées dans la partie Matériel & Méthodes). Les expériences ont été menées en période de reproduction, sur des individus sexuellement matures (cohorte d'1 an d'âge) et vierges (issus des élevages, population d'Héraklion). Mâles et femelles sont systématiquement pesés avant rencontre. Les mâles sont en période C, et parfaitement intègres au niveau des organes copulateurs. Les femelles sont en période C ou D. Elles ont été préalablement élevées par 2 depuis leur dernière exuviation antérieure. Il sera ainsi possible d'estimer en jours la temporalité de la rencontre dans le cycle de mue de la femelle. La durée des rencontres est limitée à 1 heure, mais les animaux engagés dans une séquence sexuelle sont suivis jusqu'à séparation (perte de contact au-delà d'une longueur d'antenne). Lorsqu'une première rencontre ne donne pas lieu à un appariement, la femelle est identifiée par une marque colorée puis replacée dans sa boîte d'élevage. Elle sera testée à nouveau quelques jours plus tard avec le même mâle jusqu'à l'obtention d'un appariement.

B.2. Probabilité d'accouplement

Un total de 32 couples a été suivi. Un appariement a été observé pour 29 d'entre eux. Vingt-et-un ont donné lieu à un accouplement dont le bon déroulement (transfert de sperme) a été vérifié *a posteriori* par la présence d'embryons dans le marsupium. L'appariement entre 1 mâle et 1 femelle n'aboutit donc pas systématiquement à un accouplement (21 accouplements sur 29 appariements, soit 72 %). Nous avons cherché à connaître l'influence des paramètres de masse et la temporalité sur les probabilités d'accouplement. Les valeurs de masse pour les animaux qui se sont accouplés et ceux qui se simplement appariés sont données dans le Tableau 21. La temporalité de la séquence sexuelle pourra être estimée soit par l'état d'avancement du cycle de mue de la femelle (période C ou D), soit par la proximité (en nombre de jours) à la mue parturielle (voir encadré).

	Appariement simple	Appariement + Accouplement	Statistiques
<i>n</i>	8	21	
Masse ♀ (mg)	161.75±26.23	158.81±32.58	$t = 0.23, ddl = 27, p = 0.82$
Masse ♂ (mg)	119.38±27.20	136.81±28.03	$t = -1.51, ddl = 27, p = 0.14$
Proximité MP (j)	21.38±6.74	17.95±9.55	$t = 0.36, ddl = 27, p = 0.36$
Période C (<i>n</i>)	5	15	% D (3/8 vs 6/21) :
Période D (<i>n</i>)	3	6	$\chi^2_c = 0.00, p = 0.99$

Tableau 21 : Masses des partenaires sexuels et temporalité de la rencontre (par rapport au cycle de mue de la femelle) dans les appariements et dans les accouplements. Proximité MP : nombre de jours avant la mue parturielle de la femelle. Période C, D : effectif de femelle en période C et en période D. En dernière colonne sont données les statistiques de comparaisons.

Pris individuellement aucun de ces paramètres ne semble avoir d'effet, puisqu'il n'y a pas de différence significative entre les animaux accouplés et simplement appariés (voir Tableau 21). Cependant, l'interaction entre ces différents paramètres doit être envisagée. Un modèle logistique complet a alors été construit comme suit : occurrence d'accouplement = fonction Logit (masse mâle, masse femelle, proximité MP). Une procédure de simplification *AIC* retient tous les termes et leurs interactions. La suppression d'un des termes du modèle entraîne la non significativité de tous les autres. Il semble donc que la décision d'accouplement résulte d'une interaction complexe entre les paramètres de masse et de temporalité.

B.3. *Durée des différentes phases de la séquence sexuelle*

Mead (1973) signale, chez *Armadillidium vulgare*, que les « manœuvres précopulatoires » menant à l'accouplement ne sont pas parfaitement stéréotypées et présentent une grande variabilité de durée. Pour les 21 appariements qui ont mené à un accouplement effectif, nos valeurs de durées précopulatoires montrent effectivement une grande dispersion (moyenne \pm ET : 620.48 \pm 535.91 s). Nous avons testé l'effet des paramètres de masse et de temporalité sur la durée de cette phase pré-copulatoire. La procédure *AIC* sur un modèle complet ($\text{Ln } \delta$ précopulation = fonction identité (masse mâle, masse femelle, proximité MP) ne retient que le facteur temporalité ($L = -21.78$, $\chi^2 = 17.74$, $p < 0.001$). Il existe une corrélation positive entre ces 2 variables ($r = +0.76$, $F_{[1,19]} = 25.22$, $p < 0.001$). La représentation graphique est donnée Figure 35.

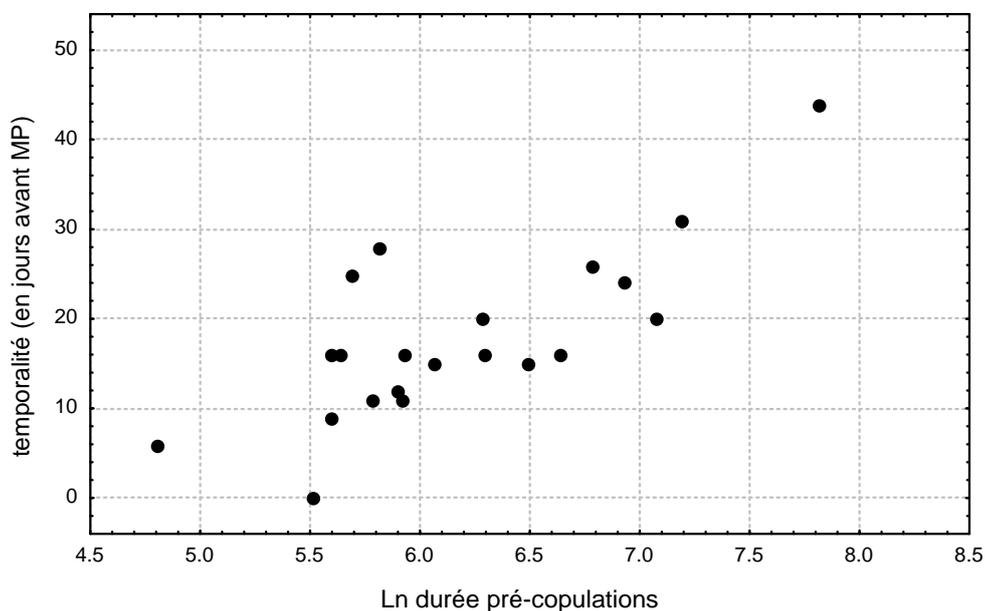


Figure 35 : Relation entre la durée de la phase pré-copulatoire et le délai avant la date supposée de la mue parturienne (MP).

Ainsi, plus le délai avant la mue parturienne est grand, plus la phase pré-copulatoire est longue. A ce stade, 2 explications sont envisageables. Soit le mâle est capable de détecter la proximité de la mue parturienne, et il s'investit plus intensément auprès d'une femelle proche de la ponte (réduit la probabilité

d'une éventuelle mortalité de la femelle, réduit les possibilités de compétition spermatique). Soit la femelle accepte d'autant plus facilement l'accouplement qu'elle est proche de la ponte (réduit la probabilité de « ponte à blanc »). Pour trancher entre ces 2 hypothèses, on peut s'intéresser à la probabilité de monte qui répond à la seule initiative mâle. Sur les 32 rencontres mâle-femelle, 29 ont donné lieu à des montes (91 %), mais la probabilité d'occurrence de ces montes est indépendante de la proximité de la mue de la femelle. En effet, une simplification *AIC* sur modèle logistique complet (occurrence de monte = fonction Logit, (masse mâle, masse femelle, temporalité), ne retient pas le facteur temporalité (seule la masse du mâle est retenue et elle ne présente pas d'effet significatif : $L = -20.80$, $\chi^2 = 0.28$, $p = 0.60$). Ainsi, il y a de bons arguments pour penser que ce sont les femelles qui se montrent moins résistantes à l'accouplement à l'approche de la mue parturienne. Ce comportement apparaît tout à fait adaptatif puisqu'il réduit le coût associé à une « ponte à blanc ». A l'inverse, l'on peut se demander pourquoi une femelle prend le risque de refuser l'accouplement dès que l'occasion s'en présente. Cela lance une hypothèse de choix quant à la qualité des mâles qui sollicitent l'accouplement. Nous décrivons plus loin une expérimentation visant à tester l'hypothèse d'un choix femelle en travaillant sur une large gamme de taille entre partenaires sexuels potentiels.

L'accouplement classique consiste en 2 hémi-copulations successives visant à inséminer les 2 orifices génitaux femelles. Cependant, il s'est avéré que les séquences sexuelles sont très variables d'une observation à l'autre. Pour 2 des 21 accouplements suivis (9.5 %), la séquence sexuelle s'est arrêtée après une unique hémi-copulation. Pour 7 des 21 observations (33.3 %) des copulations surnuméraires (+1 à +4) ont été observées. L'existence de copulations surnuméraires avait déjà été mentionnée par Mead (1973), avec une fréquence encore plus importante (6 cas sur 12). Cet auteur ajoute que ce phénomène n'est pas retrouvé chez les autres espèces dont le comportement sexuel a pu être étudié (*Metoponorthus sexfasciatus*, *Porcellio laevis*, *Porcellio dilatatus*) à l'exception d'*Armadillo officinalis*, autre espèce volvationnelle (Mead, 1973). Les déviations à la normalité sont donc très fréquentes chez cette espèce et nous ne pouvons les considérer comme anormales. Nous raisonnerons donc sur la durée totale des copulations (3326.38 ± 1284 s, $n = 21$). Sur un modèle complet (δ copulation totale = fonction identité (masse mâle, masse femelle, temporalité)), la procédure *AIC* retient la masse mâle, la temporalité et l'interaction entre les 2 (masse mâle : $L = -9.20$, $\chi^2 = 1.62$, $p = 0.20$, temporalité : $L = -10.26$, $\chi^2 = 3.73$, $p = 0.054$, masse mâle*temporalité : $L = -9.99$, $\chi^2 = 3.20$, $p = 0.07$). Les facteurs masse et temporalité ont des effets contraires sur les durées de copulation (r partiel masse mâle = +0.33, $p = 0.16$; r partiel temporalité = -0.29, $p = 0.21$). Ainsi plus le mâle est gros, plus la copulation est longue, et à l'inverse plus l'accouplement intervient tôt moins la copulation est longue.

De ces expérimentations en situation de non-choix (1 mâle - 1 femelle), il ressort pour l'essentiel que l'appariement entre partenaires sexuels d'une même cohorte de taille est souvent synonyme d'accouplement ($21/29 = 76$ %). Sous ces conditions, la temporalité de la séquence sexuelle apparaît comme un paramètre important. En particulier, plus la femelle est proche de la mue parturienne, plus la copulation est longue.

C. Rencontres de groupe en condition semi-naturelle

Dans l'expérience précédente, il a été fait abstraction de 2 caractéristiques biologiques importantes des Oniscidea : le mode de vie grégaire et la co-existence au sein des populations de différentes cohortes d'âge. De part le mode de vie grégaire, des individus conspécifiques peuvent interférer avec les séquences sexuelles en cours. En particulier, il peut exister une compétition mâle-mâle (déplacement ou *take over* d'un mâle par un autre). Cette composante du comportement reproducteur en milieu naturel pourra être prise en compte en suivant les interactions sexuelles au sein d'un groupe de mâles et femelles. La co-existence de différentes cohortes d'âge dans les populations (animaux nés de l'année, ceux d'1 an, ceux de 2 ans, mais aussi, bien que moins abondants, ceux de 3 ans voire 4 ans, voir Paris & Pitelka, 1962 et Dangerfield & Hassal, 1992), fait que co-existe également différentes cohortes de taille. On se retrouve alors dans des situations où les plus vieux individus peuvent être 10 fois plus gros que les tout juste matures (Brody *et al.*, 1983). A cette variabilité de taille inter-cohorte s'ajoute une variabilité intra-cohorte (*cohort splitting* selon Sunderland *et al.*, 1976), attribuable à des taux de croissance individuels différents (Hubbel, 1971). Il existe donc un continuum de taille d'individus potentiellement reproducteurs, et entre lesquelles des choix peuvent s'opérer. Dans l'expérience qui va suivre, nous avons cherché à recréer des conditions plus naturelles en suivant les interactions sexuelles au sein d'un groupe de mâles et femelles appartenant à différentes cohortes. Cette expérience a été menée en collaboration avec Jérôme Moreau et a donné lieu à une publication (voir annexe n°4).

C.1. Protocole

Nous avons utilisé 3 cohortes d'âge issues de nos élevages. Au moment de l'expérience, les plus vieux individus terminaient leur 3^e année et les plus jeunes leur première. Mâles et femelles sont vierges et tous sexuellement matures (issus des élevages, population de Nice). De manière à stimuler leur activité sexuelle, et à augmenter les occurrences d'accouplement, tous les mâles ont préalablement été isolés pendant au moins 15 jours. Par augmenter encore les occurrences d'accouplement, nous n'avons utilisé que des animaux en période de réceptivité sexuelle (*time in*, voir Kvarnemo & Ahnesjö, 1996), à savoir : femelles en période D d'intermue préparturriel, mâles en période C et anatomiquement intègres au niveau des stylets copulateurs. Pour les besoins de l'expérimentation (mesures biométriques en cours d'expérimentation), le nombre d'animaux testés est limité à 10 mâles et 10 femelles par réplicat. La sex-ratio opérationnelle se confond donc avec l'unité, situation la plus couramment rencontrée en début de saison de reproduction dans les populations naturelles. En effet, bien que la sex-ratio primaire soit souvent biaisée vers les femelles (Juchault *et al.*, 1993), la restriction dans le temps de la période réceptivité des femelles (vitellogenèse, incubation) ainsi que le fort potentiel reproducteur des mâles, font qu'à tout moment le nombre de mâles et de femelles disponibles pour l'accouplement est à peu près identique (Moreau & Rigaud, 2000).

Les observations ont lieu dans une boîte rectangulaire en plastique transparent (17 x 14 x 5 cm, surface = 238 cm²) dont le fond est recouvert d'une couche de terre humidifiée. L'ensemble est surmonté d'une plaque de verre transparent pour limiter les perturbations d'air liées aux activités de l'expérimentateur. Les paramètres physiques sont maintenus aux conditions suivantes : 80-90 % d'humidité relative, intensité lumineuse réduite à 50 lux, température à 20°C. Les mâles sont placés au centre de la boîte d'observation et laissés ainsi quelques temps jusqu'à ce qu'ils se répartissent aléatoirement. L'introduction des 10 femelles au centre de la boîte constitue le temps t_0 de l'observation. Les conditions expérimentales imposées (surface réduite, densité élevée, activité artificiellement provoquée) font que les interactions mâle-femelle sont relativement importantes, et de fait, c'est un choix objectif pour la décision d'accouplement qui peut s'opérer.

Les interactions mâle-femelle sont suivies pendant 1 heure, mais les animaux engagés dans une séquence sexuelle sont suivis jusqu'à séparation (perte de contact entre les partenaires sexuels au-delà d'une longueur d'antenne). Lorsque la séparation intervient après une posture d'appariement (*pairing posture*), mâle et femelle sont momentanément prélevés, pesés et mesurés, puis rapidement replacés au centre de la boîte d'observation. Lorsque la séparation a lieu après une posture copulatoire (*mating posture*), mâle et femelle sont définitivement retirés de la boîte d'observation. Après avoir été pesée et mesurée, la femelle est disséquée pour vérifier la présence effective de sperme dans ses oviductes. Dans le même temps, 5 diamètres ovocytaires sont mesurés aléatoirement le long des ovaires à l'aide d'un microscope à oculaire gradué ($\pm 1 \mu\text{m}$). Ce diamètre ovocytaire moyen sera utilisé pour estimer la proximité de la mue parturienne chez la femelle considérée. Le retrait du mâle et de la femelle venant de s'accoupler, ne constitue pas un biais sévère au plan d'expérimentation car une séquence sexuelle complète est trop longue pour autoriser un ré-accouplement pendant le temps d'observation imparti.

C.2. Probabilités d'appariement et d'accouplement

Un total de 23 réplicats de cette expérience ont été effectués sur une période s'étalant de décembre à mars. Pour 4 d'entre eux, seules 9 mâles et 9 femelles ont été mis en expérience, à cause de la difficulté à trouver des femelles en réceptivité sexuelle dans nos élevages. L'effectif résultant sur l'ensemble de ces réplicats est donc de 226 mâles et 226 femelles. Nous avons vérifié qu'il n'y a pas de différences significatives entre les réplicats en ce qui concerne la masse des animaux (masse femelle : $F_{[22,203]} = 0.37$, $p = 0.99$; masse mâle : $F_{[22,203]} = 1.00$, $p = 0.47$). La variance sur la différence de masse entre mâles et femelles est également statistiquement homogène entre tous les réplicats (test de Levene : $p > 0.05$). Ces conditions d'homogénéisation vérifiées, nous pouvons considérer l'ensemble des réplicats comme un seul et même jeu de données.

Au cours de ces observations, aucun mâle en appariement ou en posture d'accouplement n'a fait l'objet d'un déplacement ou d'une tentative de déplacement par un mâle solitaire. Il n'existe donc pas chez cette espèce de compétition physique (*take over*) pour l'accès aux femelles (voir chapitre 2, conflits intra-

sexe). Un total de 73 femelles et de 69 mâles se sont engagés en appariements, dont certains plusieurs fois. Au final, un total de 89 appariements ont été suivis (Tableau 22). Seuls 20 de ces appariements ont conduit à une posture d'accouplement (22.5 %). Parmi ces 20 postures d'accouplement, 16 ont effectivement été associées à un transfert de sperme (80 %). Pour ces 4 pseudo-copulations (voir chapitre 4, Plasticité de la reproduction), seule la phase d'appariement sera comptabilisée par la suite.

Parmi les femelles qui se sont appariées, celles qui se sont accouplées sont significativement plus petites (76.56 ± 27.11 mg vs 109.70 ± 41.88 mg : $t = 3.02, p < 0.01$). Par contre, en ce qui concerne les mâles, il n'y a pas de différence entre la masse des accouplés et la masse des appariés (91.94 ± 38.45 mg vs 92.32 ± 30.44 mg : $t = 0.04, p = 0.97$). La proportion de femelles en plaques blanches avancées ($D_{[2-4]}$) est statistiquement identique dans les appariements et les accouplements ($62/73$ vs $13/16, \chi^2_c = 0.00, p = 0.99$).

	Appariement simple	Appariement + Accouplement	Statistiques
<i>n</i>	73	16	
Masse ♀ (mg)	109.70 ± 41.88	76.56 ± 27.11	$t = 3.02, p < 0.01$
Masse ♂ (mg)	92.32 ± 30.44	91.94 ± 38.45	$t = 0.04, p = 0.97$
Période $D_{[1]}$ (<i>n</i>)	11	3	% $D_{[2-4]}$ ($62/73$ vs $13/16$) :
Période $D_{[2-4]}$ (<i>n</i>)	62	13	$\chi^2_c = 0.00, p = 0.99$

Tableau 22 : Masses des partenaires sexuels et temporalité de la rencontre (par rapport au cycle de mue de la femelle) dans les appariements et dans les accouplements. Période $D_{[1]}$, $D_{[2-4]}$: effectif de femelle en période $D_{[1]}$ et en période $D_{[2-4]}$. En dernière colonne sont données les statistiques de comparaisons.

La probabilité d'accouplement est relativement faible ($16/89 = 18\%$). Sur un modèle logistique complet (occurrence d'accouplement = fonction Logit (masse mâle, masse femelle, temporalité), avec la variable temporalité codifiée par 0 pour les femelles en période $D_{[1]}$, et par 1 pour les femelles en période $D_{[2-4]}$), la procédure de simplification *AIC* ne retient que le terme masse femelle ($L = -41.92, \chi^2 = 10.56, p < 0.001$). Comme visualisé sur la Figure 36, la probabilité d'accouplement diminue avec la masse des femelles.

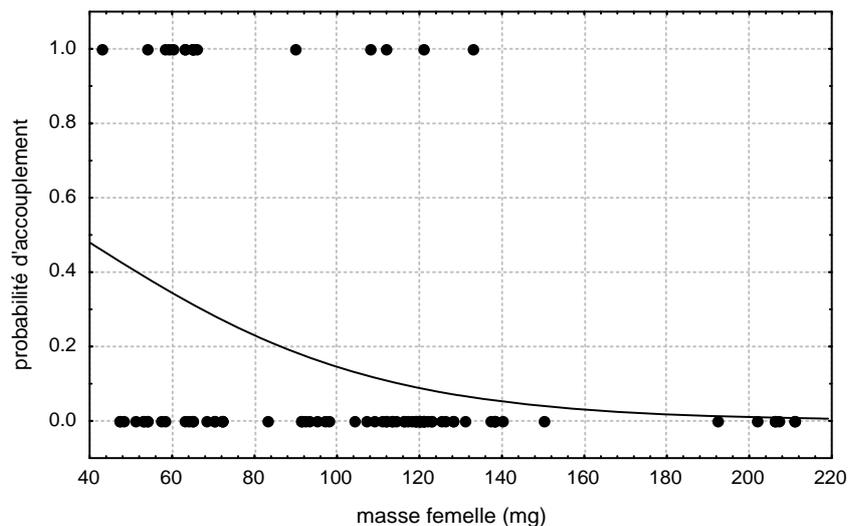


Figure 36 : Probabilité d'accouplement en fonction de la masse des femelles en appariement.

Les grosses femelles pourraient donc avoir des difficultés à rencontrer des mâles suffisamment gros pour les maintenir en pré-copula, et leur faire adopter la posture d'accouplement. Ceci est particulièrement évident dans notre jeu de données ; en effet les 56 plus grosses femelles (de 132 mg à 251 mg) ne se sont pas accouplées, alors que parmi les 56 plus petites (de 42 à 65 mg), 7 d'entre elles se sont accouplées (ce qui représente 44 % du total des accouplements observés).

C.3. *Durée des différentes phases de la séquence sexuelle*

Tout comme dans l'analyse de l'expérience précédente, nous avons recherché l'effet des paramètres de masse et de temporalité sur les variations observées dans la durée des différentes phases de la séquence sexuelle. Pour des raisons liées aux objectifs de cette expérience (dissection immédiate de la femelle pour estimation du nombre de spermatozoïdes inséminés), la place de l'accouplement n'a pu être déterminée par rapport à la fin de l'intermue pré-parturriel. Nous avons estimé la temporalité de la séquence sexuelle par rapport au diamètre ovocytaire de la femelle (valeurs comprises entre 344 à 471 μm ; moyenne : $418.10 \pm 36.57 \mu\text{m}$; $n = 15$, une femelle présentant des ovocytes matures mais complètement lysés).

Sur un modèle complet ($\ln \delta$ pré-copulation = fonction identité (masse mâle, masse femelle, diamètre ovocytaire), la procédure de simplification *AIC* retient les termes masse femelle, masse mâle et l'interaction entre les 2 (voir Tableau 23). Chacun des termes sélectionnés contribue significativement à l'explication des variations de durées observées. La relation entre les variables de masse et la durée des pré-copulations est illustrée sur un graphique en 3D Figure 37. Il ressort pour l'essentiel que plus la femelle est grosse par rapport au mâle, plus la phase pré-copulatoire est longue*.

	termes	L R	χ^2	p
δ phase pré copulatoire	Masse ♀	-15.58	11.63	< 0.001
	Masse ♂	-11.79	4.06	< 0.05
	Masse ♀ *Masse ♂	-12.53	5.54	< 0.05
δ copulations totales	Masse ♀	$L = -6.97$	8.75	< 0.05

Tableau 23 : Termes des modèles sélectionnés par la procédure de simplification *AIC* et leur contribution aux variations observées sur la durée des phases pré-copulatoire et copulatoire.

* Nous avons pu observer, lors d'expériences non décrites dans ce travail, des appariments de très longue durée (quelques heures à quelques jours, $n = 4$) entre individus âgés de 3 ans et plus (masse femelle > 180 mg). Ces observations ponctuelles ne sont pas sans rappeler les phénomènes de *mate-guarding* décrits chez les genres *Tylos* et *Helleria* (Mead, 1973).

Pour ce qui est de la durée totale des copulations, un modèle complet a été construit à l'identique ($\ln \delta$ copulations totales = fonction identité (masse mâle, masse femelle, diamètre ovocytaire)). La procédure de simplification *AIC* ne retient que le terme masse femelle (Tableau 23). C'est donc avant tout la masse de la femelle qui régule la durée des copulations. En régression simple, la relation entre les 2 variables est positive et statistiquement significative ($r = +0.67$, $F_{[1,14]} = 11.24$, $p < 0.01$; $\ln \delta$ copulation = $7.2382 + 0.0095 \cdot \text{masse femelle}$) (Figure 38).

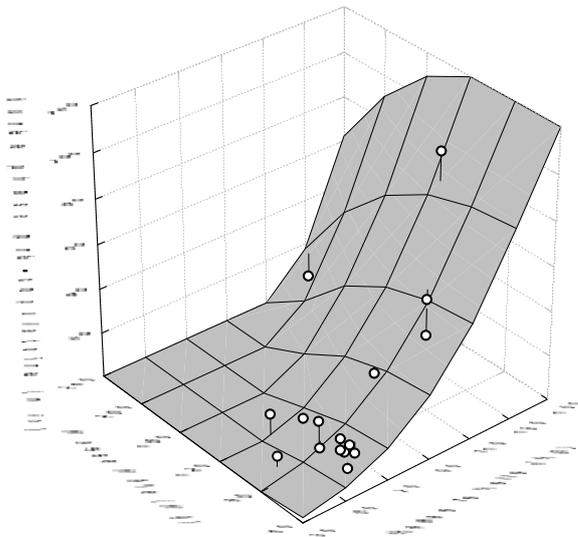


Figure 37 : Durée de la phase pré-copulatoire en fonction de la masse des mâles et des femelles.

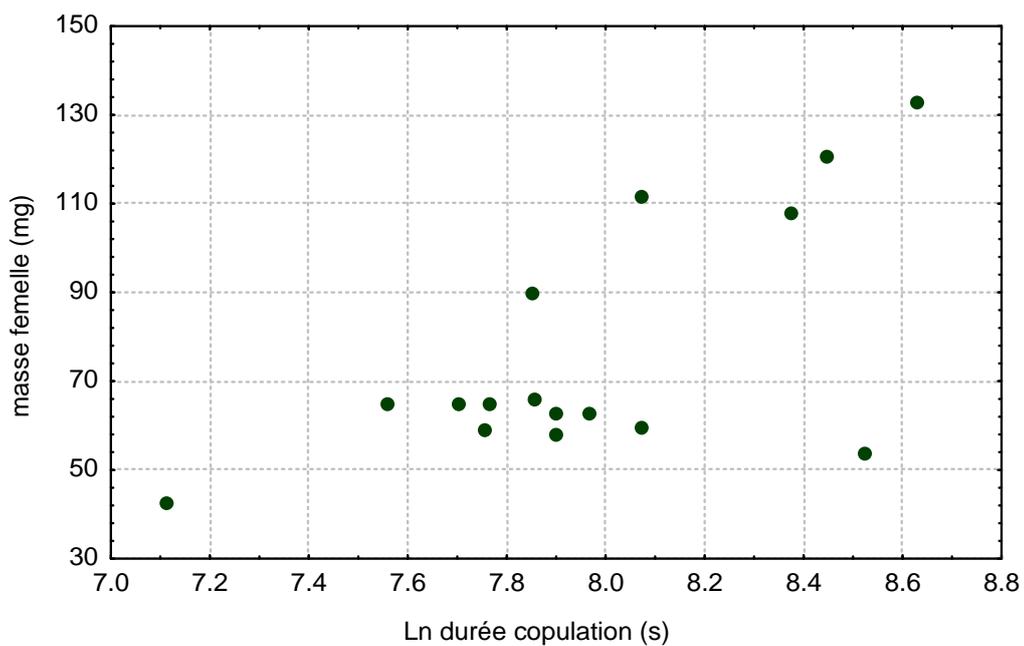


Figure 38 : Durée des copulations en fonction de la masse de la femelle.

A noter que dans cette expérience le facteur temporalité n'est jamais retenu comme paramètre explicatif des durées de pré-copulation et de copulation. La proximité de la mue parturienne ne semble donc avoir que peu ou pas d'effet sur la durée des différentes phases de la séquence sexuelle quand le panel de taille entre les partenaires sexuels est important. Le facteur masse femelle présente à l'inverse un effet majeur sur toutes les phases de la séquence sexuelle. En particulier, plus la femelle est grosse plus l'investissement en temps dans la copulation est important.

C.4. Appariements et accouplements par taille

Nous avons cherché à savoir si les croisements se font au hasard ou si au contraire mâles et femelles s'apparient par gamme de taille (*assortative mating by size*). La définition en est donnée par Lewontin (1968) : « *a correlation between the body sizes of mating males and females in a population in the absence of inbreeding* ».

L'analyse des 89 appariements montre que mâles et femelles ne s'apparient pas aléatoirement. Il existe une corrélation positive et significative entre la masse des mâles et la masse des femelles ($r = +0.25$, $F_{[1, 87]} = 5.98$, $p < 0.05$) (Figure 39). Puisque la décision d'appariement est à l'initiative des mâles, ce résultat laisse supposer un choix préférentiel de ces derniers pour des femelles de taille similaire dès avant l'appariement proprement dit. Cependant, ce coefficient positif peut ne simplement révéler qu'une inadéquation de notre protocole de suivi. En effet, nous avons considéré le début d'un appariement à partir de la monte d'un mâle sur une femelle, et nous n'avons donc pas pris en compte les tentatives de monte des mâles. Il se peut donc tout simplement que les appariements entre mâles et femelles de taille fortement hétérogène soient moins probables pour des raisons d'incompatibilité physique.

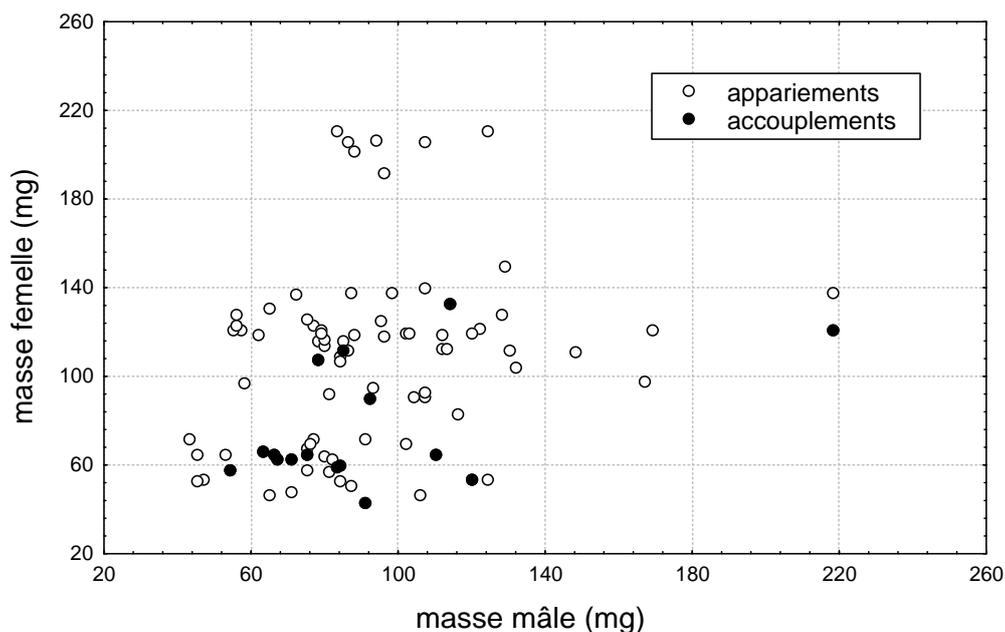


Figure 39 : Relation entre masse des femelles et masse des mâles dans les appariements et les accouplements.

C'est en tout cas ce que semble révéler l'analyse de taille sur les animaux en phase d'accouplement. Il existe en effet une corrélation fortement positive (bien que non significative) entre la masse des mâles et des femelles à ce stade de la séquence sexuelle ($r = +0.50$, $F_{[1,14]} = 4.59$, $p = 0.0503$). Si l'on s'intéresse à la longueur des mâles et des femelles, la corrélation est cette fois significativement positive ($r = +0.52$, $F_{[1,14]} = 5.08$, $p < 0.05$). L'accouplement chez *Armadillidium vulgare* se produit donc entre partenaires de taille relativement homogène.

Nous pouvons, en se référant à une littérature abondante sur le sujet, rechercher les mécanismes susceptibles de générer des appariements et des accouplements par taille. Des cas d'appariements par taille ont été décrits chez quasiment tous les groupes taxonomiques (Ridley, 1983 ; Crespi, 1989), mais c'est sans conteste chez les crustacés amphipodes et isopodes que l'on trouve les exemples les plus nombreux et les mieux documentés (Nilsson, 1977 ; Veuille, 1980 ; Shuster, 1981 ; Adams & Greenwood, 1987 ; Jormalainen & Merilaita, 1993 ; Jormalainen, 1998, et références incluses). Avec le modèle gammaré sont nées de nombreuses hypothèses sur les causes possibles de l'appariement par taille. Nous allons les passer en revue, et isoler celles qui peuvent être transposables au modèle cloporte.

L'« *habitat segregation hypothesis* » de Birkhead & Clarkson (1980) stipule que les individus se ségréguent par taille au sein de l'habitat et que par conséquent les appariements ne peuvent se faire qu'entre individus de même taille. Sous cette hypothèse, l'assortiment par taille ainsi observé ne résulte pas d'un appariement non aléatoire entre mâles et femelles, mais d'un artefact dans la méthode d'échantillonnage qui prend en compte tous les couples collectés dans différents micro-habitats. Cette hypothèse, bien que séduisante, n'a pas reçu de vérification concluante sur le terrain, et a été fortement attaquée par la suite (Ridley, 1983 ; Elwood *et al.*, 1987 ; Elwood & Dick, 1990). En outre, on a pu montrer en laboratoire, chez *Gammarus pulex*, que des appariements par taille continuaient à être observés dans un environnement parfaitement homogène (Thompson & Moule, 1983). Cette hypothèse reste néanmoins valable dans des cas particuliers, et c'est le mécanisme mis en avant chez le crabe *Uca puligator* chez lequel les grosses femelles ne peuvent entrer et s'accoupler dans les terriers creusés par les petits mâles (Christy, 1983). Chez *Armadillidium vulgare*, l'accouplement semble pouvoir avoir lieu n'importe où, et en tout cas, aucune ségrégation spatiale et/ou temporelle en fonction de la taille n'a été décelée au sein des boîtes d'observations.

La « *loading hypothesis* » de Adams & Greenwood (1983) met en avant les difficultés liées à l'appariement non homologue, en terme de locomotion, d'alimentation, de prédation, etc. Sous cette hypothèse, les couples du genre grosse femelle / petit mâle ne sont pas viables et cette restriction serait suffisante pour générer une corrélation globale de taille. Elle ne tient que pour les espèces qui s'apparient suffisamment longtemps pour que le gardiennage (*mate-guarding*) représente un coût. Or chez *Armadillidium vulgare* la séquence sexuelle est relativement courte (de l'ordre d'une heure), et elle s'opère dans l'immobilité ; on ne peut donc pas faire intervenir de contrainte liée au déplacement.

La « *sexual selection hypothesis* » de Ridley (1983) fait intervenir le double postulat d'une préférence des mâles pour les grosses femelles et d'un avantage compétitif des gros mâles sur les petits. On peut en effet s'attendre à ce que les gros mâles soient plus aptes à déplacer de petits mâles en appariement et/ou à résister à des tentatives de déplacement quand ils sont appariés avec de grosses femelles (*take-over*). Cette hypothèse ne peut pas être retenue pour le modèle *Armadillidium vulgare*, car aucune agressivité intra-sexe (mâle-mâle ou femelle-femelle) n'a été observée chez cette espèce (voir aussi chapitre 2, conflits intra-sexe). *A fortiori*, aucun remplacement d'individu par un autre, en particulier d'un petit mâle par un gros mâle, n'a été observé au sein des couples déjà constitués. Lorsqu'un appariement ne va pas jusqu'à son terme (copulation), c'est uniquement le résultat d'un conflit à l'intérieur du couple.

En fait, parmi les mécanismes les plus couramment avancés pour générer de l'appariement par taille (Crespi, 1989), seuls 2 d'entre eux peuvent être appliqués au modèle *Armadillidium vulgare*. Il s'agit d'une contrainte physique (« *physical constraint* ») inhérente à la taille relative des partenaires sexuels, et d'un comportement de résistance chez la femelle (« *female resistance* »).

Chez de nombreuses espèces en effet, mâles et femelles peuvent rencontrer des difficultés à s'apparier, à rester appariés et à s'accoupler quand leur taille relative diffère substantiellement (Price & Willson, 1976 ; Clark, 1977 ; Juliano, 1985). L'efficacité de la cour des mâles peut ainsi se trouver fortement réduite quand la différence relative de taille des partenaires sexuels est importante. C'est ce que Pinto & Mayor (1986) ont mis en évidence chez une espèce de coléoptère Meloidae, *Tetraopes tetraophthalmus*, dont la séquence sexuelle comporte une cour rapprochée à base de montes. Ces auteurs affirment que “*the lack of coincidence of anatomical parts prevents normal courtship delivery*”, ajoutant plus loin que de l'appariement par taille est observé chez d'autres Meloidae à court rapprochée alors qu'il semble absent chez les espèces dont la cour ne nécessite pas de contact corporels (Pinto & Mayor, 1986). Il ne fait aucun doute que de telles contraintes physiques peuvent générer un appariement de taille non aléatoire chez *Armadillidium vulgare*, connaissant la large gamme de taille entre partenaires sexuels potentiels. Dans notre jeu de données la gamme de taille des mâles varie entre 34 et 221 mg, et celles des femelles entre 42 et 251 mg. Cela veut dire que le plus petit des mâles peut rencontrer une femelle 7 fois plus grosse que lui, avec laquelle aucune posture copulatoire n'est possible (dans notre jeu de données, la différence maximale de taille dans un accouplement est de +30 mg en faveur de la femelle). Nous considérons donc que l'*assortative mating* observé chez *A. vulgare* est en partie déterminé par une contrainte mécanique. Chez l'isopode asellote *Jaera italica*, le dimorphisme de taille est encore plus prononcé vers le sexe femelle, et les mâles contournent cette incompatibilité physique en adoptant des postures d'accouplements différentes suivant leur propre taille et celle de leur partenaire (accouplement dorsal vs ventral) (Veuille, 1982). De telles dispositions n'ont jamais été décrites chez *A. vulgare*.

La résistance des femelles aux tentatives des mâles peut être une cause additionnelle d'assortiment par taille. Les gros mâles sont en effet supposés avoir plus de vigueur et de force pour maîtriser la résistance

des grosses femelles. Un tel mécanisme a déjà été proposé pour opérer chez un coléoptère brentidae (Mc Cauley & Wade, 1978) et chez l'amphipode *Gammarus pulex* (Ward, 1984), bien que la relation de cause à effet entre résistance femelle et assortiment par taille n'est jamais été clairement démontrée. Dans le cas d'*A. vulgare*, la phase pré-copulatoire peut très bien être vue comme une phase de résistance femelle durant laquelle le mâle stimule et force la femelle à prendre la posture copulatoire. Néanmoins, la seule manière de tester le bien fondé de cette hypothèse, et de conclure sur la réalité effective de la résistance femelle, serait de traiter certaines femelles avec un bloquant musculaire. S'il y a bien résistance femelle, la phase précopulatoire devrait être significativement raccourcie. C'est en utilisant cette procédure expérimentale que Jormalainen & Merilaita (1995) ont habilement démontré, chez l'isopode marin *Idotea baltica*, que la femelle résiste aux tentatives du mâle et gouverne la durée des appariements.

Les analyses comparatives, intégrant les *patterns* de reproduction connus chez les espèces s'appariant par taille, indiquent que l'*assortative mating* est généralement associé à la présence de combats inter-mâles et aux longues durées d'appariements (Crespi, 1989). C'est typiquement le cas chez de nombreux crustacés aquatiques comme *Asellus aquaticus* (Ridley & Thompson, 1979 ; Verspoor, 1982 ; Adams *et al.*, 1985), *Gammarus pulex* (Birkhead & Clarkson, 1980 ; Greenwood & Adams, 1984), *Thermosphaeroma thermophilum* (Shuster, 1981), *Uca rapax* (Greenspan, 1980) et *Uca puligator* (Christy, 1983). Le crustacé terrestre *Armadillidium vulgare* fait donc figure d'exception à cette règle générale. Il semble que chez cette espèce l'accouplement par taille résulte de la conjonction de 3 phénomènes : i) un large panel de taille d'individus reproducteurs, ii) un dimorphisme sexuel en faveur des femelles, iii) un comportement de résistance femelle.

D. Investissement spermatique

Avant d'ébaucher une synthèse sur l'investissement reproductif des mâles et femelles, nous devons nous assurer que le temps passé en copulation est positivement corrélé à la quantité de sperme inséminée. Pour cela, nous avons disséqué certaines femelles et prélevé l'ampoule séminale au niveau de chacun des 2 oviductes. L'objectif est d'effectuer un comptage de spermatozoïdes après coloration au DAPI. Le protocole décrit ci-après dérive de celui mis au point par Bressac & Rousset (1993).

Le contenu de chaque ampoule séminale est dilué dans une cupule en verre contenant 15 ml de liquide physiologique (solution Ringer : 23 g de NaCl, 0,14 g de KCl, 0,20 g de CaCl₂, 0,20 g de CO₃HNa et 1 l d'H₂O). Après légère homogénéisation, 10 µl sont prélevés de la cupule et placés sur 1 lame de verre d'observation microscopique. L'opération est répétée 3 fois pour 1 prélèvement effectué en surface et 3 fois pour 1 prélèvement effectué en fond de cupule (souci d'homogénéisation). Les 6 lames sont ensuite placées sur une plaque chauffante, et les spermatozoïdes sont fixés à l'éthanol 100° pendant 1 à 2 minutes, puis séchés à l'air libre pendant 10 minutes. On dépose sur chaque prélèvement sec une goutte de colorant DAPI (4', 6-

Diamidino-2-Phénylindole dihydrochloride hydrate, Sigma, solution à 44 $\mu\text{g/ml}$), et on laisse agir à l'obscurité pendant 15 minutes. On rince ensuite à l'eau distillée et on laisse sécher à l'air libre. Le dénombrement des spermatozoïdes est effectué sous microscope ZEISS AXIOPLAN à épi-fluorescence. A partir de ce dénombrement sur 60 μl de prélèvement, on peut estimer le nombre de spermatozoïdes par ampoule séminale et de là le nombre de spermatozoïdes reçus par la femelle lors de l'accouplement.

Les résultats sont on ne peut plus significatifs. Sur un sous-échantillon de 9 femelles accouplées (expérience 10 mâles-10 femelles), il est révélé une relation étroite entre le nombre de spermatozoïdes inséminés et le temps de copulation ($r = +0.82$, $F_{[1,7]} = 14.70$, $p < 0.01$). L'illustration est donnée Figure 40.

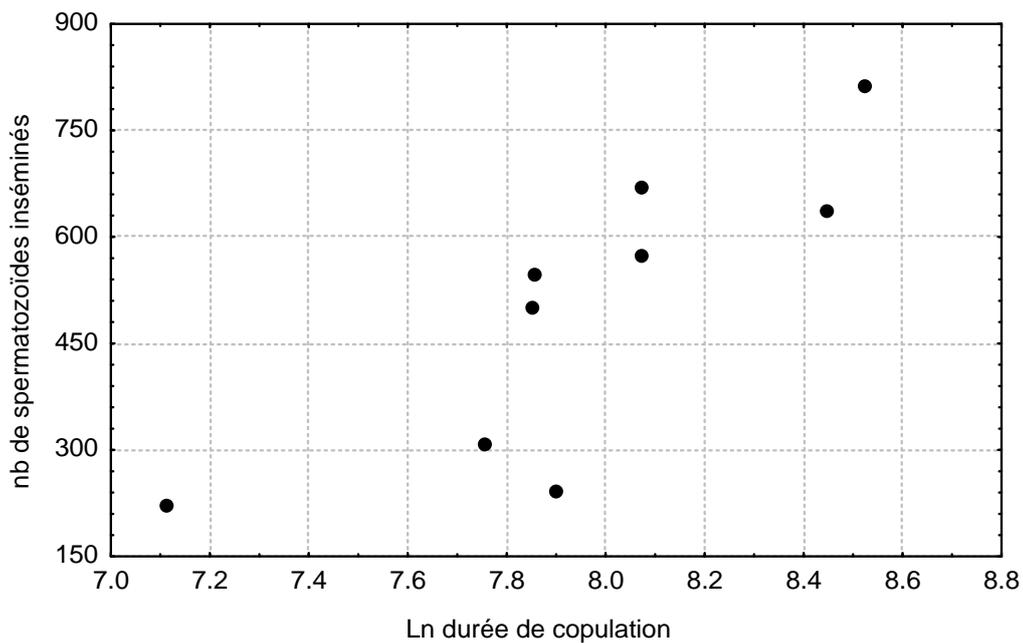


Figure 40 : Relation entre la durée de copulation et le nombre de spermatozoïdes inséminés.

E. Discussion & Conclusion

Les femelles *Armadillidium vulgare* se montrent moins résistantes aux sollicitations des mâles et autorisent des copulations plus longues lorsqu'elles sont proches de la mue parturienne. En terme de stratégie femelle, ces réponses comportementales semblent tout à fait adaptatives puisqu'elles contribuent à réduire les risques de ponte non fertilisée. Il nous est par contre plus difficile de discuter de la stratégie mâle. Il semble qu'ils ne soient pas capables d'apprécier finement la proximité de la mue parturienne et qu'ils tentent de s'accoupler avec toutes les femelles rencontrées. Nous avons tout un faisceau d'arguments pour penser que la femelle résiste systématiquement aux tentatives des mâles. Ainsi, la durée de la phase pré-copulatoire augmente avec la masse de la femelle et la probabilité d'accouplement diminue quand le mâle n'est pas suffisamment gros pour contenir la femelle et lui faire adopter la posture copulatoire. Cela débouche

inévitablement sur des possibilités d'accouplement non aléatoires au regard de la taille, avec de grosses femelles qui ne peuvent s'accoupler qu'avec de gros mâles (assortiment par taille).

Par ce comportement de résistance, les femelles tendent à sélectionner pour partenaires sexuels des mâles d'une taille supérieure à la leur. Connaissant la relation étroite entre la taille et l'âge chez les crustacés, elles sélectionnent ainsi les animaux les plus vieux qui sont supposés offrir de plus grands bénéfices à la femelle (plus grande quantité de sperme, séquence sexuelle plus courte pour limiter les risques de prédation) ainsi qu'à la descendance (meilleure survie, plus forte habilité compétitive) (Balmford & Read, 1991 ; Maynard Smith, 1991). A l'extrême, le dimorphisme sexuel en faveur des femelles observé chez cette espèce (en moyenne +20 %) amène à une exclusion apparente de la reproduction de très grosses femelles. Cependant, l'existence d'une spermathèque et la longévité démontrée du pouvoir fécondant des spermatozoïdes (Lueken, 1963, 1968 ; Sassaman, 1978 ; Johnson, 1982), permet à ces femelles d'utiliser le sperme obtenu lors d'accouplements antérieurs, et donc de participer effectivement à la reproduction.

Au sein de la gamme de taille autorisant les accouplements, nous avons montré que les mâles *A. vulgare* investissent plus en temps et en sperme envers les grosses femelles. Or, chez cette espèce, comme chez la plupart des organismes dioïques, la fécondité des femelles augmente avec leur taille (Sutton *et al.*, 1984). Le gain associé à un accouplement avec une grosse femelle est alors évident dans une perspective reproductive mâle. Les données de terrain, tout comme les résultats obtenus par simulation, mettent bien en avant l'importance reproductive des grosses femelles dans la démographie des populations (Paris & Pitelka, 1962 ; Dangerfield & Hassal, 1992 ; Caubet, 1998). Ils montrent notamment que les femelles de 3 ans, bien que relativement rares dans les populations (15-25 % de l'effectif), contribuent autant en terme de descendance que toutes les autres femelles réunies (Caubet, 1998). En s'investissant plus auprès des grosses femelles, les mâles, ce faisant, tendent donc à augmenter leur *fitness*.

L'espèce *Armadillidium vulgare* s'est avérée être un modèle de choix pour l'étude des conflits inter-sexe. En effet, outre les comportements de refus décrits par Mead (1973), et que nous avons nous-mêmes observés (fuite, extension du corps, mouvements saccadés droite-gauche), les femelles ont intégré le comportement de volvation dans la séquence sexuelle. Par cette réaction d'enroulement les femelles peuvent avoir la maîtrise de la décision accouplement. Il est probable qu'il en soit ainsi pour les autres espèces volvationnelles (Armadillidae, Eubelidae, Armadillidiidae, Sphaeroniscidae, et Tylidae). Une réaction d'enroulement suite à la monte du mâle a pour le moins était décrite chez 4 autres espèces volvationnelles : *Armadillo officinalis*, *Helleria brevicornis*, *Tylos latreilli*, *Venezillo evergladensis* (Mead, 1973 ; Johnson, 1985). Nous l'avons également observée chez *Armadillidium nasatum* (données inédites). Chez les espèces non volvationnelles, il semble également que la femelle puisse résister et refuser l'accouplement (chez plusieurs espèce du genre *Porcellio* Linsenmair, 1984, 1989). Sur la base de nos connaissances actuelles, il apparaît donc que les mâles Oniscidea essaient de s'accoupler par la force (*sexual coercion*, Smuts & Smuts), et que les femelles peuvent réagir par des comportements de refus (*female resistance*, Eberhard, 1996). Nous

avons, au cours de cette étude, identifié 2 paramètres (masse et temporalité de la séquence sexuelle) pouvant influencer l'issue des conflits inter-sexes. Il a récemment été montré, chez *Armadillidium vulgare*, que l'histoire reproductive des femelles est également un paramètre important, des femelles récemment fécondées refusant plus fréquemment les tentatives d'accouplement d'un second mâle (Moreau, 2001). Il est également fort probable que la perception par les femelles de l'abondance locale en mâles puisse moduler leur comportement de résistance (voir par exemple Jormalainen *et al.*, 2000).

Chapitre 4

PLASTICITÉ DE LA REPRODUCTION

A. Introduction

B. Plasticité de l'entrée en reproduction

B.1. Présentation des études

B.2. Protocole général

B.3. Influence des stimuli conspécifiques

B.4. Déterminisme de l' « effet-mâle »

B.5. Synthèse

C. L'investissement reproductif des femelles

C.1. Influence des stimuli de l'accouplement sur la fécondité

C.2. Phénomènes de compensation après ovariectomie unilatérale

C.3. Synthèse

D. Conclusion & Discussion

PLASTICITÉ DE LA REPRODUCTION

A. Introduction

Il a longtemps été admis que l'entrée en reproduction chez les Oniscidea était sous la dépendance directe de la température, son rôle étant d'accélérer le rythme des mues, et donc des pontes (Dalens, 1962). Nul doute que les mœurs lucifuges de ces animaux et leur appareil oculaire rudimentaire venaient conforter cette prise de position. Wieser (1963) chez *Porcellio scaber*, puis Mocquard *et al.*, (1976, 1978) chez *Porcellio dilatatus* allaient pourtant définitivement montrer que l'activité reproductrice au niveau populationnel est déterminée par les stimuli photopériodiques. C'est l'allongement de la photophase qui initie l'entrée en reproduction et à l'inverse c'est sa diminution qui induit le repos sexuel. En fait, lorsque les animaux sont maintenus depuis leur naissance sous un régime photopériodique constant, la reproduction perd son caractère saisonnier et les pontes interviennent de façon irrégulière tout au long de l'année (Mocquard *et al.*, 1989). Ce synchronisme de la reproduction vis-à-vis des variations photopériodiques a par la suite été retrouvé chez bon nombre d'espèces (*Trichoniscus pusillus* : Bangakya, 1979 ; *Eluma purpurascens* : Juchault *et al.*, 1980 ; *Oniscus asellus* : Mc Queen & Steel, 1980 ; *Armadillidium vulgare* : Mocquard *et al.*, 1980 ; Madhavan & Shribbs, 1981). Cependant, ce schéma général supporte certaines déviations en rapport avec le milieu de vie colonisé. Ainsi, les Oniscidea totalement soustraits aux variations cycliques environnementales vont présenter une reproduction continue sans fluctuation saisonnière marquée. C'est le cas des espèces vivant en zone tropicale (Dangerfield & Telford, 1990 ; Ma *et al.*, 1991). En zone tempérée, c'est également le cas des espèces cavernicoles (Trichoniscidae : Vandel, 1960) ou vivant dans des milieux extrêmement tamponnés (composts pour *Porcellionides pruinosus* : Juchault *et al.*, 1985).

Pour les espèces à très large répartition géographique (espèces cosmopolites telles *Armadillidium vulgare* ou *Porcellionides pruinosus*), l'analyse comparée de différentes populations a permis de mettre en évidence l'intégration des conditions environnementales locales dans la phénologie de la reproduction (Souty-Grosset *et al.*, 1988 ; Bouchon, 1990). Ainsi par exemple, chez *Armadillidium vulgare*, une population nord africaine va entrer en reproduction plus précocement qu'une population du Danemark (Souty-Grosset *et al.*, 1988). Ce décalage inter populationnel observé dans la nature se conserve même après plusieurs générations d'élevage en laboratoire sous conditions expérimentales identiques (Mocquard *et al.*, 1986 ; Souty-Grosset *et al.*, 1988). Il y a donc fixation des caractéristiques adaptatives à un environnement local. Parallèlement, Souty-Grosset *et al.*, (1998) ont mis en évidence une importante variabilité entre les individus d'une même population, tant dans la date d'entrée en reproduction que dans la durée de la période de

reproduction. Comme le conclut les auteurs, nul doute que la plasticité de réponse aux facteurs abiotiques du milieu a permis l'expansion de l'espèce bien au-delà du pourtour méditerranéen d'origine.

Le déterminisme de l'entrée en reproduction ne se résume cependant pas aux interactions avec le milieu physique environnant. Ce sont les entomologistes qui, les premiers, ont montré que des informations complémentaires émanant des congénères ou des partenaires sexuels permettent un ajustement précis de l'activité des gonades (Papillon, 1970 ; Danks, 1987). Plus généralement, le *timing* reproductif (Lack, 1950) observé au niveau populationnel constitue une réponse intégrée des différents organismes face aux multiples interactions entre facteurs endogènes et stimuli de l'environnement (Sibly, 1995). Dans le cadre des théories sur les traits d'histoire de vie (Pianka, 1976 ; Stearns, 1992), les cycles de reproduction observés chez les Oniscidea doivent être considérés comme une expression phénotypique permettant d'optimiser le succès reproductif des individus et la survie des descendants, en d'autre terme la *fitness* des géniteurs (Willows, 1984).

Nous allons illustrer la faculté d'adaptation des individus aux conditions environnementales locales en relatant nos travaux sur l'« effet-mâle ». Nous verrons qu'il s'agit d'un mécanisme d'ajustement de l'entrée en reproduction en fonction de l'abondance des partenaires sexuels. Nous verrons également qu'il existe un phénomène de régulation ovocytaire, permettant aux femelles d'optimiser leur investissement reproductif. L'espèce modèle est *Armadillidium vulgare*. Une partie des résultats exposés ci-après est également présentée au travers d'une publication en annexe n°5.

B. Plasticité de l'entrée en reproduction

B.1. Présentation des études

Chez *Armadillidium vulgare*, les chercheurs de Poitiers, étudiant depuis plusieurs années le rôle de la photopériode dans les cycles de reproduction des femelles (Mocquard *et al.*, 1980 ; Juchault *et al.*, 1981), ont été amenés à penser que la présence d'un mâle dans la boîte d'élevage d'une femelle pouvait modifier les réactions de cette dernière vis-à-vis des stimuli photopériodiques. Dans un article publié en 1982, Jassem *et al.* démontrent clairement que la présence d'un mâle accélère l'entrée en reproduction de la femelle. Par la suite, 3 séries de travaux (Hafidi, 1988 ; Jassem *et al.*, 1991 ; Caubet *et al.*, 1998) ont confirmé ces résultats chez d'autres populations d'*A. vulgare*, et se sont attachés à rechercher le déterminisme de ce phénomène.

Initialement, nous avons repris cette étude pour tenter de démontrer le mécanisme d'action du mâle sur l'accélération de l'entrée en reproduction des femelles. Ce faisant nous avons acquis des connaissances sur d'autres aspects de l'entrée en reproduction des femelles.

Dans un premier temps, nous allons présenter nos résultats en les comparant à ceux des études antérieures. Nous nous intéresserons notamment à l'influence des congénères sur :

- La proportion de femelles qui entrent en reproduction
- La durée de l'intermue préparturriel
- La durée de l'intermue parturriel

Dans un deuxième temps, nous présenterons nos résultats concernant spécifiquement le déterminisme de l'effet induit par les mâles sur la durée de l'intermue préparturriel (« effet-mâle »).

B.2. Protocole général

Le protocole est identique à celui utilisé dans les précédentes études. Les expériences sont initiées fin hiver/début printemps. A cette date, nos connaissances sur la biologie d'*Armadillidium vulgare*, ainsi que l'observation de quelques femelles précoces déjà en mue parturielle au sein des élevages, nous permettent de prédire que la majorité des femelles vont préparer leur reproduction lors de l'intermue suivant (intermue préparturriel au cours duquel prend place la maturation ovocytaire). Les boîtes d'élevage sont alors régulièrement suivies, et les femelles préparant une mue (période D) sont réservées. Aussitôt après l'exuviation antérieure (période A-B), les femelles sont pesées et placées individuellement dans des boîtes d'élevage petit format ($\varnothing = 8 \text{ cm}$; $h = 5 \text{ cm}$; surface = 50 cm^2) contenant de la terre et de la nourriture en quantité suffisante pour plusieurs mois (*ad libitum*). Ces femelles sont réparties en différents lots suivant l'expérimentation : certaines seront accouplées à un mâle, d'autres resteront isolées, d'autres enfin seront groupées par 2. Les mâles sont en période C, et tous parfaitement intègres au niveau de leurs organes copulateurs. Mâles et femelles sont sexuellement matures, vierges et âgés d'1 an. Les boîtes sont placées à 20°C sous conditions photopériodiques naturelles (Poitiers : $46^\circ 40' \text{N}$). A la mue suivante, les femelles sont pesées et l'on note leur statut reproductif (MN ou MP). Pour chaque groupe on calcule alors la durée moyenne de l'intermue préparturriel ($\delta \text{ IPP}$). L'étude a été menée sur 3 années consécutives, en utilisant chaque année le même protocole général mais en effectuant différentes manipulations sur les mâles et/ou les femelles.

B.3. Influence des stimuli conspécifiques

B. 3.1. Variabilité de la proportion de femelles entrant en reproduction

Bien qu'*Armadillidium vulgare* soit considérée comme une espèce à mue parturielle spontanée, il semble néanmoins que pour une femelle donnée la présence ou l'absence de mâles dans son environnement immédiat puisse influencer la décision d'entrée en reproduction. C'est en tout cas ce qui semble ressortir des précédents travaux effectués par Jassem *et al.*, 1991, puis par Caubet *et al.*, 1998 (voir Tableau 24).

	Jassem <i>et al.</i>			Caubet <i>et al.</i>		
	♀ iso	♀ + ♀	♀ + ♂	♀ iso	10 ♀	♀ + ♂
<i>n</i> initial	44	30	28	38	67	59
% MP	70	70	96	87	99	100
	♀ iso vs ♀ + ♂ : $\chi^2_c = 5.81, p < 0.05$			♀ iso vs ♀ + ♂ : $\chi^2_c = 5.71, p < 0.05$		
	♀ + ♀ vs ♀ + ♂ : $\chi^2_c = 5.36, p < 0.05$			10 ♀ vs ♀ + ♂ : $\chi^2_c = 0.00, p = 0.95$		
	♀ iso vs ♀ + ♀ : $\chi^2_c = 0.05, p = 0.83$			♀ iso vs 10 ♀ : $\chi^2_c = 4.15, p < 0.05$		

Tableau 24 : Proportion de femelles effectuant mue parturienne (% MP) en fonction des conditions d'élevage au cours de l'intermue précédent (♀ iso : femelles isolées ; ♀ + ♀ : femelles groupées par 2 ; 10 ♀ : femelles groupées par 10 ; ♀ + ♂ : femelles accouplées à un mâle). Résultats de Jassem *et al.*, 1991 et de Caubet *et al.*, 1998.

Une proportion non négligeable de femelles isolées n'effectue pas de mue parturienne, alors que dans le même temps, la quasi-totalité des femelles accouplées à un mâle sont entrées en reproduction (Jassem *et al.*, 1991 : $\chi^2_c = 5.81, p < 0.02$; Caubet *et al.*, 1998 : $5.71, p < 0.02$). Nos résultats (Tableau 25, Figure 41) vont également dans ce sens (% MP chez les femelles isolées : 87 %, chez les femelles accouplées : 95 %), bien que la différence ne soit pas significative ($\chi^2_c = 1.76, p = 0.18$).

On peut invoquer ici un effet de la condition d'isolement. Pour connaître l'effet propre au mâle, il faut comparer les proportions entre femelles accouplées à un mâle et femelles groupées entre elles. Les résultats de 2 précédentes études semblent montrer que plus l'effectif du groupe est important plus la proportion de mue parturienne est importante (femelles groupées par 2 : 70 % ; femelles groupées par 10 : 99 %). En particulier, dans les expériences de Caubet *et al.* (1998), toutes les femelles groupées par 10 sont entrées en reproduction à la mue suivante, et réagissent donc comme des femelles accouplées à un mâle (100 % vs 99 % : $\chi^2_c = 0.00, p = 0.95$).

	♀ iso	♀ + ♀	♀ + ♂
<i>n</i> initial	62	20	78
% MP	87	100	95
	♀ iso vs ♀ + ♂ : $\chi^2_c = 1.76, p = 0.18$		
	♀ + ♀ vs ♀ + ♂ : $\chi^2_c = 0.16, p = 0.69$		
	♀ iso vs ♀ + ♀ : $\chi^2_c = 1.58, p = 0.21$		

Tableau 25 : Proportion de femelles effectuant mue parturienne (% MP) en fonction des conditions d'élevage au cours de l'intermue précédent (♀ iso : femelles isolées ; ♀ + ♀ : femelles groupées par 2 ; ♀ + ♂ : femelles accouplées à un mâle).

Nos résultats s'opposent à ceux de Jassem *et al.* (1991), et montrent que même un groupement par 2 suffit pour obtenir 100 % de mues parturielles.

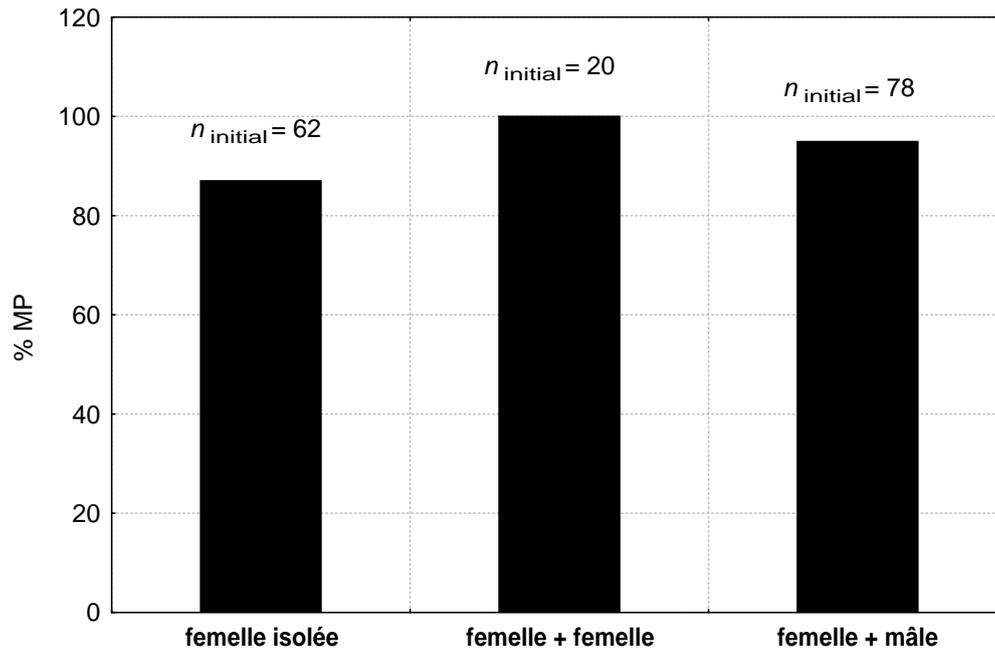


Figure 41 : Proportion de femelles effectuant une mue partielle (% MP) en fonction des conditions d'élevage au cours de l'intermue précédent.

Il semble donc que la propension à entrer en reproduction soit en partie conditionnée par la présence de congénères et que, sur ce point, la présence d'une femelle soit tout aussi stimulante que celle d'un mâle. Des résultats similaires ont été obtenus chez *Helleria brevicornis* (Mead & Gabouriaux, 1988).

De ces résultats on peut prédire que le phénomène d'agrégation chez les femelles doit contribuer à synchroniser leurs cycles reproducteurs. Toutes les femelles d'un groupe vont avoir tendance à entrer en reproduction au même moment. C'est en tout cas ce qui est observé dans les boîtes d'élevage entretenues au laboratoire (données inédites).

B. 3.2. Variabilité de la durée de l'intermue préparturriel

Parmi les femelles qui entrent en reproduction, les précédents auteurs ont également remarqué que la durée de l'intermue préparturriel varie avec les conditions d'élevage. L'intermue de femelles isolées est allongé d'environ 50 % par rapport à des femelles accouplées à un mâle (données cumulées de Hafidi, 1988, de Jassem *et al.*, 1982, 1991, et de Caubet *et al.*, 1998). L'allongement de la durée de l'intermue préparturriel ne peut être imputé à la condition d'isolement puisque des femelles groupées par 2 présentent également un intermue plus long que des femelles accouplées (+38 %, données cumulées de Jassem *et al.*, 1982, 1991).

Nos résultats concernant la durée de l'intermue préparturriel sont présentés dans le Tableau 26 et illustrés graphiquement Figure 42. Les données brutes montrent que l'intermue préparturriel des femelles accouplées est très nettement raccourci par rapport à celui de femelles restées isolées. Cependant, pour une

exacte comparaison des données, il faut tenir compte de la masse des femelles dans chacun des groupes. En effet, chez les Oniscidea comme chez la majorité des crustacés, la durée des intermues augmente avec l'âge, et donc avec la masse des animaux (Mocquard, 1971). Même si les femelles utilisées dans ces expériences appartiennent toutes à une cohorte âgée d'1 an, des différences importantes de masse peuvent être observées (en raison notamment de densités inégales au sein des boîtes d'élevage). Il existe ainsi une certaine variabilité de masse entre les groupes, ce qui doit nous amener à systématiquement corriger les durées observées par la masse femelle (ANCOVA avec la masse en covariable).

	Lots témoins n°1		Lots témoins n°2		Total	
	♀ + ♂	♀ isolée	♀ + ♂	♀ isolée	♀ + ♂	♀ isolée
<i>n</i>	40	31	21	23	61	54
δ IPP	32.83	58.32	29.10	47.74	31.54	53.81
\pm ET (j)	± 5.57	± 15.68	± 3.86	± 8.63	± 5.32	± 14.07
masse	112.85	122.42	105.29	114.78	110.25	114.09
\pm ET (mg)	± 26.96	± 27.18	± 18.34	± 20.79	± 24.44	± 21.32
δ_c IPP	33.41	57.74	29.05	47.78	31.92	52.10
ANCOVA	$F_{[1,68]} = 86.91,$ $p < 0.001$		$F_{[1,41]} = 76.91,$ $p < 0.001$		$F_{[1,121]} = 140.70,$ $p < 0.001$	

Tableau 26 : Durée de l'intermue préparturriel (δ IPP, valeur moyenne \pm ET) et masse des femelles (valeur moyenne \pm ET en début d'intermue) dans les différents lots témoins (femelles accouplées à un mâle et femelles isolées). Sont présentés les résultats annuels et cumulés. δ_c IPP : durée d'intermue préparturriel corrigée (valeur ajustée d'après la masse moyenne des femelles dans les groupes à comparer).

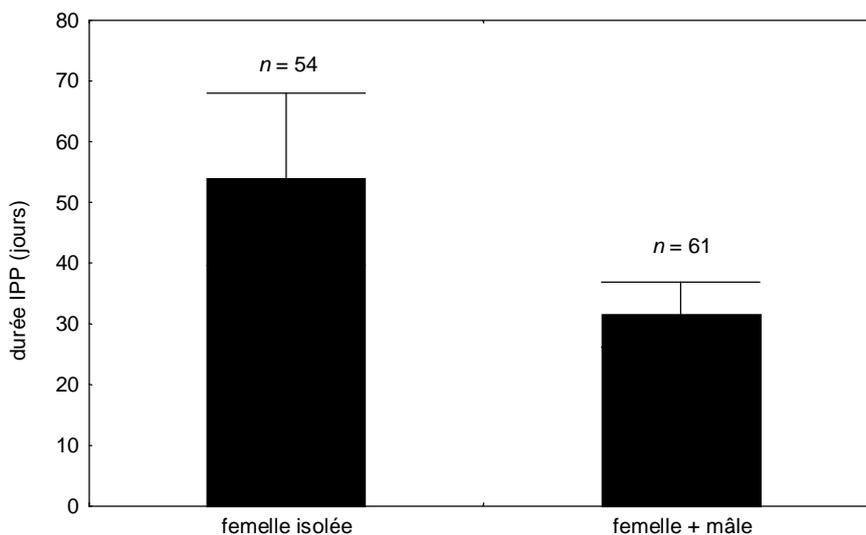


Figure 42 : Durée de l'intermue préparturriel (valeur moyenne en jours \pm ET, données brutes non corrigées par la masse) pour des femelles isolées et des femelles accouplées à un mâle (données cumulées des lots n°1 et n°2, voir Tableau 26).

Que l'on compare les 2 groupes de femelles (femelles isolées vs femelles accouplées) année par année ou après cumul sur 2 ans, les résultats des tests statistiques sont toujours très hautement significatifs, et confirment ainsi l'effet nettement accélérateur du mâle (Tableau 26, Figure 42). Il faut en moyenne 52 jours à une femelle isolée pour effectuer son intermue préparturriel, alors que 32 jours sont suffisants pour une femelle accouplée à un mâle. Comme pour les études précédentes, le raccourcissement de la durée d'intermue préparturriel est de l'ordre de 40 %.

B. 3.3. Variabilité de la durée de l'intermue parturriel

Selon les résultats de Jassem *et al.* (1982), il ne semble pas y avoir d'« effet-mâle » sur une seconde vitellogenèse. En effet, la durée du premier intermue parturriel est de 62.0 ± 2.4 jours pour des femelles accouplées et de 58.0 ± 2.9 jours pour des femelles isolées. Cependant, ces 2 valeurs ne peuvent être mise directement en comparaison (d'ailleurs les auteurs ne l'ont pas fait), et ce pour différentes raisons (date de mise en expérience décalées, différences dans la nature des mues suivantes). Nous avons donc nous même expérimenté dans ce sens, en couplant ou en isolant des femelles vierges venant d'effectuer leur première mue parturrielle. Les résultats sont présentés dans le Tableau 27.

	♀ isolée	♀ + ♂	statistiques
<i>n</i> initial	24	21	
% MP	82.1	87.5	$\chi^2_c = 0.93, p = 0.34$
δ IP \pm ET (j)	55.44 \pm 5.14	54.16 \pm 5.36	
Masse ♀ (mg)	139.22 \pm 30.22	130.53 \pm 34.14	
δ_c IP (j)	55.24	54.36	$F_{[1,34]} = 0.27, p = 0.61$

Tableau 27 : Pourcentage de femelles effectuant une mue parturrielle (% MP) et durée du premier intermue parturriel (δ IP \pm ET : valeur moyenne \pm ET) pour des femelles isolées et des femelles accouplées à un mâle. *n* : nombre de femelles en début d'expérimentation. δ_c IP : durée de l'intermue parturriel corrigée (valeur ajustée d'après la masse moyenne des femelles dans les groupes à comparer).

Quatre-vingt-deux % des femelles isolées et 88 % des femelles accouplées ont effectué une deuxième mue parturrielle*. La durée d'intermue parturriel entre ces 2 groupes de femelles n'est significativement différente (55.44 ± 5.14 vs 54.16 ± 5.36 : $F_{[1,34]} = 0.27$; $p = 0.61$). Nos résultats sont donc en accord avec les données de Jassem *et al.* (1982) : l'effet du mâle ne s'exerce que sur la durée de l'intermue préparturriel.

* La dissection en fin d'expérimentation des femelles accouplées a été l'occasion de vérifier si la copulation est possible au cours de l'intermue parturriel, malgré la présence des oostégites (question soulevée par Mead, 1976, après lecture des écrits de Vandel, 1941, et de Patané, 1959). Les 21 femelles ici expérimentées ont toutes été fécondées (présence de sperme dans la spermathèque), même si 28 % d'entre elles ne l'ont été que d'un seul côté.

B.4. Déterminisme de l' « effet-mâle »

B.4.1. Historique des travaux sur « l'effet-mâle »

Nous allons présenter les principaux résultats laissés par les précédents auteurs, pour finalement dresser un état des connaissances au moment où nous avons repris cette étude. Les recherches antérieures fournissent les indications suivantes :

- Une femelle ne peut être stimulée que par un mâle de sa propre espèce ; en particulier la présence d'un mâle *Armadillidium maculatum* ou *Porcellio dilatatus* n'a aucun effet accélérateur sur la durée de l'intermue préparturriel d'une femelle *A. vulgare* (Jassem *et al.*, 1991)
- Un unique mâle est capable de stimuler plusieurs femelles (tests effectués avec 4 femelles) (Jassem *et al.*, 1991)
- La présence intermittente d'un mâle 1 jour sur 3 et même 1 fois par semaine est tout aussi efficace qu'une présence continue ; par contre la présence d'un mâle 1 semaine sur 2 semble moins stimulante (allongement de 14 % par rapport à femelle constamment accouplée) (Caubet *et al.*, 1998)
- Le milieu où un mâle a vécu est sans effet ; il en est de même pour le milieu où un couple a séjourné (Jassem *et al.*, 1991)
- Une femelle ayant reçu un implantât de glande androgène est tout aussi efficace qu'un mâle génétique (Jassem *et al.*, 1991). Ces femelles masculinisées présentent un phénotype externe mâle (comportement sexuel mâle + organes copulateurs développés), mais sont totalement stérile (ovaires atrophiés à tractus génital plus ou moins masculinisé) (Legrand, 1958b)
- L'effet persiste après ablation des antennes ou des antennules du mâle et/ou de la femelle (Jassem *et al.*, 1991)
- Il y a nécessité de contact direct entre le mâle et la femelle ; un dispositif n'autorisant que des contacts antennaires (grillages à fin maillage) supprime tout effet du mâle (Jassem *et al.*, 1991)
- La stimulation artificielle de la face dorsale de la femelle ne présente aucun effet (Caubet, résultats non publiés)
- La femelle semble présenter une période sensible à l'effet du mâle aux environs de la 4^e semaine d'intermue ; un tel effet n'est pas retrouvé, ou du moins il est moins important, lorsque le mâle est présent la 1^e, la 2^e, la 3^e ou la 5^e semaine d'intermue (Caubet *et al.*, 1998)

Il ressort de ces résultats que pour une stimulation optimale, il y a nécessité de contact direct entre le mâle et la femelle, particulièrement au niveau de la 4^e semaine d'intermue, c'est à dire au environ du stade D du cycle de mue. Les auteurs se refusent à relier cet effet du mâle à la fécondation, étant admis que l'accouplement chez *Armadillidium vulgare* ne peut intervenir que dans les tous derniers jours précédents la ponte. Ils suggèrent alors que « ... (the) male-induced stimulation is related to a tactile (or perhaps a chemical) contact acting on accurate sensorial receptors of the dorsal face of the female » (Jassem *et al.*, 1991).

Nous avons repris cette étude en axant principalement nos recherches sur les interactions sexuelles. A l'approche expérimentale préconisée par les précédents auteurs (effets de manipulations sur la durée de l'intermue), nous avons adjoint une approche éthologique des interactions mâle-femelle prenant place au cours de l'intermue préparturriel.

B. 4.2. Ablations des antennes et antennules chez les femelles

Les précédents auteurs avaient conclu que la réception des stimuli mâles ne se faisait ni par les antennes ni par les antennules (Jassem *et al.*, 1991). Ils s'appuyaient sur des expériences d'ablation d'antennes ou d'antennules chez les femelles. Cependant, l'effet d'une ablation simultanée (antennes et antennules) n'a jamais été testé. La possibilité d'une suppléance entre ces 2 paires d'appendices sensoriels se devait d'être envisagée.

Nous avons donc accouplé des femelles ayant subi une double ablation des antennes et des antennules. Le pendant de cette expérience est un groupe témoin constitué de femelles accouplées et ayant subi l'ablation d'organes que l'on peut qualifier de « neutres », ici la première paire de patte (péréiopodes 1). La nécessité d'un tel groupe témoin se justifie par le fait que chez les crustacés, et chez les Oniscidea en particulier, l'ablation d'organes conduit généralement à un raccourcissement de l'intermue en cours* (Noulin, 1984 ; Vernet & Charmentier-Daures, 1994). Les résultats sont consignés dans le Tableau 28, et illustrés graphiquement Figure 43.

Il n'y a pas de différence significative dans la durée de l'intermue préparturriel entre des femelles accouplées et ayant subi l'ablation des péréiopodes 1 et des femelles témoins accouplées (32.36 ± 7.89 vs 32.83 ± 5.57 : $F_{[1,51]} = 0.07$, $p = 0.79$). L'ablation d'organes ne présente donc pas ici d'effet stimulant intrinsèque sur la durée de l'intermue. Le groupe des femelles ayant subi la double ablation des antennes et antennules sera néanmoins comparé à ce groupe témoin sans péréiopodes 1. Aucune différence significative n'est révélée entre ces 2 groupes (30.33 ± 2.83 vs 32.36 ± 7.89 : $F_{[1,20]} = 0.64$, $p = 0.43$). L'ablation simultanée des antennes et antennules chez la femelle n'empêche donc pas l'effet stimulateur du mâle. En d'autres termes, la réception des stimuli mâles ne semble pas s'opérer au niveau de ces 2 principaux organes sensoriels.

	Lots expérimentaux n°1				Lots expérimentaux n°2				
	♀ -A1A2 + ♂	♀ -p1 + ♂	♀ vernie + ♂	♀ + ♂ verni	♀ + ♂ - pl1-pl2	♀ -1 og + ♂	♀ -2 og + ♂	♀ -2 og	♀ + ♂ -sp
<i>n</i>	9	14	19	18	19	5	7	8	15
δ IPP	30.33	32.36	34.84	36.33	42.84	30.40	35.29	43.75	31.53
±ET (j)	±2.83	±7.89	±13.63	±6.32	±11.34	±6.88	±6.42	±4.68	±3.80
masse ♀	105.78	115.64	126.05	126.28	117.00	105.60	130.43	123.50	121.13
±ET (mg)	±30.81	±32.12	±27.90	±14.56	±14.26	±9.58	±47.61	±21.88	±23.48

Tableau 28 : Durée de l'intermue préparturriel et masse des femelles (en début d'intermue) dans les différents groupes expérimentaux. *n* : effectif de femelles ayant effectué un intermue préparturriel. ♀ -A1A2 : femelle ayant subi l'ablation des antennules et des antennes. ♀ -p1 : femelle ayant subi l'ablation de la première paire de péréiopodes. ♀/♂ verni(e) : femelle/mâle dont la face tergale a été vernie. ♂ -pl1-pl2 : mâle ayant subi l'ablation des pléopodes 1 et 2. ♀ -1 og : femelle dont 1 orifice génital a été obturé. ♀ -2 og : femelle dont les 2 orifices génitaux ont été obturés. ♂ -sp : mâle dont les spermiductes ont été sectionnés.

* à la condition toutefois que l'ablation intervienne avant le stade D d'un cycle de mue. Au-delà de ce stade critique, l'ablation retarde l'apparition de la mue suivante (Noulin, 1984).

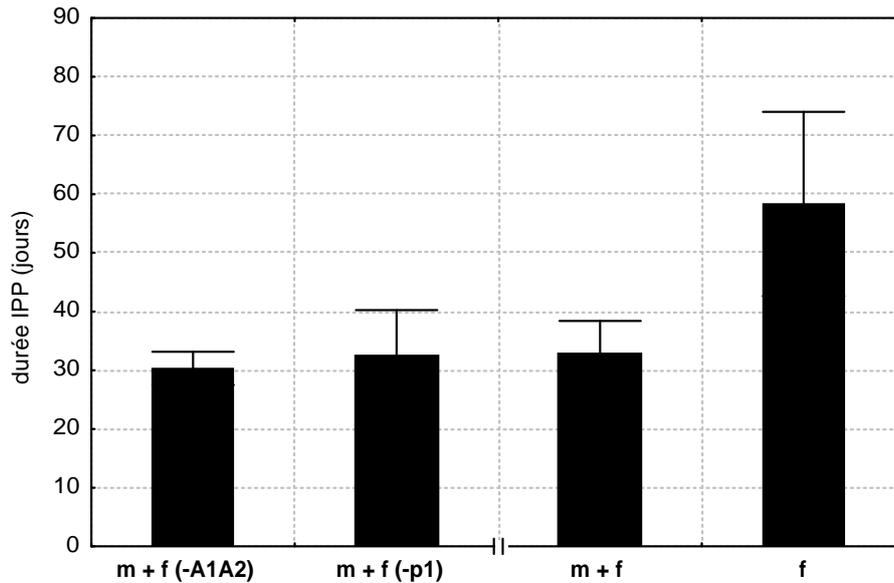


Figure 43 : Durée de l'intermue préparturiel des femelles (valeur moyenne \pm ET, données brutes non corrigées par la masse) dans les expériences d'ablation d'organes. Sont également reportées, les durées d'intermue préparturiel dans les groupes témoins constitués la même année. m + f (-A1A2) : femelle accouplée à un mâle et ayant subi l'ablation des antennules et des antennes. m + f (-p1) : femelle accouplée à un mâle et ayant subi l'ablation de la première paire de péréiopodes. m + f : femelle accouplée à un mâle. f : femelle isolée.

B. 4.3. Inactivation des récepteurs cuticulaires femelles

Jassem *et al.* (1991) avaient avancé l'hypothèse que la réception des stimuli mâle pourrait se faire *via* des récepteurs localisés sur la face tergale des femelles. Nous avons entrepris des expériences de vernissage cuticulaire (vernis enamel) de manière à bloquer la réception d'éventuels stimuli mâles (aussi bien chimiques que physiques). Plusieurs séries de vernissages différentiels de la face tergale des femelles ont été effectuées (vernissage sur une bande médiane longitudinale, vernissage sur 2 bandes latérales, vernissage des 4 premiers tergites, vernissage du tergite 5 à l'extrémité du pléon). Ces vernissages différentiels n'ayant apporté aucun élément d'information supplémentaire, nous ne présenteront ici que les résultats issus d'un vernissage total de la surface cuticulaire des femelles. Parallèlement, nous avons effectué un vernissage total de la surface cuticulaire des mâles, en espérant diminuer, sinon bloquer, l'émission d'éventuels stimuli chimiques mâles. En effet, certains canaux et glandes ont été observés à la surface de la cuticule sans que l'on puisse leur attribuer de rôle précis (Warburg, 1993). Il fallait donc envisager l'hypothèse de l'émission de phéromones mâles capables de stimuler le développement ovarien des femelles.

Les résultats de ces expériences sont consignés dans le Tableau 28 et illustrés graphiquement Figure 44. Les femelles dont la surface cuticulaire dorsale est complètement recouverte de vernis ne présentent pas un intermue préparturiel allongé par rapport à des femelles témoins non vernies (34.84 ± 13.63 vs 32.83 ± 5.57 ; $F_{[1,56]} = 0.01$; $p = 0.90$).

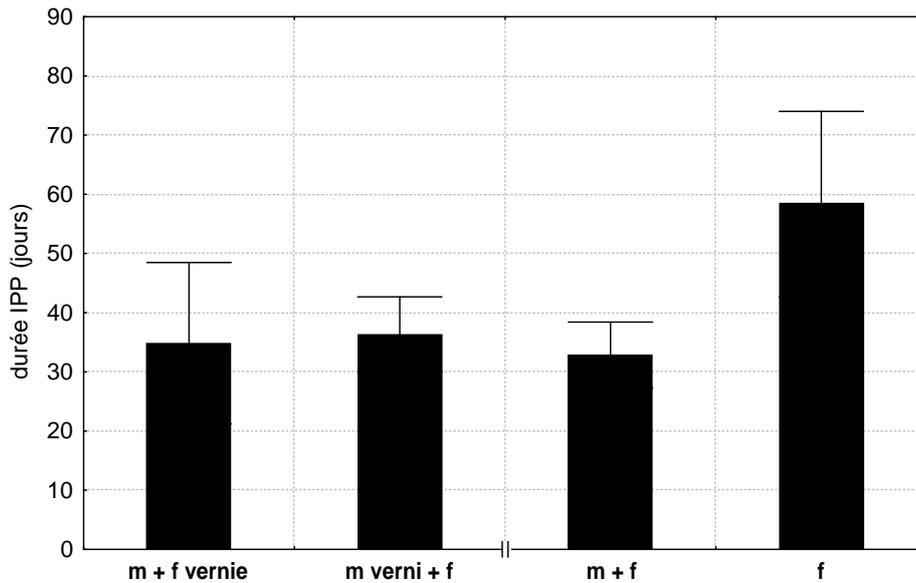


Figure 44 : Durée de l'intermue préparturiel des femelles (valeur moyenne en jours \pm ET, données brutes non corrigées par la masse) dans les expériences de vernissage cuticulaire. Sont également reportées, les durées d'intermue préparturiel dans les groupes témoins constitués la même année. *m + f vernie* : femelle accouplée à un mâle et vernie dorsalement. *m verni + f* : femelle accouplée à un mâle verni dorsalement. *m + f* : femelle accouplée à un mâle. *f* : femelle isolée.

Il semble donc que la réception des stimuli mâles, qu'ils soient de nature physiques ou chimiques, ne se fait pas au niveau de la face tergale des femelles. Il semble également que nous pouvons rejeter l'hypothèse de l'émission d'une phéromone stimulante émanant de la cuticule des mâles. En effet, le vernissage des mâles n'inhibe pas l'effet stimulateur de ces derniers (36.33 ± 6.32 vs 32.83 ± 5.57 : $F_{[1,55]} = 2.43$, $p = 0.12$).

B. 4.4. Inactivation des stimuli liés à l'accouplement

Puisque la stimulation nécessite un contact direct, et qu'un contact direct avec une autre femelle n'a pas d'effet, nous nous sommes logiquement intéressés aux interactions à caractères sexuels. Les expérimentations suivantes vont chercher à mettre en évidence la part des interactions sexuelles dans la stimulation exercée par les mâles.

B.4.4.a) Ablation des organes copulateurs mâles

Nous avons constitué un groupe avec des femelles accouplées chacune à un mâle dont nous avons sectionné au préalable les organes copulateurs (endopodites de la première et deuxième paire de pléopodes). Toute intromission et fécondation est alors impossible. Les résultats sont consignés dans le Tableau 28 et présentés graphiquement Figure 45.

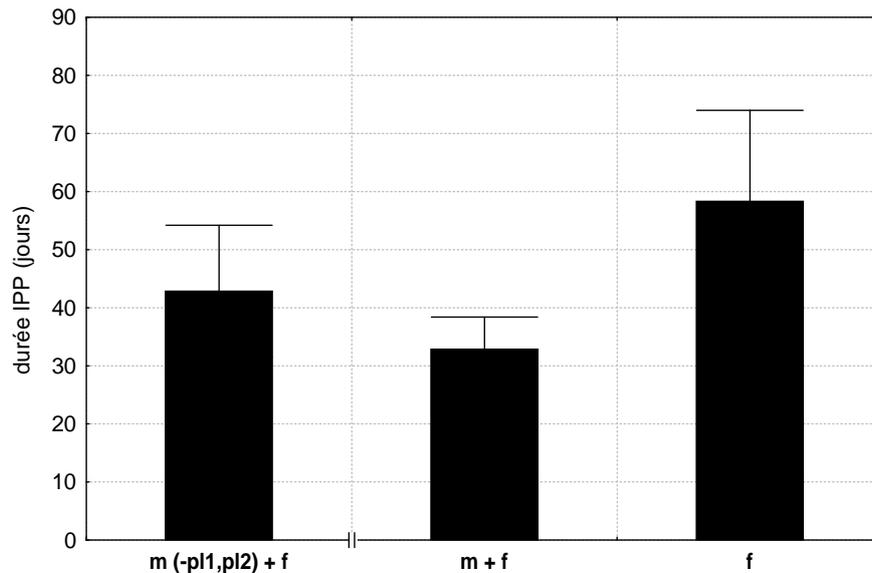


Figure 45 : Durée de l'intermue préparturiel des femelles (valeur moyenne \pm ET, données brutes non corrigées par la masse) dans l'expérience d'ablation des organes copulateurs mâles. Sont également reportées, les durées d'intermue préparturiel dans les groupes témoins constitués la même année. *m (pl1, pl2) + f* : femelle accouplée à un mâle ayant subi l'ablation de ses organes copulateurs (endopodites de la première et deuxième paire de pléopodes). *m + f* : femelle accouplée à un mâle. *f* : femelle isolée.

L'intermue préparturiel de femelles accouplées à des mâles privés de leurs organes copulateurs est significativement plus long que celui de femelles accouplées à des mâles intègres (42.84 ± 11.34 vs 32.83 ± 5.57 : $F_{[1,56]} = 19.99$, $p < 0.001$). Toutefois les femelles accouplées à de tels mâles ne présentent pas une durée d'intermue similaire à celle de femelles simplement isolées (42.84 ± 11.34 vs 58.32 ± 15.68 : $F_{[1,47]} = 12.91$, $p < 0.001$). La différence est certainement imputable à un effet confondu de l'opération des mâles et de la condition d'isolement des femelles non accouplées.

B.4.4.b) Obturation des orifices génitaux femelles

Le pendant de l'expérience précédente est un groupe dans lequel nous avons accouplé des femelles dont nous avons obturé avec du vernis les 2 orifices génitaux pour empêcher toute intromission des organes copulateurs mâles. Cette dernière expérimentation doit cependant s'accompagner de groupes contrôles. Nous devons en effet nous assurer que la présence de vernis aux niveaux des orifices génitaux ne présente pas un effet répulsif pour les mâles. Pour cela, nous avons accouplé des femelles dont un seul orifice génital est obturé. Nous avons également voulu vérifier que la présence de vernis au niveau des orifices génitaux n'a pas d'effet stimulant intrinsèque sur la durée d'intermue (stimulation d'éventuels récepteurs mécaniques au niveau de la papille génitale). Nous avons alors constitué un groupe de femelles isolées avec les 2 orifices génitaux obturés. Les résultats sont consignés dans le Tableau 28, et présentés graphiquement Figure 46.

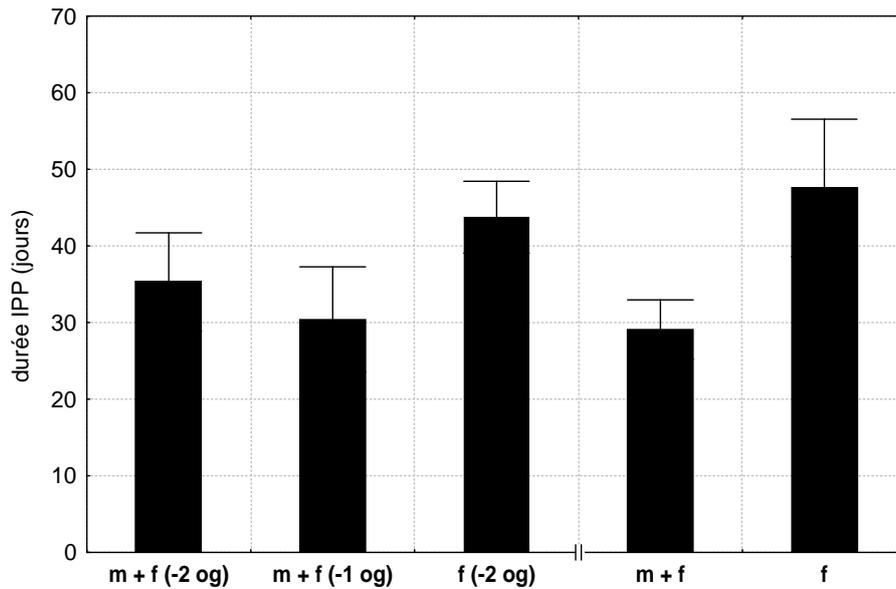


Figure 46 : Durée de l'intermue préparturriel des femelles (valeur moyenne \pm ET, données brutes non corrigées par la masse) dans les expériences d'obturation des orifices génitaux femelles. Sont également reportées, les durées d'intermue préparturriel dans les groupes témoins constitués la même année. m + f (-2 og) : femelle accouplée à un mâle et ayant les 2 orifices génitaux obturés. m + f (-1 og) : femelle accouplée à un mâle et ayant 1 seul orifice génital obturé. f (-2 og) : femelle isolée et ayant les 2 orifices génitaux obturés. m + f : femelle accouplée à un mâle. f : femelle isolée.

L'application de vernis au niveau des orifices génitaux femelles ne présente pas d'effet stimulant intrinsèque. La durée d'intermue préparturriel de femelles isolées et vernies des 2 côtés est en effet statistiquement identique à celle de femelles simplement isolées (43.75 ± 4.68 vs 47.74 ± 8.63 : $F_{[1,28]} = 1.04$, $p = 0.32$).

Chez les femelles accouplées, l'obturation des 2 orifices génitaux allonge significativement leur intermue préparturriel par rapport à celui de femelles témoins (35.29 ± 6.42 vs 29.10 ± 3.86 : $F_{[1,25]} = 5.72$, $p < 0.05$). Cela ne résulte pas d'un effet répulsif du vernis vis-à-vis du mâle, puisque, après dissection, toutes les femelles présentant 1 unique orifice génital verni ont bien été inséminées du côté opposé. Par ailleurs, ces femelles sont tout autant stimulées que les femelles témoins (30.40 ± 6.88 vs 29.10 ± 3.86 : $F_{[1,23]} = 0.33$, $p = 0.57$).

Ainsi, tout laisse à penser que l'acte d'accouplement est à l'origine des stimuli mâles induisant l'accélération de l'entrée en reproduction des femelles.

B.4.4.c) Effet de l'accouplement

Nous avons cherché à confirmer ces résultats par des copulations contrôlées au cours de l'intermue préparturriel des femelles. Pour cela, des femelles ont été élevées par 2 et régulièrement mise en présence d'un mâle jusqu'à l'obtention d'une séquence d'accouplement. La durée de l'intermue préparturriel de ces femelles

est ensuite comparé à celui de femelles témoins groupées par 2 ou accouplées à un mâle. Les résultats sont présentés dans le Tableau 29, et illustrés graphiquement Figure 47.

	Lots témoins n°3		Lots expérimentaux n°3	
	♀ + ♀	♀ + ♂	♀ + ♀ (1 accoup)	♀ + ♀ (2 accoup)
<i>n</i>	20	14	23	11
δ IPP \pm ET (j)	52.20 \pm 8.91	35.64 \pm 4.91	42.17 \pm 3.59	45.73 \pm 4.38
masse \pm ET (mg)	137.70 \pm 33.84	130.21 \pm 48.72	137.17 \pm 27.40	155.27 \pm 43.91
δ_c IPP	52.58	36.44	-	-
ANCOVA	$F_{[1,31]} = 39.67, p < 0.001$		vs ♀ + ♀ : $F_{[1,40]} = 28.59,$ $p < 0.001$	vs ♀ + ♀ : $F_{[1,28]} = 8.47,$ $p < 0.01$
			vs ♀ + ♂ : $F_{[1,34]} = 21.42,$ $p < 0.001$	vs ♀ + ♂ : $F_{[1,22]} = 23.92,$ $p < 0.001$

Tableau 29 : Durée de l'intermue préparturriel (δ IPP : valeur moyenne \pm ET) et masse des femelles (valeur moyenne \pm ET, en début d'intermue) en fonction des conditions d'expérimentation. ♀ + ♀ : femelles groupées par 2, ♀ + ♂ : femelle accouplée à un mâle, ♀ + ♀ (1 accoup) : femelles groupées par 2 ayant copulé à 1 reprise avec 1 mâle, ♀ + ♀ (2 accoup) : femelles groupées par 2 ayant copulé à 2 reprises avec 1 mâle. δ_c IPP : durée d'intermue préparturriel corrigée (valeur ajustée d'après la masse moyenne des femelles dans les groupes témoins).

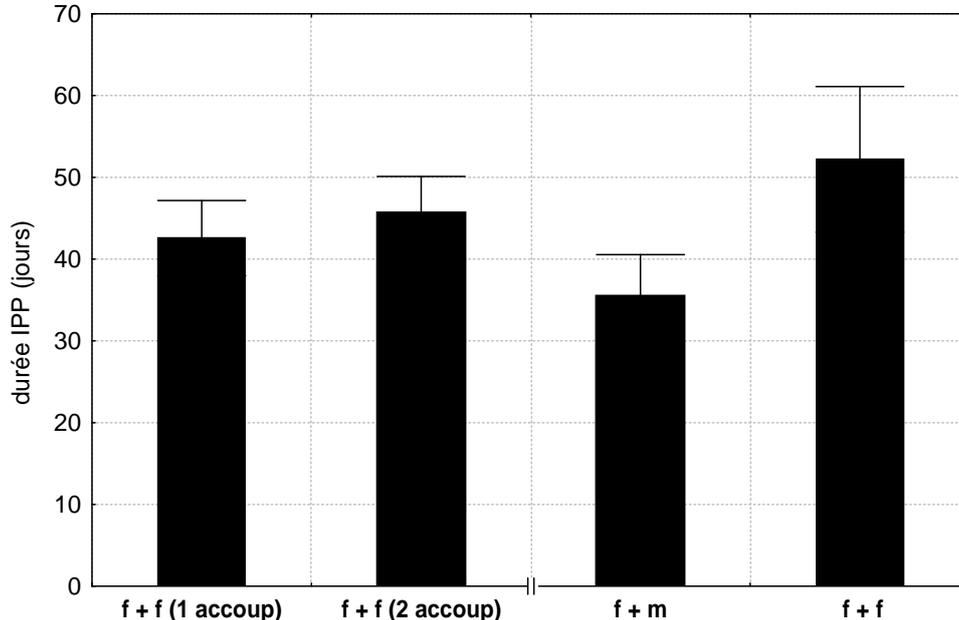


Figure 47 : Durée de l'intermue préparturriel des femelles (valeur moyenne \pm ET, données brutes non corrigées par la masse) dans les expériences d'accouplements contrôlés. Sont également reportées, les durées d'intermue des femelles dans les groupes témoins constitués la même année. f + f (1 accoup) : femelles groupées par 2 et ayant copulé à 1 reprise avec 1 mâle. f + f (2 accoup) : femelles groupées par 2 et ayant copulé à 2 reprises avec 1 mâle. f + m : femelle accouplée à un mâle. f + f : femelles groupées par 2.

L'intermue de femelles n'ayant été en contact avec un mâle que pendant le temps d'une séquence d'accouplement est significativement raccourci par rapport à celui de femelles témoins groupées par 2 (42.17 ± 3.59 vs 52.20 ± 8.91 : $F_{[1,40]} = 25.14$, $p < 0.001$). Toutefois, il reste significativement plus long que celui de femelles constamment couplées à un mâle (42.17 ± 3.59 vs 35.64 ± 4.91 : $F_{[1,34]} = 18.35$, $p < 0.001$). Il ressort donc qu'un unique accouplement suffit à stimuler l'entrée en reproduction des femelles, bien qu'il ne soit pas suffisant pour mimer la présence continue d'un mâle.

On peut alors se demander si l'effet stimulateur est proportionnel au nombre d'accouplement. Nous avons pour cela testé l'influence de 2 accouplements séparés par quelques jours d'intervalle (Tableau 29 et Figure 47). L'intermue préparturriel de femelles s'étant accouplées à 2 reprises n'est pas significativement différent de celui de femelles ne s'étant accouplées qu'à une seule reprise (45.73 ± 4.38 vs 42.17 ± 3.59 : $F_{[1,31]} = 1.75$, $p = 0.20$). Il semble même qu'un accouplement surnuméraire ait un effet retardateur sur la durée d'intermue des femelles. Il est possible d'y voir un effet de stress lié aux manipulations surnuméraires dans le cas des doubles accouplements. Quoiqu'il en soit, la conclusion principale concerne le raccourcissement significatif de la durée de l'intermue préparturriel (de l'ordre de -18 %) chez les femelles n'ayant été en contact avec un mâle que pendant le temps nécessaire à l'accouplement (environ 1 h). Puisque nous avons précédemment démontré que l'effet mâle ne peut être relié aux stimulations de la face dorsale de la femelle, c'est vraisemblablement par un contact entre les organes génitaux mâle et femelle que se produit la stimulation.

Par ailleurs, les résultats obtenus avec les doubles accouplements suggèrent que le raccourcissement maximal de l'ordre de -40 % (femelle constamment accouplée à un mâle, voir Tableau 26 et Tableau 29) ne peut s'expliquer que par une précocité des stimuli mâles et non par une répétition de ces derniers.

B. 4.5. Place de l'accouplement dans le cycle d'intermue des femelles

Nous avons cherché à savoir à partir de quel stade physiologique l'accouplement est possible chez cette espèce. Pour cela, nous avons accouplé des femelles à différents stades de leur cycle de mue (période A-B, C et D). Le couple est laissé en évolution libre au sein d'une boîte d'élevage petit format pendant 24 heures. La femelle est ensuite disséquée et ses 2 tractus génitaux sont prélevés puis observés sous loupe binoculaire pour noter la présence ou l'absence de sperme dans les ampoules séminales. Par ailleurs, un diamètre ovocytaire moyen a été calculé pour chaque femelle à partir de la mesure de 5 ovocytes représentatifs du stock ovarien. Il est ainsi possible de construire un diagramme mettant en relation le stade physiologique de la femelle (cycle de mue et cycle ovarien) avec le nombre d'ampoule(s) séminale(s) inséminée(s) (0, 1 ou 2). L'illustration est donnée Figure 48.

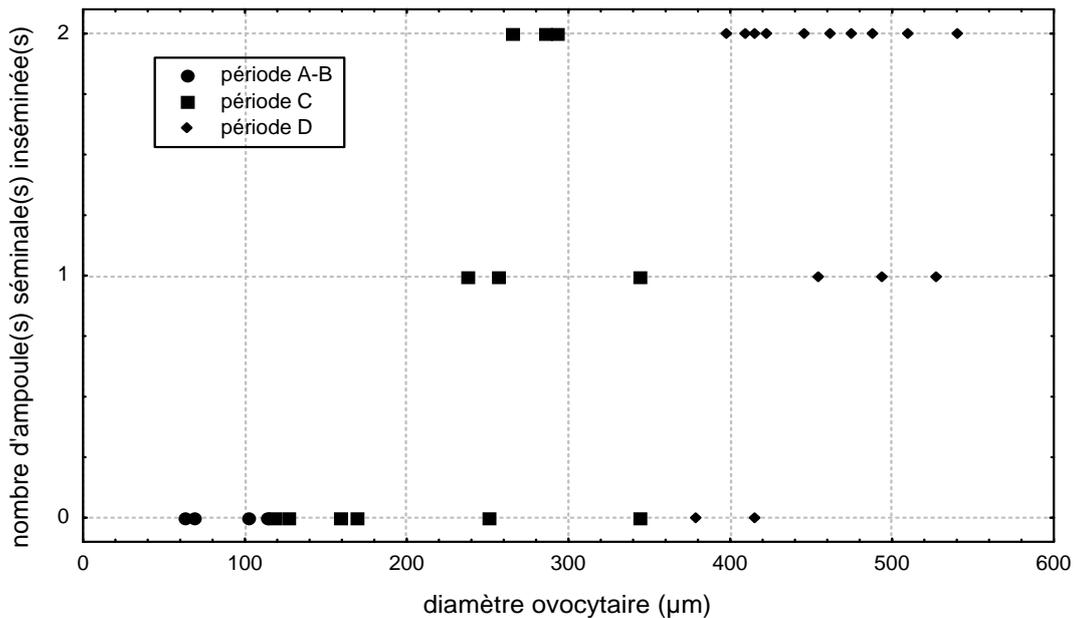


Figure 48 : Relation entre l'état physiologique de la femelle (cycle de mue et maturation ovocytaire) et le nombre d'ampoule(s) séminale(s) inséminée(s) après 24 h avec un mâle.

L'accouplement peut intervenir bien avant la période D du cycle de mue femelle. Le plus petit diamètre ovocytaire obtenu pour une femelle inséminée est 237 µm. A ce stade de développement, les ovocytes commencent à prendre une teinte orangée en rapport avec une accumulation croissante de vitellogénine ; c'est le démarrage de la vitellogenèse secondaire (Besse, 1976).

B. 4.6. Place des interactions sexuelles dans le cycle de mue femelle

Les résultats de Caubet *et al.* (1998) nous apprennent que ce stade de développement ovocytaire est atteint aux environs de la 4^e semaine d'intermue pour des femelles accouplées, et aux environs de la 5^e semaine pour des femelles isolées. Il semblerait donc que dès avant la vitellogenèse secondaire, il puisse y avoir un effet stimulateur du mâle. Une approche éthologique des interactions mâles-femelles a alors été entreprise.

Nous avons étudié le comportement des mâles face à des femelles de différents stades de mue (rencontres 1 mâle 1 femelle). Les observations se sont déroulées au sein de boîte de Pétri. La durée d'observation est fixée à 1 heure mais les animaux engagés dans une séquence d'accouplement sont suivis jusqu'à séparation. En fin d'observation, les femelles sont disséquées et un diamètre ovocytaire moyen (DO) est calculé pour chaque femelle à partir de la mesure de 5 ovocytes représentatifs du stock ovarien. Nous avons choisi de mettre en relation la fréquence et la durée des postures copulatoires (voir chapitre 3) en fonction de l'état d'avancement de la maturation ovocytaire des femelles. Les résultats sont présentés dans le Tableau 30 et sur la Figure 49.

	Pré-vitellogenèse & Vitellogenèse I	Vitellogenèse II	Vitellogenèse II (stade avancé)
	DO < 240	240 < DO < 500	DO > 500
nb de rencontres	8	21	15
% PC	75 %	52 %	67 %
δ PC (s)			
moyenne \pm ET	86.33 \pm 114.36	755.82 \pm 1143.48	1220.20 \pm 1382.13
médiane	43.50	167.00	590.00

Tableau 30 : Fréquence et durée des postures copulatoires (PC) en fonction du diamètre ovocytaire des femelles (DO en μm). % PC : pourcentage de rencontre avec postures copulatoires, δ PC (s) : durée en seconde des postures copulatoires (valeur moyenne \pm ET et valeur médiane).

Il apparaît tout d'abord que toutes les femelles, quelque soit leur stade de maturation ovocytaire, peuvent susciter un comportement sexuel chez les mâles. Les femelles en pré-vitellogenèse et vitellogenèse primaire (DO < 240 μm) sont tout autant, sinon plus souvent, observées en posture copulatoire (75 % des rencontres) que les femelles en vitellogenèse secondaire (240 < DO < 500 μm : 52 % ; DO > 500 μm : 67 %). Ce résultat est à souligner puisqu'il n'en a jamais été fait mention dans la littérature. Il était en effet classiquement admis que l'intérêt des mâles pour les femelles ne se manifeste que pendant la période où les copulations peuvent avoir lieu, c'est à dire pendant les tous derniers jours de l'intermue.

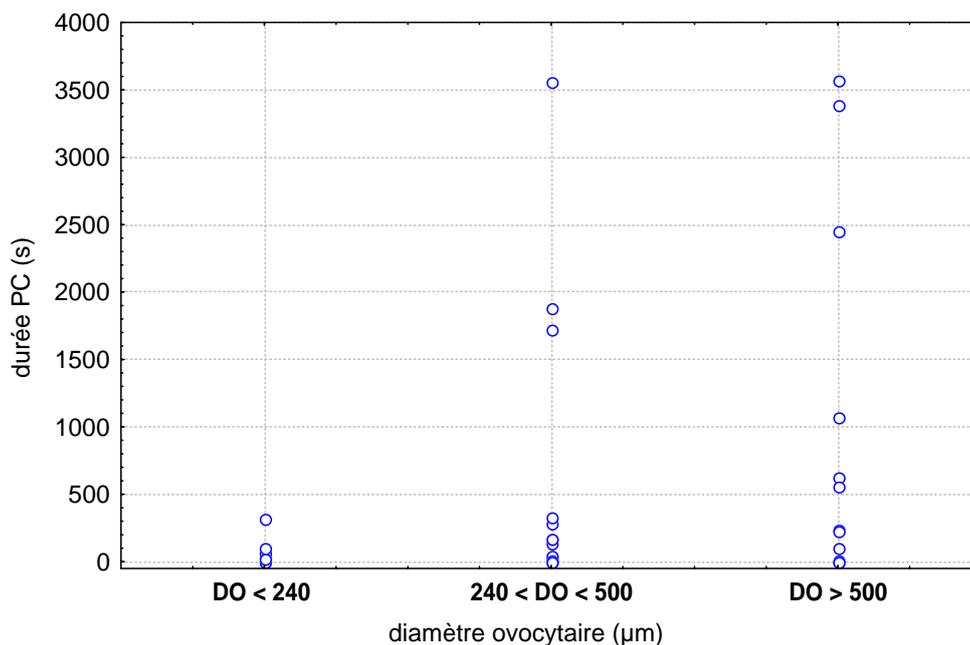


Figure 49 : Durée des postures copulatoires (PC, en seconde) en fonction du diamètre ovocytaire des femelles (DO, en μm).

Cependant, seules les femelles en vitellogenèse secondaire ont suscité des postures copulatoires de durées compatibles avec un réel accouplement ($n = 3$ pour $DO < 500 \mu\text{m}$, $n = 4$ pour $DO > 500 \mu\text{m}$). La posture copulatoire la plus longue avec une femelle de diamètre ovocytaire $< 240 \mu\text{m}$ est de 310 s (5 min 10 s), temps qui n'est pas suffisant pour un déroulement complet de l'accouplement (voir chapitre 3). Mead (1973) signale que chez *Armadillidium vulgare* « la durée du coït, au cours de 12 observations, oscille autour d'une moyenne de 14 minutes, avec des valeurs extrêmes de 10 à 18 minutes », et ce pour chaque hémicopulation. Nous avons attribué le terme de pseudo-copulations à ces postures copulatoires associées à une intromission sans insémination (employé par Rodriguez, 1998). Aussi surprenant soient-ils, ces phénomènes pseudo-copulatoires semblent relativement fréquents dans la reproduction des espèces, et notamment chez les arthropodes (Thornhill, 1976 ; Eberhard, 1985).

B. 4.7. Nature des stimuli sexuels mâles

Nous avons voulu connaître plus précisément la nature des stimuli mâles. En particulier, répondre à la question : est-ce la présence de sperme qui est stimulante ou l'acte mécanique de copulation ? Au vu de la littérature, la règle générale consiste en une stimulation de l'ovogenèse *via* des chémorécepteurs localisés dans les voies génitales femelles. Dans ce cas de figure, c'est le sperme ou le liquide séminal qui est en cause (chez les drosophiles : Merle, 1970 ; Boulétreau, 1974 ; chez les blattes : Brousse-Gaury, 1974 ; chez le coléoptère *Acanthoscelides obtectus* : Huignard *et al.*, 1977 ; chez les papillons *Pieris brassicae*, *Zeiraphera diniana*, *Laspeyresia pomonella* : Benz, 1970 ; chez les moustiques du genre *Aedes* : Leahy & Craig, 1965). Des composés actifs, communément appelés *sex-peptides*, ont très tôt été isolés des glandes paragoniales, d'abord chez *Drosophila melanogaster* (Chen & Diem, 1961), puis chez de nombreuses autres espèces de drosophiles (Chen & Balmer, 1989).

Pour vérifier la nature des stimuli mâles (chimiques ou physiques), nous avons sectionné les spermiductes entre les utricules testiculaires et les organes copulateurs. Ainsi, nous disposons de mâles capables de copuler, mais ne pouvant inséminer de sperme dans les orifices génitaux femelles. Ces mâles stérilisés sont alors accouplés à des femelles pendant toute la durée d'un intermue préparturriel. Cette incapacité à éjaculer fut doublement vérifiée *a posteriori* par le non-développement des ovocytes en embryons, et par l'absence de sperme dans la spermathèque des femelles. Les résultats sont consignés Tableau 28 et présentés graphiquement Figure 50.

La durée d'intermue préparturriel de femelles accouplées à des mâles ne pouvant éjaculer est identique à celle de femelles accouplées à des mâles intègres (31.53 ± 3.80 vs 29.10 ± 3.86 : $F_{[1,33]} = 1.50$, $p = 0.23$). Les mâles stérilisés sont donc tout aussi stimulant que des mâles normaux. A vrai dire ce résultat était attendu, puisque Jassem *et al.* (1991) avaient démontré que des femelles implantées de glandes androgènes sont capables de stimulation (rappelons que de tels individus présentent un comportement sexuel mâle et des organes copulateurs développés, mais ne produisent pas de sperme).

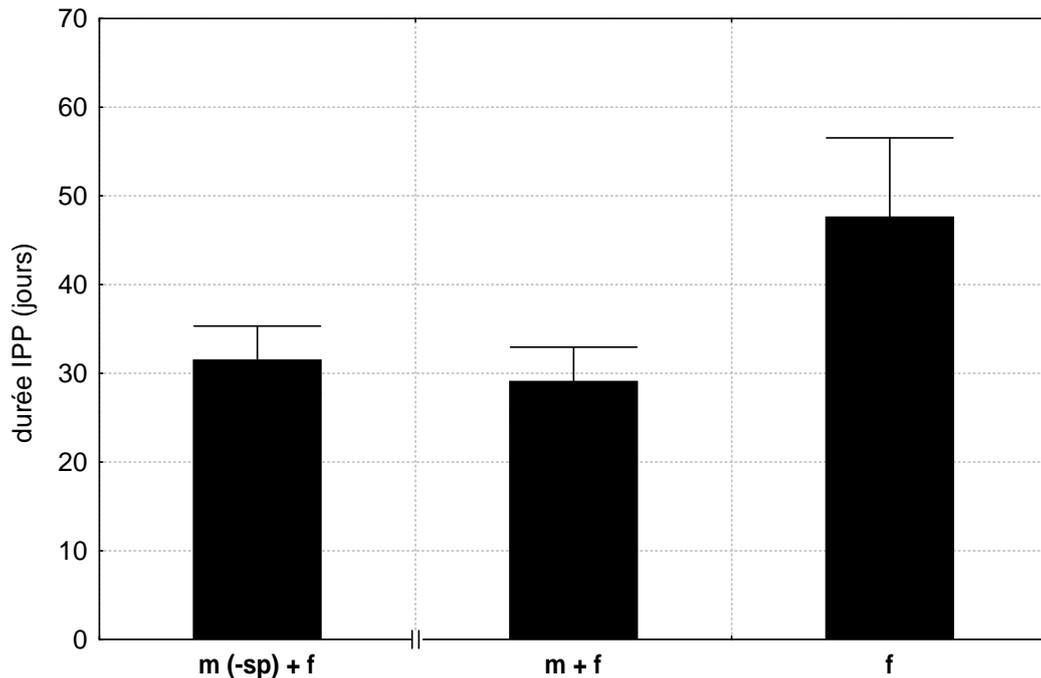


Figure 50 : Durée de l'intermue préparturiel (valeur moyenne \pm ET, données brutes non corrigées par la masse) pour des femelles accouplées à des mâles ne pouvant inséminer de sperme. Sont également reportées, les durées d'intermue des femelles dans les groupes témoins constitués la même année. *m (-sp) + f* : femelle accouplée à un mâle dont les 2 spermiductes ont été sectionnés. *f + m* : femelle accouplée à un mâle. *f + f* : femelle groupée par 2.

Il apparaît désormais que c'est l'acte mécanique de la copulation qui est à l'origine des stimuli mâles induisant l'accélération de la vitellogenèse. Des phénomènes similaires sont signalés chez les insectes. C'est le cas chez les criquets *Locusta migratoria* (Quo, 1959), chez des blattes (Roth, 1970 ; Brousse-Gaury, 1971), et chez quelques espèces de drosophiles (Boulétreau, 1974).

B.5. Synthèse

Nous avons montré que la présence d'un mâle uniquement pendant le temps nécessaire à l'accouplement est suffisante pour raccourcir significativement la durée de l'intermue préparturiel des femelles. A l'inverse, l'ablation des organes copulateurs mâles ou l'obturation des orifices génitaux femelles a pour effet de réduire, si ce n'est supprimer, l'« effet-mâle ».

Tous les résultats acquis à ce jour tendent à montrer que c'est l'acte copulatoire, associé ou non à l'insémination de sperme, qui est responsable de l'accélération de la maturation ovarienne des femelles. Nos résultats présentent de fortes similitudes avec ceux obtenus par Legrand (1958b) et Besse (1976) sur

Porcellio dilatatus. En effet, l'accouplement chez cette espèce induit également un raccourcissement de la durée de l'intermue en cours (intermue de 50 jours en présence d'un mâle contre 90 jours pour des femelles isolées). Cependant, des différences importantes existent entre ces 2 modèles, différences qui ont conduit les chercheurs à ne pas appliquer l'adage « mêmes causes, mêmes effets ». Tout d'abord, *P. dilatatus* est une espèce anautogène au sens de Davies (1964) ; en d'autres termes, il n'existe pas chez cette espèce de mue parturielle spontanée et c'est l'accouplement seul qui déclenche l'entrée en reproduction des femelles (voir Matériel & Méthodes). Autre différence majeure, *P. dilatatus* ne présente pas de temporalité stricte quant à la place de l'accouplement dans l'intermue de la femelle ; l'accouplement peut intervenir à tout moment au cours de n'importe quel intermue (Mead, 1976). Chez *A. vulgare*, l'accouplement étant supposé prendre place uniquement dans les quelques jours avant la mue parturielle, il ne pouvait, comme chez *P. dilatatus*, être impliqué dans le raccourcissement de l'intermue. En fait, la fenêtre de réceptivité sexuelle des femelles *A. vulgare* s'est avérée être beaucoup plus large, et les stimuli d'un accouplement précoce peuvent accélérer la maturation ovarienne.

Il reste cependant un point de divergence quant à la nature des stimuli mâles impliqués chez les 2 espèces. Chez *P. dilatatus*, l'accouplement d'une femelle avec un néo-mâle (femelle phénotypiquement masculinisée par implantât de glande androgène) ne présente pas d'effet, alors qu'il est stimulant chez *A. vulgare*. A partir de là, les conclusions qui s'imposent vont être différentes, faisant intervenir le sperme comme stimulus efficace dans le cas de *P. dilatatus* et uniquement la stimulation mécanique du tractus génital dans le cas d'*A. vulgare*.

A la suite des précédents auteurs, et dans les premiers temps où nous avons repris cette étude, l'« effet-mâle » se résumer à : « la présence d'un mâle raccourcit l'IPP des femelles ». Nous pensons aujourd'hui que l'interprétation se doit aussi d'être envisagée de manière inverse : ce n'est peut être pas tant la présence d'un mâle qui accélère la reproduction des femelles, mais plutôt l'absence de mâles qui retarde cette dernière. En première approche, il semble en effet que le coût associé à une ponte non fertilisée soit supérieur au gain d'une ponte précoce (voir discussion en fin de chapitre). A l'appui, et même si ce n'est pas une preuve en soi, le fait que l'intermue préparturriel d'une femelle accouplée à un mâle soit d'une durée similaire à celui d'un intermue normal (de l'ordre d'une trentaine de jours pour des femelles âgées d'un an), alors que l'intermue préparturriel de femelles isolées ou groupées par 2 est considérablement plus long (une cinquantaine de jours d'après nos propres résultats). Face à ce dilemme, et devant l'impossibilité de trancher entre accélération ou retard, nous considérerons pour le moins que la durée de maturation ovarienne, et donc de réceptivité sexuelle, présente une certaine plasticité chez les femelles *Armadillidium vulgare*.

C. L'investissement reproductif des femelles

Face à cette apparente plasticité de l'entrée en reproduction, nous avons cherché à savoir s'il n'existe pas également chez les femelles des facultés de régulation de l'investissement reproductif en terme de fécondité, fertilité et productivité ovarienne.

C.1. *Influence des stimuli de l'accouplement sur la fécondité*

Nous avons comparé la fécondité de femelles accouplées à un mâle à celle de femelles isolées ou groupées par 2. La fécondité a été estimée par comptage du nombre d'ovocytes pondus dans le marsupium, environ 15 jours après la mue parturielle. Ce délai de 15 jours, nous permet d'appréhender l'état de fécondation des femelles accouplées avec une certitude maximale. En effet, le procédé classique de recherche de sperme dans les voies génitales perd de son efficacité après la ponte, car une bonne partie du sperme est entraîné par le passage des ovocytes vers le marsupium (Mead, 1976). C'est pourquoi, nous avons également examiné l'état de développement des ovocytes pondus : à +15 jours, nous devons observer de jeunes embryons (manças) en cas de fécondation ou de simples ovocytes en cas de non-fécondation.

C. 1.1. Femelles accouplées vs femelles isolées

La fécondité des femelles accouplées (et fécondées) est supérieure à celle des femelles isolées (101.50 ± 19.29 vs 91.45 ± 18.61) (voir Tableau 31). Cependant, pour une exacte comparaison des fécondités, la masse des femelles doit être prise en compte. Il existe en effet chez les Oniscidea une relation très forte entre masse et fécondité (Sutton *et al.*, 1984). L'analyse sera alors effectuée par ANCOVA en utilisant la masse des femelles à la mue parturielle comme régresseur. Les résultats sont illustrés graphiquement (Figure 51).

	♀ isolée	♀ accouplée et fécondée
<i>n</i>	22	20
délai dissection (j après MP)	16.64±6.11	15.15±4.34
masse (mg)	130.68±20.12	125.20±19.15
nb ovocytes comptés	91.45±18.61	101.50±19.29
nb ovocytes ajustés	90	103
corrélation masse vs fécondité	$y = 69.12 + 0.67*x, r = 0.62$ $F_{[1,20]} = 12.66, p < 0.01$	$y = 64.82 + 0.59*x, r = 0.60$ $F_{[1,18]} = 10.09, p < 0.01$
ANCOVA		
pentés	$F_{[1,38]} = 0.01, p = 0.91$	
ordonnées à l'origine	$F_{[1,39]} = 7.85, p < 0.01$	

Tableau 31 : Masse et fécondité (nombre d'ovocytes dans le marsupium à environ +15 jours après la mue parturielle) pour des femelles isolées et des femelles accouplées (et fécondées) au cours l'intermue préparturriel.

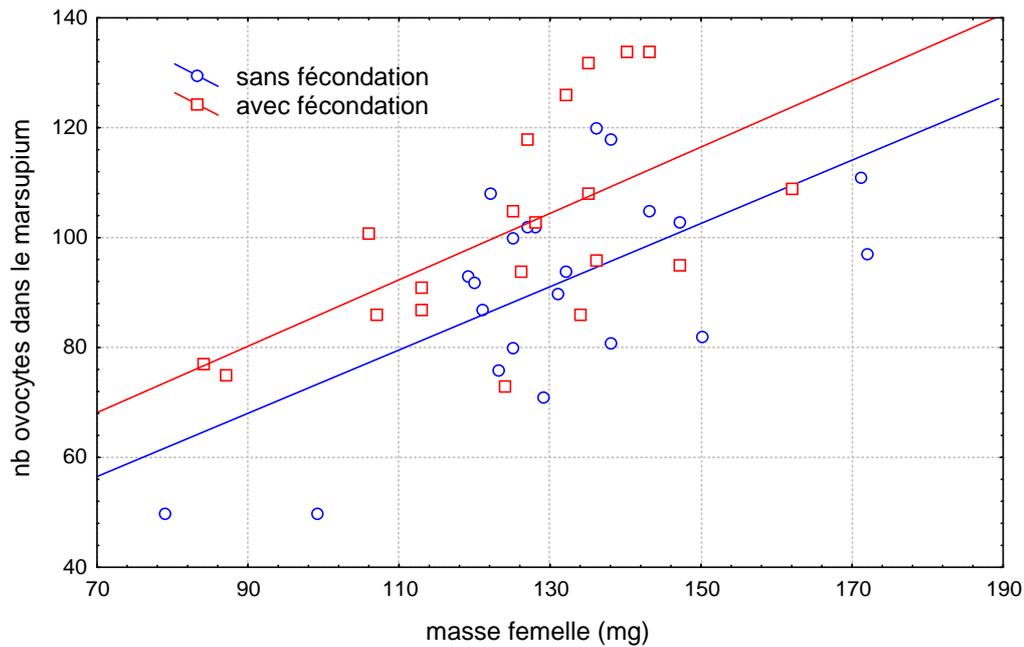


Figure 51 : Relation masse-fécondité pour des femelles isolées et des femelles accouplées (et fécondées) pendant l'intermue préparturriel.

Les pentes des droites de régression sont parfaitement similaires pour les 2 types de femelles ($F_{[1,38]} = 0.01, p = 0.91$). Cependant, les ordonnées à l'origine sont significativement différentes ($F_{[1,39]} = 7.85, p < 0.01$). Nous montrons ainsi que les femelles isolées présentent une fécondité statistiquement plus faible. Cela correspond, après ajustement par la masse, à une baisse de 13 % du nombre d'ovocytes pondus. Cependant, il reste possible que la baisse de fécondité observée chez les femelles isolées résulte d'un effet négatif de la condition d'isolement.

C. 1.2. Femelles accouplées vs femelles groupées par 2

Il convient donc de reprendre l'analyse en comparant la fécondité de femelles couplées à un mâle à celle de femelles groupées par 2. Les résultats sont présentés dans le Tableau 32, et illustrés graphiquement Figure 52.

Les pentes des droites de régression ne sont pas significativement différentes ($F_{[1,27]} = 1.93, p = 0.18$), mais les ordonnées à l'origine le sont ($F_{[1,28]} = 6.56, p < 0.05$). Le nombre d'ovocytes pondus par les femelles groupées par 2 est statistiquement inférieur à celui de femelles accouplées. La différence observée correspond à une variation de fécondité de 17 %.

Cette différence entre les 2 types de femelles peut avoir pour origine un recrutement plus important du nombre d'ovocytes qui vont s'engager dans le processus de maturation ovarienne chez les femelles accouplées. Ce peut également être la conséquence d'une résorption plus importante des ovocytes au cours de

la maturation ovarienne chez les femelles non accouplées (phénomène d'oosorption, voir par exemple Warburg, 1991). Quoiqu'il en soit, il s'agit d'un mécanisme visant à optimiser l'investissement reproductif des femelles.

	♀ groupées par 2	♀ accouplées et fécondées
<i>n</i>	20	11
délai dissection (j après MP)	15.10±6.15	14.45±2.91
masse (mg)	153.05±36.86	151.91±57.14
nb ovocytes comptés	109.10±32.10	126.64±53.89
nb ovocytes ajustés	109	127
corrélation masse vs fécondité	$y = 54.20 + 0.91*x, r = 0.79$ $F_{[1,18]} = 29.70, p < 0.001$	$y = 22.94 + 1.02*x, r = 0.96$ $F_{[1,9]} = 107.41, p < 0.001$
ANCOVA		
pentés	$F_{[1,27]} = 1.93, p = 0.18$	
ordonnées à l'origine	$F_{[1,28]} = 6.56, p < 0.05$	

Tableau 32 : Masse et fécondité (nombre d'ovocytes dans le marsupium à environ +15 jours après la mue partielle) pour des femelles groupées par 2 et des femelles accouplées (et fécondées) au cours l'intermue préparturriel.

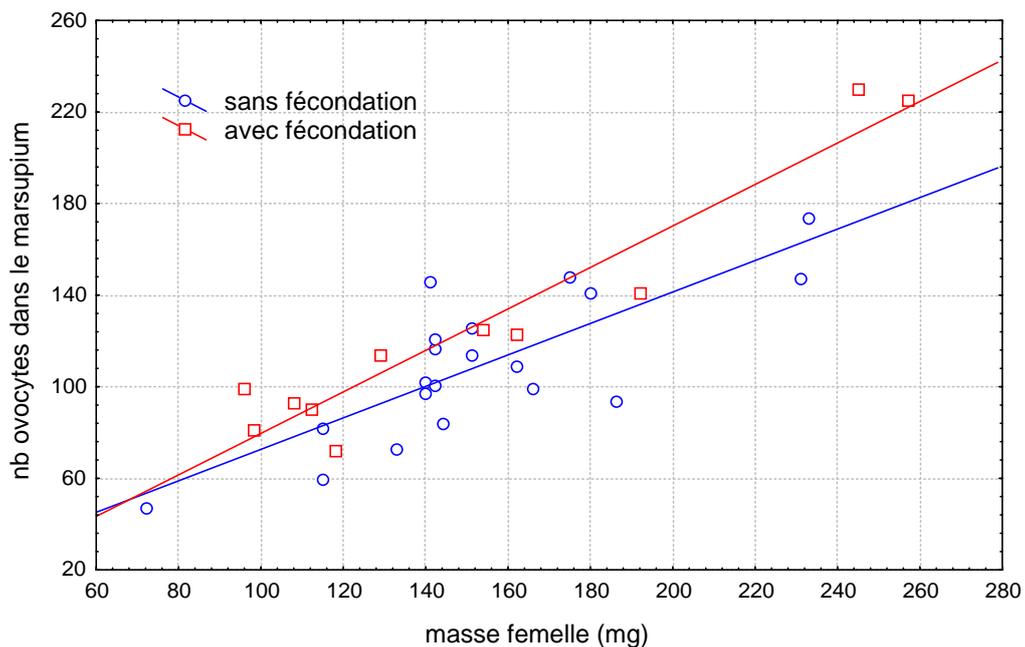


Figure 52 : Relation masse-fécondité pour des femelles groupées par 2 et des femelles accouplées pendant l'intermue préparturriel.

C.2. *Phénomènes de compensation après ovariectomie unilatérale*

Pour illustrer la faculté de régulation au niveau ovarien, nous allons relater une étude visant à mettre en évidence un phénomène de compensation inter-ovarien après ablation unilatérale d'un ovaire (ovariectomie). La compensation sera évaluée par comparaison avec des femelles intègres (non ovariectomisées) en terme de productivité ovocytaire, fécondité et de fertilité.

Des ablations unilatérales d'ovaires ont été pratiquées, en collaboration avec Gilbert Martin et Maryline Frelon, sur des femelles alors en repos sexuel (octobre). En début de saison de reproduction (janvier-février), ces femelles ovariectomisées et des femelles témoins intègres ont été mis en couple avec un mâle pendant toute la durée d'un intermue préparturriel. A la mue parturienne, le mâle est retiré et des lots de femelles seront disséqués à +15 jours après la mue parturienne et à +10 jours après la mise bas.

C. 2.1. Résultats en terme de fécondité

A +15 jours après la mue parturienne, nous avons compté le nombre d'ovocytes présents dans le marsupium des femelles ovariectomisées et des femelles témoins intègres. Les résultats sont présentés dans le Tableau 33.

Il n'y a pas de différence statistiquement significative entre la fécondité des femelles ovariectomisées (1 ovaire) et celle des femelles témoins ($F_{[1,15]} = 4.38, p = 0.054$). Les moyennes ajustées à la masse pour nos 2 groupes fournissent les valeurs suivantes : 106 ovocytes pour les femelles ovariectomisées contre 142 pour les femelles intègres. La différence représente une baisse de fécondité de 25 % pour les femelles ovariectomisées.

	♀ (2 ovaires)	♀ (1 ovaire)
<i>n</i>	8	10
masse femelle (mg)	170.88±24.93	153.10±16.42
nb ovocytes comptés	144.12±28.31	104.20±35.85
nb d'ovocytes ajustés	146	106
ANCOVA	$F_{[1,15]} = 4.38, p = 0.054$	

Tableau 33 : Masse et fécondité (nombre d'ovocytes dans le marsupium à +15 jours après la mue parturienne) pour des femelles témoins intègres (2 ovaires) et des femelles ovariectomisées unilatéralement (1 ovaire).

Nous avons ensuite estimé, pour chaque femelle ovariectomisée, leur fécondité théorique attendue d'après leur propre masse (en fonction de la relation masse-fécondité chez les femelles intègres : $n = 8, r = 0.62, p = 0.07$), puis divisé cette valeur par 2. La comparaison du nombre d'ovocytes comptés et attendus chez les femelles ovariectomisées révèle une différence très hautement significative (104.20 ± 35.85 vs 65.75 ± 5.80 : $df = 9, X^2 = 435.52, p < 0.001$). L'ablation d'un ovaire chez une femelle n'entraîne donc pas une baisse de sa fécondité à hauteur de 50 %. Nous sommes en présence d'une faculté de régulation de la part des

femelles ovariectomisées. Reste à savoir si cela résulte d'une plus grande proportion d'ovocytes qui s'engagent dans le processus de maturation ovocytaire ou d'une plus faible proportion d'ovocytes qui dégènèrent.

C. 2.2. Résultats en terme de productivité ovocytaire

Pour trancher entre ces 2 possibilités, nous avons étudié la productivité ovocytaire des 2 types de femelles au niveau de l'ovaire. La productivité ovocytaire est évaluée à partir du nombre d'ovocytes dans les ovaires avant la ponte (au cours d'un intermue parturiel, à +10 jours après la mise-bas). A ce stade, les ovocytes des femelles préparant une deuxième reproduction sont en début de vitellogenèse secondaire (diamètre ovocytaire > 250 μm), ce qui permet d'appréhender le nombre d'ovocytes réellement recrutés dans le processus de maturation ovocytaire. Les résultats sont présentés dans le Tableau 34.

Il existe une différence très hautement significative dans la productivité ovocytaire des 2 types de femelles ($F_{[1,21]} = 25.43, p < 0.001$). Après ajustement par rapport à la masse, nous obtenons des valeurs de 108 ovocytes pour les femelles ovariectomisées, et de 182 pour les femelles témoins intègres, ce qui représente une baisse de fécondité de 40 %. La différence entre le nombre d'ovocytes comptés et attendus chez les femelles ovariectomisées (d'après la relation masse-fécondité chez les femelles témoins intègres, $n = 12, r = 0.77, p < 0.01$) est hautement significative (105.75 \pm 24.45 vs 88.92 \pm 13.08 : $df = 11, X^2 = 175.53, p < 0.001$). Cela signifie qu'une proportion plus importante d'ovocytes est recrutée pour entrer en vitellogenèse chez les femelles ne possédant plus qu'un seul ovaire.

	♀ (2 ovaires)	♀ (1 ovaire)
<i>n</i>	12	12
masse femelle (mg)	142.25 \pm 28.80	137.75 \pm 18.41
nb ovocytes comptés	184.08 \pm 53.00	105.75 \pm 24.45
nb d'ovocytes ajustés	182	108
ANCOVA	$F_{[1,21]} = 25.43, p < 0.001$	

Tableau 34 : Masse et productivité ovocytaire (nombre d'ovocytes dans les ovaires avant la ponte) pour des femelles témoins intègres (2 ovaires) et des femelles ovariectomisées unilatéralement (1 ovaire).

C. 2.3. Résultats en terme de fertilité

Avec la procédure expérimentale de l'expérience précédente, nous avons pu également comparer le nombre de pulli libérés par les 2 types de femelles (comptage à +10 jours après la mise-bas). Les résultats sont présentés dans le Tableau 35.

Il n'y a de différence significative dans le nombre de pulli libérés par les femelles ovariectomisées (moyenne ajustée à la masse = 69 pulli) et les femelles témoins intègres (89 pulli) ($F_{[1,21]} = 3.14, p = 0.09$). A

ce niveau, l'ablation d'1 ovaire ne s'accompagne plus que d'une diminution de 22 % du nombre de descendants. La comparaison du nombre de pulli comptés et attendus chez les femelles ovariectomisées (d'après la relation masse / fécondité chez les femelles intègres, $n = 12$, $r = 0.77$, $p < 0.01$) fait ressortir une différence hautement significative (67.17 ± 31.12 vs 43.29 ± 8.31 : $df = 11$, $X^2 = 411.48$, $p < 0.001$).

	♀ (2 ovaires)	♀ (1 ovaire)
<i>n</i>	12	12
masse femelle (mg)	142.25±28.80	137.75±18.41
nb pulli comptés	90.67±28.31	67.17±31.12
nb pulli ajustés	89	69
ANCOVA	$F_{[1,21]} = 3.14$, $p = 0.09$	

Tableau 35 : Masse et fertilité (nombre de pulli à +10 jours après la mise-bas) pour des femelles témoins intègres (2 ovaires) et des femelles ovariectomisées unilatéralement (1 ovaire)

C.3. Synthèse

L'ablation d'un ovaire chez une femelle ne s'accompagne pas d'une baisse de fécondité/fertilité de 50 % par rapport à une femelle témoin intègre. Il existe des mécanismes de compensation qui interviennent à différents niveaux. Tout d'abord au niveau intra-ovarien avec une plus grande proportion d'ovocytes qui s'engagent dans le processus de maturation ovocytaire. Ensuite au niveau intra-marsupial avec une proportion plus importante d'ovocytes pondus et fertilisés. A ce niveau, il est possible d'invoquer une meilleure survie des embryons chez les femelles ovariectomisées. Il existe en effet chez les Oniscidea, une mortalité naturelle intra-marsupiale qui varie généralement de 1 à 10 % et qui peut atteindre 30 % chez certaines espèces (selon Warburg, 1991, 1994, d'après la différence entre le nombre d'ovocytes pondus dans le marsupium et le nombre de pulli libérés à la mise-bas). Cette mortalité intra-marsupiale des embryons pourrait être densité-dépendante. En effet, à l'intérieur du marsupium, les embryons sont en contact avec des cotylédons qui sécrètent un fluide marsupial (mucus, ions et molécules organiques) à rôle protecteur, nourricier, et probablement oxygénateur (Hoese & Janssen, 1989). Or le nombre de ces protubérances est toujours limité par rapport au nombre d'embryons (environ 10 cotylédons chez *A. vulgare*, Lewis, 1991). On peut donc penser qu'un meilleur développement, et à terme une meilleure survie, est assuré parmi la descendance des femelles ovariectomisées. Quoiqu'il en soit, l'ensemble de ces mécanismes de compensation (inter-ovarien et intra-marsupial) fait que la baisse de *fitness* des femelles ovariectomisées n'est finalement plus que de 22 % en terme de pulli libérés. L'évolution de la compensation aux différents niveaux est illustrée Figure 53.

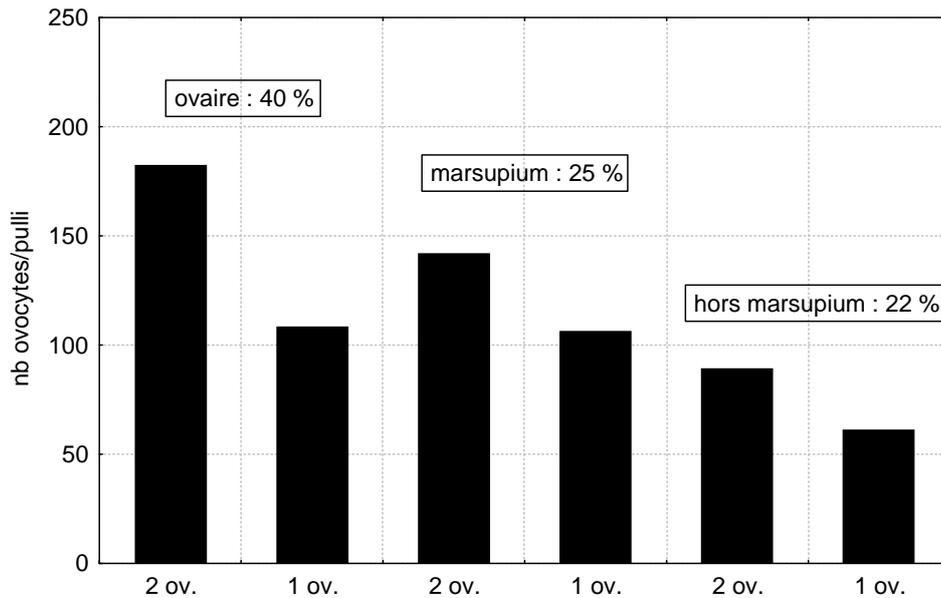


Figure 53 : Productivité ovocytaire (nb ovocytes dans ovaire), fécondité (nb ovocytes dans marsupium), et fertilité (nb pullis libérés) pour des femelles témoins intègres (2 ovaires) et des femelles ovariectomisées (1 ovaire). Est indiquée dans les encadrés, la différence de fécondité/fertilité entre les 2 types de femelles.

La faculté de compensation démontrée ici de manière expérimentale peut s'avérer opérante chez les femelles fécondées unilatéralement (voir chapitre 3, conflits inter-sexes). En effet, chez *A. vulgare*, la séquence classique d'accouplement (2 héli-copulations visant à inséminer les 2 tractus génitaux femelles) semble supporter certaines déviations. En particulier, il peut arriver qu'après une première héli-copulation les partenaires se séparent (d'après nos propres observations : 2 observations 42) ou que le mâle re-insémine la même ampoule séminale (1 observation sur 42).

D. Conclusion & Discussion

L'ensemble des résultats acquis à ce jour chez *Armadillidium vulgare* met clairement en évidence la faculté des femelles à pouvoir moduler leur investissement reproductif en fonction de l'abondance des mâles. Nous avons notamment montré que l'absence de stimuli mâles lors de la maturation ovarienne a pour effet de diminuer le nombre d'ovocytes pondus *via* un phénomène d'oosorption. Les femelles peuvent ainsi minimiser le coût d'une ponte à blanc, en remobilisant l'énergie stockée dans les ovocytes. La faculté d'adaptation des femelles s'illustre également par une plasticité de l'entrée en reproduction. En présence de mâles, les stimuli de l'accouplement au cours de l'intermue préparturriel accélèrent le processus de vitellogenèse ce qui permet une mise-bas précoce des jeunes, et donc une augmentation de leur taux de survie (augmentation de *fitness*

des génitrices par le biais de la survie des jeunes) (Caubet, 1998). Par ailleurs, il a été démontré que plus la période de reproduction commence tôt dans l'année plus le nombre de ponte est important (augmentation de fitness des génitrices par un nombre plus important de descendants). Dans les faits, cela donne une moyenne de 3 pontes pour les femelles précoces (1^e mise-bas en mars) contre 1 seule ponte pour les femelles tardives (1^e mise bas en avril) (Mocquard *et al.*, 1989 ; Souty-Grosset *et al.*, 1998). A l'inverse, en l'absence de stimuli mâle au cours de l'intermue préparturiel, la période de réceptivité des femelles peut être allongée, ce qui contribue à minimiser les risques de ponte à blanc (en augmentant la probabilité de rencontre avec un mâle avant la ponte). Un phénomène similaire est signalé chez l'isopode aquatique *Idotea baltica*. Chez cette espèce, la copulation intervient normalement durant la mue, mais il a pu être montré qu'en l'absence de mâle, la période de réceptivité des femelles peut s'allonger de 2 ou 3 jours (Borowsky, 1987).

Il est intéressant à ce niveau de faire un parallèle avec les autres voies évolutives empreintées par les divers groupes d'Oniscidea. Pour 2 Porcellionidae, *Porcellio dilatatus* et *Porcellionides pruinosus*, ainsi qu'un Armadillidae *Armadillo officinalis*, la vitellogenèse ne peut avoir lieu que suite à un accouplement (Mead, 1976). Ainsi, le problème de ponte à blanc est résolu puisque c'est l'insémination qui déclenche le processus de maturation ovarienne. Chez *Hemilepistus reaumuri*, et probablement chez d'autres espèces du même genre, le mâle semble nécessaire à l'entrée en reproduction des femelles, mais dans ce cas précis sa seule présence suffit. En effet, lorsque le couple est séparé par un grillage ou que le mâle a été amputé de ses gonopodes, l'entrée en reproduction des femelles peut néanmoins avoir lieu (Linsenmair, 1984 ; Nasri *et al.*, 1996). Chez ces espèces semi-désertiques cependant, les risques de pontes à blanc sont réduits par la nécessité écologique de liens étroits entre le mâle et la femelle (monogamie), pour mener à bien les diverses étapes de la reproduction (activités de creusement et de surveillance des terriers) (Linsenmair, 1984, 1989).

DISCUSSION GÉNÉRALE

A. Stratégies de reproduction des Oniscidea

- A.1. L'importance de la taille
- A.2. La stratégie de résistance chez les femelles
- A.3. La spermathèque
- A.4. Plasticité de la reproduction
- A.5. La recherche active des femelles par les mâles
- A.6. Système de reproduction

B. Interactions Oniscidea -*Wolbachia*

- B.1. Les coûts liés à la présence des bactéries
- B.2. Évolution de l'association

DISCUSSION GÉNÉRALE

La discussion sera articulée autour de 2 axes majeurs. Nous discuterons tout d'abord nos principaux résultats, en y intégrant les données de la littérature, pour essayer de dégager les grandes tendances évolutives concernant les stratégies de reproduction développées par les Oniscidea. Puis, dans un deuxième temps, nous nous intéresserons à l'interaction des bactéries féminisantes *Wolbachia* sur les paramètres reproductifs de leurs hôtes Oniscidea.

A. Stratégies de reproduction des Oniscidea

A.1. *L'importance de la taille*

La taille des animaux apparaît comme un paramètre clé dans les stratégies de reproduction développées par les mâles et les femelles. Les Oniscidea présentent en effet une croissance continue qui se poursuit bien au-delà de la maturité sexuelle. Cela se traduit au niveau populationnel par une large gamme de taille d'individus potentiellement reproducteurs. L'existence d'une grande variabilité de taille entre les membres d'un même sexe et entre les membres des deux sexes est particulièrement vérifiée pour les espèces itéropares (plusieurs événements reproductifs au cours de la vie). Dans une moindre mesure, cela tient aussi pour les espèces semelpares (1 seul événement reproductif). Il existe en effet chez les Oniscidea une grande variabilité interindividuelle de croissance (phénomène de *cohort splitting*) qui a pour effet de générer une certaine diversité de taille parmi les individus sexuellement matures (Sunderland *et al.*, 1976 ; Willows, 1987).

Dans la compétition inter-mâle, l'issue des conflits semble être à l'avantage des gros mâles. Nous avons montré chez l'espèce *Porcellionides pruinosus* que les gros mâles ont un avantage compétitif sur les plus petits et que la position de dominance offre un accès privilégié aux ressources du milieu (même si le dominé n'est pas totalement exclu). La supériorité des gros mâles dans les confrontations entre mâles est également signalée chez plusieurs autres Oniscidea (Mead, 1973 ; Linsenmair, 1984 ; Johnson, 1985). Chez *Venezillo evergladensis*, les gros mâles ont des opportunités d'accouplement plus importantes que les petits (Johnson, 1985). Chez certains *Porcellio*, il semble même que la taille oriente les stratégies compétitives adoptées par les mâles au cours de leur vie. Les gros mâles défendent de manière exclusive des ressources (terriers et nourriture) vers lesquelles sont attirées les femelles, alors que les plus petits adoptent une stratégie alternative qui consiste à tenter de s'accoupler avec toutes les femelles rencontrées (Linsenmair, 1984, 1989).

Il n'existe pas à notre connaissance de données mettant en évidence de plus fortes capacités copulatoires chez les gros individus. La fécondité chez les femelles est par contre fortement corrélée avec leur masse (pour revue, voir Sutton *et al.*, 1984). Les grosses femelles produisent un nombre plus important de descendants et leur contribution à la démographie des populations a été maintes fois soulignée (Rushton & Hassal, 1987 ; Hassal & Dangerfield, 1990 ; Caubet, 1998).

La taille est également un paramètre clé dans l'histoire de vie des femelles. Les phases de reproduction s'accompagnant d'une croissance nulle (Mocquard, 1971 ; Lawlor, 1976), il doit exister, au moins chez les espèces itéropares, un compromis (*trade off*) concernant la décision d'entrée en reproduction. Cela semble apparent au regard des données obtenues dans les populations naturelles. Un décalage est systématiquement observé entre l'entrée en reproduction des grosses femelles (cohorte de 2 ans et plus) et des petites femelles (cohorte d'un an), les grosses femelles étant plus précoces (Paris & Pitelka, 1962 ; Hassal & Dangerfield, 1990 ; Zimmer & Kautz, 1997). Les petites femelles allouent donc une part de leur budget énergétique à la croissance avant de commencer leur vie reproductive. La taille semble également être un paramètre important dans la décision d'accouplement.

A.2. *La stratégie de résistance chez les femelles*

Il semble que la stratégie femelle consiste à systématiquement résister aux tentatives d'accouplement des mâles (Mead, 1973 ; Linsenmair, 1984 ; données personnelles). Il est possible d'y voir un mécanisme cryptique de choix (Eberhard, 1996), les femelles sélectionnant les mâles suffisant gros et persévérant pour partenaire sexuel. Pour le moins, il existe une différence de taille au delà de laquelle l'accouplement est physiquement impossible (petits mâles vs grosses femelles). Une telle stratégie de résistance des femelles a été démontrée chez de nombreux isopodes aquatiques (voir Jormalainen, 1998). L'intérêt pour les femelles serait de sélectionner les mâles âgés qui présentent en moyenne une plus grande valeur biologique (Balmford & Read, 1991 ; Maynard Smith, 1991). Cependant, nous avons identifié chez *A. vulgare* un coût à cette stratégie de résistance. Il apparaît chez les très grosses femelles qui ne trouvent pas de mâles assez gros pour surpasser leur résistance et assurer la copulation. Une probabilité plus faible d'accouplement chez les grosses femelles a déjà été mise en évidence chez des amphipodes (Hatcher & Dunn, 1997). Cependant, l'existence d'une spermathèque et la longévité démontrée du pouvoir fécondant des spermatozoïdes (Vandel, 1941a ; Howard, 1943), permet à ces femelles d'utiliser le sperme obtenu lors d'accouplements antérieurs, et donc de participer effectivement à la reproduction. L'existence d'une spermathèque pourrait ainsi expliquer le maintien de cette stratégie de résistance femelle.

A.3. *La spermathèque*

Il existe malheureusement peu de données concernant la présence systématique d'une spermathèque chez les Oniscidea. Une revue de la littérature montre pour le moins une capacité de stockage du sperme chez

des femelles appartenant à des familles très diverses (Ligidae, Tylidae, Oniscidae, Armadillidae, Armadillididae, Porcellionidae). L'existence d'une spermathèque permettrait notamment de faire face à des difficultés de rencontres entre partenaires sexuels. Nous y voyons un paramètre clé dans le succès reproductif des femelles Oniscidea.

Il a ainsi pu être montré, par des accouplements avec des mâles de phénotypes différents (albinos vs sauvage), qu'il existe un brassage des spermatozoïdes dans la spermathèque et que la paternité est partagée entre les différents mâles (Sassaman, 1978 ; Johnson, 1982 ; Moreau, 2001). La multi-paternité est supposée offrir de nombreux bénéfices aux femelles comme à la descendance *via* notamment une plus grande variabilité génétique (Birkhead & Parker, 1997).

A.4. *Plasticité de la reproduction*

Il existe différents mécanismes permettant de maximiser l'investissement reproductif des femelles. En terme d'allocation de ressources (Hirshfield & Tinckle, 1975), l'événement reproductif représente en effet une part importante de leur budget énergétique. L'allocation reproductrice (calculée comme le rapport entre la masse des pulli à la naissance et la masse de la femelle) a été estimée aux environs de 30 à 40 % pour la majorité des espèces d'Oniscidea étudiées (Sutton *et al.*, 1984). Le coût associé à une ponte sans fertilisation est donc important.

A partir des isopodes aquatiques et des Oniscidea dits « primitifs » s'est opérée une évolution vers une plus large fenêtre de réceptivité des femelles à l'accouplement (Mead, 1976 ; Souty-Grosset *et al.*, 1993). Chez certaines espèces de Porcellionidae le risque de ponte non fertilisée a été contourné par l'adoption d'une stratégie qui consiste à initier la maturation ovarienne par les stimuli liés à l'accouplement (Mead, 1976). Chez les espèces qui ont conservé le mode ancestral d'une maturation ovarienne déclenchée par les stimuli de l'environnement, nous avons montré à partir du modèle *Armadillidium vulgare* qu'il existe une faculté d'ajuster la période de ponte à l'abondance locale en mâles. Chez les représentants du genre *Hemilepistus*, la maturation ovarienne n'est déclenchée qu'après la formation du couple (Nasri *et al.*, 1996). L'adoption du mode de vie terrestre apparaît ainsi associée à une plus grande maîtrise de la reproduction de la part des femelles.

A.5. *La recherche active des femelles par les mâles*

Il semble que la stratégie la plus communément employée par les mâles Oniscidea soit une recherche active des femelles sexuellement réceptives (*scramble competition*, Thornhill & Alcock, 1983). Cette affirmation est avant tout basée sur l'existence d'un dimorphisme antennaire de longueur en faveur des mâles (données personnels ; Vandel, 1960). Un tel dimorphisme au niveau de ces principaux organes

chémorécepteurs est en effet un argument fort pour penser que les antennes des mâles pourraient avoir évolué sous la pression sélective de la recherche des femelles (Andersson, 1994). La discrimination des statuts spécifiques et physiologiques des femelles s'opérant au contact, la stratégie de recherche devrait également être associée à une mobilité plus importante chez les mâles. Nous l'avons montré par des suivis d'activité locomotrice en laboratoire, ainsi que par des données de colonisation en milieu naturel. Une plus grande mobilité des mâles est également signalée par d'autres auteurs (Erhard, 1992 ; Zimmer & Brauckmann, 1997).

Par ailleurs, des études de structuration d'âge en populations naturelles montrent que les mâles sont faiblement représentés dans les cohortes âgées (Dangerfield & Telford, 1990 ; Moreau, 2001). Il est possible de relier cette plus grande mortalité des mâles à un coût associé à la recherche active des partenaires sexuels (prédation accrue, métabolisme plus élevé). Chez d'autres groupes d'invertébrés, une mortalité plus importante des mâles est observée lorsque ces derniers entrent en compétition par *scramble* (Partridge & Harvey, 1985). Les modèles théoriques prédisent que cette stratégie se met en place lorsque la ressource femelle est distribuée par *patch*, ce qui semble être le cas chez les Oniscidea (microhabitats liés à l'obscurité et à l'humidité) (Cole, 1946 ; Hornung & Warburg, 1995).

A.6. *Système de reproduction*

Pour la majorité des espèces, beaucoup de données plaident en faveur d'un système de reproduction de type polygynandrie ou promiscuité sexuelle (Thornhill & Alcock, 1983). L'existence de plusieurs partenaires sexuels a été de multiples fois démontrée chez les mâles (Linsenmair, 1989 ; Moreau, 2001 ; Moreau *et al.*, 2002 ; données personnelles). L'existence de multiples partenaires chez les femelles est également vérifiée pour de nombreuses espèces (Lueken, 1968 ; Adamkewicz, 1969 ; Sassaman, 1978 ; Johnson, 1976, 1982 ; Linsenmair, 1989 ; Moreau, 2001). Comme dans la plupart des systèmes polygynandriques, les soins parentaux sont alors uniquement prodigués par le sexe femelle (Birkhead & Parker, 1997).

L'évolution vers un système monogamique chez les représentants du genre *Hemilepistus* (Trachelipodidae) résulterait de la nécessité d'un partage de l'effort reproductif entre mâle et femelle (creusement du terrier, soins à la descendance) en rapport avec des conditions environnementales particulièrement contraignantes (Schneider, 1971 ; Wickler & Seibt, 1981 ; Linsenmair, 1984). Ces espèces vivent en effet en milieux arides et désertiques, et la survie des jeunes serait dépendante de la coopération prolongée entre les 2 parents. Une étape intermédiaire vers l'évolution d'un système de type monogamique est également rapportée pour des espèces appartenant à une autre famille (Porcellionidae, genre *Porcellio*) (Linsenmair, 1984, 1989). Dans les classifications proposées par les sociobiologistes (Wilson, 1975 ; Jaisson, 1993), l'existence d'une coopération biparentale dans les soins à la descendance place ces Oniscidea à un niveau de subsocialité.

B. Interactions Oniscidea-*Wolbachia*

B.1. *Les coûts liés à la présence des bactéries*

Les bactéries *Wolbachia* sont des endosymbiotes cellulaires généralement qualifiés de parasites de la reproduction (Werren & O'Neill, 1997). Leur présence chez de nombreux invertébrés est associée à des effets négatifs sur la *fitness* des hôtes. Elles induisent différentes altérations de la reproduction qui se traduisent généralement par des baisses de fécondité ou de descendants (Hoffman *et al.*, 1990 ; Stouthamer & Luck, 1993 ; Wade & Chang, 1995). Chez les Oniscidea, des études récentes ont mis en évidence des coûts physiologiques liés à *Wolbachia*. Ainsi, chez l'espèce *Armadillidium vulgare*, le nombre et la taille des ovocytes (dans les ovaires) est plus faible chez les femelles infectées (Moreau, 2001).

Il existe également une sélection sexuelle contre les femelles infectées par la bactérie. L'investissement reproductif des mâles est en effet moindre face à des femelles à *Wolbachia* (en terme de copulations comme en terme de volume spermatique inséminé) (Moreau *et al.*, 2001). Il a par ailleurs pu être montré que l'effet négatif n'est pas attribuable à la présence de bactéries mais au génotype des femelles (Moreau *et al.*, 2001). L'interprétation que nous en donnons est que ces femelles à bactéries sont des néofemelles (mâles génétiques féminisés par *Wolbachia*) dont la féminisation serait incomplète. A l'appui, les comportements atypiques manifestés par les néofemelles au cours de la séquence sexuelle, et qui conduisent à de plus fréquentes interruptions de copulations (Bertin, 1999).

Au niveau individuel, les études menées en laboratoire laissent donc entrevoir différents coûts liés à la présence des bactéries féminisantes *Wolbachia*.

B.2. *Evolution de l'association*

Au niveau populationnel, la présence de *Wolbachia* est associée à de fréquents déséquilibres de la sex-ratio, avec pour effet principal de réduire le nombre de mâles sexuellement reproducteurs (Juchault *et al.*, 1993 ; Rigaud *et al.*, 1997). Cependant, des études récentes en populations naturelles ont montré que la très grande majorité des femelles sexuellement matures présente du sperme dans leurs voies génitales, et qu'elles n'effectuent donc peu ou pas de « pontes à blanc » (Moreau & Rigaud, 2000 ; Moreau, 2001). Ainsi, malgré la présence de ces facteurs féminisants, le nombre de mâles est apparemment suffisant pour assurer la reproduction dans les populations.

Il existe chez les Oniscidea certains traits d'histoire de vie qui peuvent être vus comme des prédispositions permettant de supporter les altérations de la reproduction induites par *Wolbachia*.

Chez les Oniscidea, les mâles sont constamment disponibles pour l'accouplement (à l'exception des quelques jours autour de la mue) (Moreau, 2001). Les femelles présentent à l'inverse des fenêtres de réceptivité beaucoup plus restreintes, en rapport notamment avec un plus fort investissement reproductif (synthèse et accumulation de réserves vitellines, incubation marsupiale). Qui plus est, le décalage de l'entrée en reproduction entre les différentes cohortes de femelles (Paris & Pitelka, 1962 ; Hassal & Dangerfield, 1990 ; Zimmer & Kautz, 1997) contribue à désynchroniser la reproduction au niveau populationnel. Ainsi, la sex-ratio opérationnelle dans les populations (rapport entre le nombre de mâles et de femelles disponibles pour la reproduction à un moment donné, Emlen & Oring, 1977) est proche de l'équilibre (Moreau & Rigaud, 2000 ; Moreau, 2001).

Nous avons vu également qu'il existe chez les femelles différents mécanismes qui leur permettent de moduler et de synchroniser leur reproduction en fonction de la disponibilité en mâles. Les mâles, de plus, présentent une activité spermatogénétique quasi continue et très importante (Radu & Cracium, 1969). Ainsi, la capacité copulatoire de mâles vierges chez *Armadillidium vulgare* a été estimée à environ 10 femelles fécondées en 4 jours (Moreau, 2001). Associée à ce fort taux potentiel reproducteur (voir Clutton-Brock & Parker, 1992), la stratégie mâle de recherche active du partenaire sexuel (*scramble competition*) doit permettre d'assurer la rencontre et la fécondation d'un grand nombre de femelles. La faculté de discrimination de l'état physiologique des femelles doit également permettre aux mâles d'optimiser leur stratégie de recherche-fécondation en ne s'investissant qu'auprès des femelles réceptives à l'accouplement.

Enfin, l'existence d'une spermathèque permet aux femelles de fertiliser plusieurs pontes avec le sperme reçu lors d'un unique accouplement. En effet, la quantité de spermatozoïdes inséminée lors d'un accouplement est bien supérieure à la quantité nécessaire pour fertiliser une seule ponte (Howard, 1943 ; Moreau, 2001 ; Warburg *et al.*, 2002). Cette particularité anatomique constitue une véritable « soupe de sécurité » qui permet aux femelles de palier à des déficits ponctuels en mâles.

En conclusion, les *Wolbachia* semblent avoir trouvé chez les Oniscidea des hôtes capables de supporter les déviations de sex-ratio qu'elles engendrent pour assurer leur propre transmission. L'association Oniscidea-*Wolbachia* est un exemple d'interaction durable (Combes, 1995) dans laquelle s'illustre la notion de phénotype étendu (Dawkins, 1972). Ici, la bactérie étant son phénotype dans celui de ses hôtes à travers le phénomène de féminisation. L'impact sur la dynamique des populations d'Oniscidea est encore inconnu. Chez d'autres modèles, il a pu être montré que l'augmentation de la production du sexe femelle offre aux populations des potentialités de dispersion-colonisation (Wildish, 1971 ; Gouyon & Couvet, 1985 ; Tomkins & Begon, 1999). Si les recherches à venir ne mettent pas en évidence de coûts significatifs à la présence de *Wolbachia*, notre vision de l'association Oniscidea-*Wolbachia* pourrait évoluer d'un système parasitique à un système symbiotique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- A -

- Ache BW**, 1982. Chemoreception and thermoreception. *In : Neurobiology: structure and function* (Atwood HL, Sandeman DC, eds). New York : Academic Press, 369-398.
- Adamkewicz SL**, 1969. Colour polymorphism in the land isopod *Armadillidium nasatum*. *Heredity*, 24 : 249-264.
- Adams DC, Greenwood PJ**, 1983. Why are males bigger than females in the pre-copula pairs of *Gammarus pulex*? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 13 : 239-241.
- Adams J, Edwards AJ, Emberton H**, 1985. Sexual size dimorphism and assortative mating in the obligate coral commensal *Trapezia ferruginea* Latreille (Decapoda, Xanthidae). *Crustaceana*, 48 : 188-194.
- Adams J, Greenwood PJ**, 1987. Loading constraints sexual selection and assortative mating in pericarid Crustacea. *J. Zool.*, 211 : 35-46.
- Ahnesjö I, Vincent A, Alatalo R, Halliday T, Sutherland WJ**, 1993. The role of females in influencing mating patterns. *Behav. Ecol.*, 4 : 187-189.
- Akaike H**, 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. *In : Second international symposium on information theory* (Petrov NB, Csadki F, eds). Budapest : Akademiai Kiado, 267-281.
- Alcock J**, 1980. Natural selection and mating systems of solitary bees. *Am. Sci.*, 68 : 146-153.
- Alexander RD**, 1961. Agressiveness, territoriality and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour*, 17 : 130-223.
- Ameyaw-Akumfi C, Hazlett BA**, 1975. Sex recognition in crayfish *Procambarus clarkii*. *Science*, 190 : 1225-1226.
- Anderson DR, Burnham KP, Thompson WL**, 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *J. Wildl. Manage.*, 64 : 913-923.
- Andersson M**, 1994. *Sexual selection*. Princeton : Princeton University Press.
- Ansenne A, Compère P, Goffinet G**, 1988. Organisation, slérotisation et composition minérale des sclérites d'une espèce d'isopode marin et de quatre espèces d'isopodes terrestres oniscoïdes. *In : Aspects récents de la biologie des crustacés* (Le Gal Y, Van Wormhoudt A, eds). Concarneau : IFREMER, 39-46.
- Arcangeli A**, 1928. Osservazioni spora l'apparato copulatore degli isopodi terrestri. *Ricerche Morfol. Biol. Anim.*, 1 : 121-155.

- B -

- Balmford A, Read AF**, 1991. Testing alternative models of sexual selection through female choice. *Trends Ecol. Evol.*, 6 : 274-276.
- Bandi C, Anderson TJC, Genchi C, Blaxter ML**, 1998. Phylogeny of *Wolbachia* in filarial nematodes. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 265 : 2407-2413.
- Bangakya M**, 1979. Contribution à l'étude du cycle biologique et de l'effet de différents facteurs climatiques (température, photopériode) sur la reproduction de l'espèce parthénogénétique *Trichoniscus pusillus pusillus* Brandt (crustacé isopode terrestre). Thèse Université de Poitiers.
- Barber SR**, 1961. Chemoreception and thermoreception. *In : Physiology of Crustacea* (Waterman TH, ed). New York : Academic Press, 109-131.

- Bauchau A**, 1986. Sex pheromones in Crustacea. In : *Advances in invertebrate reproduction 4* (Porchet M, Andries J-C, Dhainaut A, eds). Amsterdam : Elsevier Science Publishers, 337-343.
- Belk D**, 1984. Antennal appendages and reproductive success in the *Anostraca*. *J. Crust. Biol.*, 4 : 66-71.
- Benz G**, 1970. The influence of the presence of individuals of the opposite sex, and some other stimuli on sexual activity, oogenesis and oviposition in five lepidopterous species. In : *L'influence des stimuli externes sur la gamétogenèse des insectes*. Tours : CNRS, 175-206.
- Bertin A**, 1999. Relation *Wolbachia* / isopodes terrestres : influence de la présence des endosymbiotes sur l'expression des comportements sexuels de l'hôte. DEA Université Paris 13.
- Besse G**, 1976. Contribution à l'étude expérimentale de la physiologie sexuelle femelle chez les crustacés isopodes terrestres. Thèse Université de Poitiers.
- Besse G, Juchault P, Legrand J-J, Mocquard J-P**, 1969. Contribution à l'étude de la physiologie sexuelle femelle de *Ligia oceanica* L. (crustacé oniscoïde). Différentiation des oostégites et contrôle neurohumoral de la maturation ovarienne. *C. R. Acad. Sci. III*, 269 : 733-736.
- Bethe A**, 1932. Neglected hormones. *Naturwissenschaften*, 20 : 177-181.
- Bilton DT**, 1992. A new species of *Oniscus* Linnaeus, 1758 (Crustacea: Isopoda: Oniscoidea) from northern Spain, with a revised key to members of the genus. *Zool. J. Linn. Soc.*, 104 : 117-125.
- Birkhead TR, Clarkson K**, 1980. Mate selection and precopulatory guarding in *Gammarus pulex*. *Z. Tierpsychol.*, 52 : 365-380.
- Birkhead TR, Parker GA**, 1997. Sperm competition and mating systems. In : *Behavioral ecology, an evolutionary approach* (Krebs JR, Davies NB, eds). Oxford : Blackwell Science, 121-145.
- Blanchet MF, Porcheron P, Dray F**, 1979. Variations du taux des ecdystéroïdes au cours des cycles de mue et de vitellogenèse chez le crustacé amphipode, *Orchestia gammarellus*. *Int. J. Invert. Reprod.*, 1 : 133-139.
- Borowsky B**, 1987. Laboratory studies of the pattern of reproduction of the isopod crustacean *Idotea baltica*. *Fish. Bull.*, 85 : 377-380.
- Bouchon D**, 1990. Intraspecific variability of the sexual rest related to geographical origin in *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea, Oniscoidea): implications on population dynamics. In : *The biology of terrestrial isopods* (Juchault P, Mocquard J-P, eds). Poitiers : Université de Poitiers, 41-48.
- Bouchon D, Rigaud T, Juchault P**, 1998. Evidence for widespread *Wolbachia* infection in isopod crustaceans: molecular identification and host feminization. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 265 : 1081-1090.
- Boulétreau J**, 1974. Importance relative des stimulations de l'accouplement : parade, copulation, et insémination sur la production ovarienne de *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol.*, 153 : 61-70.
- Bowman TE, Abele LG**, 1982. Classification of the recent Crustacea. In : *The biology of Crustacea* (Bliss DE, ed). New York : Academic Press, 1-27.
- Breeuwer JAJ, Jacobs G**, 1996. *Wolbachia*: intracellular manipulators of the mite reproduction. *Exp. Appl. Acarol.*, 20 : 421-434.
- Brereton JLG**, 1956. A study of some factors controlling the population of some terrestrial isopods. Thèse Université d'Oxford.
- Bressac C, Rousset F**, 1993. The reproductive incompatibility systems in *Drosophila simulans*: DAPI-staining analysis of the *Wolbachia* symbionts in sperm cysts. *J. Invertebr. Pathol.*, 63 : 226-230.
- Briggs DEG, Weedon MJ, Whyte MA**, 1993. Arthropoda (Crustacea excluding Ostracoda). In : *The fossil record* (Benton MJ, ed). London : Chapman & Hall.
- Brody MS, Edgar MH, Lawlor LR**, 1983. A cost of reproduction in a terrestrial isopod. *Evolution*, 37 : 653-655.
- Brossut R**, 1996. Les phéromones. Paris : Belin.
- Brousse-Gaury P**, 1971. Soies mécanoréceptrices et poche incubatrice de blattes. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 105 : 337-343.
- Brousse-Gaury P**, 1974. La bourse copulatrice de blattes ovovivipares, point d'impact de stimuli mécaniques et chimiques. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 108 : 3-30.
- Burnham KP, Anderson DR**, 1998. Model selection and inference: a practical information theoretic approach. New York : Springer.

- C -

- Caine EA**, 1991. Reproductive behavior and sexual dimorphism of a caprellid amphipod. *J. Crust. Biol.*, 11 : 56-63.
- Campan B, Scapini F**, 2002. Éthologie : approche systématique du comportement. Bruxelles : De Boeck Université.
- Carefoot T, Mann M, Kalwa S**, 1991. The effect of desiccation on oxygen uptake in terrestrial isopods. In : *The biology of terrestrial isopods* (Juchault P, Mocquard J-P, eds). Poitiers : Université de Poitiers, 157-164.
- Carefoot TH, Taylor BE**, 1995. *Ligia*: a prototypal terrestrial isopod. In : *Terrestrial isopod biology* (Alikhan MA, ed). Rotterdam : Balkema AA, 47-60.
- Caruso D**, 1968. Partenogenesi e spanandria in *Platyarthus aiasensis* Legrand (Crustacea, Isopoda). *Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat. Catania*, 9 : 451-457.
- Caubet Y**, 1998. Individual life histories in terrestrial isopod populations: a simulation program. *Israel. J. Zool.*, 44 : 423-437.
- Caubet Y, Juchault P, Mocquard J-P**, 1998. Biotic triggers of female reproduction in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea: Oniscidea). *Ethol. Ecol. Evol.*, 10 : 209-226.
- Charniaux-Cotton H**, 1957. Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella*, crustacé amphipode. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 19 : 411-559.
- Chase I, Bartolomeo C, Dugatkin LA**, 1994. Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning? *Anim. Behav.*, 48 : 393-400.
- Chen PS, Balmer J**, 1989. Secretory protein and sex peptide of the male accessory gland in *Drosophila sechellia*. *J. Insect Physiol.*, 16 : 931-939.
- Chen PS, Diem C**, 1961. A sex-specific ninhydrin-positive substance found in the paragonia of adult males of *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.*, 7 : 289-298.
- Christofferson J**, 1970. An electrophysiological and chemical investigation of the female sex pheromone of the crab (*Portunus sanguinolentus*). Thèse Université d'Hawaï.
- Christy JH**, 1983. Female choice in the resource-defense mating system of the sand fiddler crab, *Uca puligator*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12 : 169-180.
- Clark JT**, 1977. Aspects of variation in the stag beetle *Lucanes cervus* (L.) (Coleoptera: Lucanidae). *Syst. Entomol.*, 2 : 9-16.
- Cloudsley-Thompson JL**, 1951. Rhythmicity in the woodlouse *Armadillidium vulgare* Latr. *Entom. Monthl. Magaz.*, 87 : 276-277.
- Cloudsley-Thompson JL**, 1956. Studies in diurnal rhythms. VII. Humidity responses and nocturnal activity in woodlice. *J. Exp. Biol.*, 33 : 576-582.
- Clutton-Brock T, Parker BM**, 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Q. Rev. Biol.*, 67 : 437-456.
- Cole LC**, 1946. A study of the cryptozoan in an Illinois woodland. *Ecol. Monogr.*, 16 : 49-56.
- Combes C**, 1995. Interactions durables : écologie et évolution du parasitisme. Paris : Masson.
- Compère P**, 1991. Fine structure and elaboration of the epicuticle and the pore canal system in tergite cuticle of the land isopod *Oniscus asellus* during a moulting cycle. In : *The biology of terrestrial isopods* (Juchault P, Mocquard J-P, eds). Poitiers : Université de Poitiers, 169-175.
- Cordeaux R, Michel-Salzat A, Bouchon D**, 2001. *Wolbachia* infection in crustaceans: novel hosts and potential routes for horizontal transmission. *J. Evol. Biol.*, 14 : 237-243.
- Courchesne E, Barlow GW**, 1971. Effect of isolation on components of aggressive and other behaviour in the hermit crab, *Pagurus samuelis*. *Zeitschr. vergl. Physiol.*, 75 : 37-48.
- Crespi BJ**, 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Anim. Behav.*, 38 : 980-1000.

- D -

- Dahl E, Emanuelsson H, Mecklenburg C**, 1970. Pheromone transport and reception in an amphipod. *Science*, 170 : 739-740.
- Dalens H**, 1962. Influence de la température sur la sexualité d'*Armadillidium vulgare* (Latreille). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 87 : 132-139.
- Dalens H**, 1964. Description d'une nouvelle espèce de Trichoniscide, *Oritoniscus remyi*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 99 : 286-288.
- Dawkins R**, 1972. The extended phenotype. Oxford : Oxford University Press.
- Roman ML, Dalens H**, 1999. Ordre des Isopodes (Epicarides exclus) (Isopoda Latreille, 1817). In : *Traité de zoologie (crustacés pécarides) : anatomie, systématique, biologie* (Grassé P-P, ed). Monaco : Mémoires de l'Institut océanographique, 177-278.
- Dangerfield JM, Hassal M**, 1992. Phenotypic variation in the breeding phenology of the woodlouse *Armadillidium vulgare*. *Oecologia*, 89 : 140-146.
- Dangerfield JM, Telford SR**, 1990. Breeding phenology, variation in reproductive effort and offspring size in a tropical population of the woodlouse *Porcellionides pruinosus*. *Oecologia*, 82 : 251-258.
- Dangerfield JM, Telford SR**, 1995. Reproduction in woodlice: flexibility to maximise individual fitness. In : *Terrestrial isopod biology* (Alikhan MA, ed). Rotterdam : Balkema AA, 47-60.
- Danks HV**, 1987. Insect dormancy: an ecological perspective. Ottawa : Biological survey of Canada (terrestrial arthropods).
- Davis NT**, 1964. Studies of the reproductive physiology of Cimicidae (Heteroptera). I. Fecundation and egg maturation. *J. Insect Physiol.*, 10 : 947-963.
- De Graeve J, Berthou F, Prost M**, 1986. Méthodes chromatographiques couplées à la spectrométrie de masse. Paris : Masson.
- De Luca V, Longo G, Sottile L, La Spina G, Viscuso R**, 1987. Scanning electron microscopy and histochemistry of the reproductive female system and sperm storage in *Porcellio laevis* Latreille (Isopoda, Oniscidea). *Acta Embriol. Morphol. Exper.*, 8 : 243-255.
- Dobzhansky T**, 1970. Genetics of the evolutionary process. New York : Columbia University Press.
- Dollfus A**, 1897. Notes de géographie zoologique. Les crustacés isopodes terrestres à grande dispersion. *Feuille J. Natural.*, 27 : 205-212.
- Drach P**, 1939. Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 19 : 103-392.
- Ducruet J**, 1976. Attraction et reconnaissance sexuelle chez les crustacés. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, 67 : 57-79.
- Dunham PJ**, 1988. Pheromones and behaviour in Crustacea. In : *Endocrinology of selected invertebrates types* (Laufer H, Downer GH, eds). New York : Liss AR, 375-392.
- Dybdahl MF**, 1994. Extinction, recolonization, and the genetic structure of tidepool copepods. *Evol. Ecol.*, 8 : 113-124.

- E -

- Eberhard WG**, 1985. Sexual selection and animal genitalia. Cambridge : Harvard University Press.
- Eberhard WG**, 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton : Princeton University Press.
- Edney EB**, 1954. Woodlice and the land habitat. *Biol. Rev.*, 29 : 185-219.
- Edney EB**, 1968. Transition from water to land in isopod crustaceans. *Am. Zool.*, 8 : 309-326.
- Elwood RW, Dick JT**, 1990. The amorous *Gammarus*: the relationship between precopula and size-assortative mating in *G. pulex*. *Anim. Behav.*, 39 : 828-833.
- Elwood RW, Gibson J, Neil S**, 1987. The amorous *Gammarus*: size assortative mating in *G. pulex*. *Anim. Behav.*, 35 : 1-6.
- Emlen ST, Oring LW**, 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197 : 215-233.

Erhard F, 1992. Zur ökologie der landasseln des naturschutzgebiets federsee. *Veröff. Naturschutz u. Landsch.-Pflege Baden Württ*, 67 : 205-232.

- F -- G -

Farr PJ, 1978. Orientation and social behavior in the supralittoral isopod *Ligia exotica* (Crustacea: Oniscoidea). *Bull. Mar. Sci.*, 28 : 659-666.

Filshie BK, 1982. Fine structure of the cuticle of insects and other arthropods. In : *Insect ultrastructure* (King RC, Akai H, eds). New York : Plenum Press, 281-312.

Francke W, 1986. Convergency and diversity in multicomponent insect pheromones. In : *Advances in invertebrates reproduction 4* (Porchet M, Andries J-C, Dhainaut A, eds). Amsterdam : Elsevier Science Publishers, 327-336.

Friedlander CP, 1964. Thigmokinesis in woodlice. *Anim. Behav.*, 12 : 164-174.

Garthwaite R, Sassaman C, 1985. *Porcellionides floria*, new species, from North America; provinciality in the cosmopolitan isopod *Porcellionides pruinosus* (Brandt). *J. Crust. Biol.*, 3 : 539-555.

Ghiselin MT, 1974. The economy of nature and the evolution of sex. Berkeley : University of California Press.

Gilpin M, 1991. The genetic effective size of a metapopulation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 42 : 165-175.

Gleeson RA, 1991. Intrinsic factors mediating pheromone communication in the blue crab, *Callinectes sapidus*. In : *Crustacean sexual biology* (Bauer RT, Martin JN, eds). New York : Columbia University Press, 17-32.

Goessmann C, Hemelrijk C, Huber R, 2000. The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-structure properties. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 48 : 418-428.

Goffinet G, Jeuniaux C, 1994. Morphologie et biochimie du tégument des crustacés. In : *Traité de zoologie (crustacés) : anatomie, systématique, biologie* (Grassé P-P, ed). Paris : Masson, 49-90.

Golla A, 1984. Untersuchungen zum fortpflanzungsverhalten und zum geschlechterverhältnis der landassel *Porcellio scaber* (Crustacea Isopoda Oniscoidea). Thèse Université de Würzburg.

Gouyon PH, Couvet D, 1985. Selfish cytoplasm and adaptation: variations in the reproductive system of thyme. In : *Structure and functioning of plant population* (Haek J, Woldendorp JW, eds). New York : North Holland Publishing Compagny, 299-319.

Graf F, 1978. Les sources de calcium pour les crustacés venant de muer. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 119 : 143-161.

Graphen A, Ridley M, 1983. A model of mate guarding. *J. Theor. Biol.*, 102 : 549-567.

Greenspan BN, 1980. Male size and reproductive success in the communal courtship system of the fiddler crab *Uca rapax*. *Anim. Behav.*, 28 : 387-392.

Greenwood PJ, Adams J, 1984. Sexual dimorphism in *Gammarus pulex*: the effect of current flow on precopula pair formation. *Freshw. Biol.*, 14 : 203-209.

Guilford T, Dawkins MS, 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Anim. Behav.*, 42 : 1-14.

- H -

Hadley NF, Hendricks GM, 1985. Cuticular microstructures and their relationship to structural color and transpiration in the terrestrial isopod *Porcellionides pruinosus*. *Can. J. Zool.*, 63 : 649-656.

Hadley NF, Quinlan MC, 1984. Cuticular transpiration in the isopod *Porcellio laevis*: chemical and morphological factors involved in its control. In : *The biology of terrestrial isopods* (Sutton SL, Holdich DM, eds). Oxford : Clarendon Press, 97-108.

Hadley NF, Warburg MR, 1986. Water loss in three species of xeric-adapted isopods: correlations with cuticular lipids. *Comp. Biochem. Physiol.*, 4 : 669-672.

Hafidi N, 1988. Etude expérimentale de la reproduction saisonnière chez le crustacé isopode terrestre *Armadillidium vulgare* Latreille : variabilité géographique des réponses photopériodiques et thermopériodiques. Thèse Université de Poitiers.

Hall MJ, 1994. La hiérarchie. In : *Le comportement animal*. Paris : Nathan, 97-103.

- Hammerstein P**, 1981. The role of asymmetries in animal contests. *Anim. Behav.*, 29 : 193-205.
- Hammoud W, Comte J, Ducruet J**, 1975. Recherche d'une substance sexuellement attractive chez les gammarès du groupe *Pulex* (Amphipodes, Gammaridea). *Crustaceana*, 28 : 152-157.
- Hartnoll RG**, 1988. Evolution, systematics, and geographical distribution. In : *Biology of the land crabs* (Burggren WW, McMahon BR, eds). Cambridge : Cambridge University Press, 6-54.
- Harvey PH, Pagel A**, 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford : Oxford University Press.
- Hassal M, Dangerfield JM**, 1990. Density-dependent processes in the population dynamics of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). *J. Anim. Ecol.*, 59 : 941-958.
- Hatcher MJ, Dunn AM**, 1997. Size and pairing success in *Gammarus duebeni*: can females be too big? *Anim. Behav.*, 54 : 1301-1308.
- Hatchett SP**, 1947. Biology of the Isopoda of Michigan. *Ecol. Monogr.*, 17 : 47-79.
- Hazlett BA**, 1995. Behavioral plasticity in Crustacea: why not more? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 193 : 57-66.
- Heeley W**, 1941. Observations on the life-histories of some terrestrial isopods. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 111 : 79-149.
- Hertig M**, 1936. The Rickettsia, *Wolbachia pipiensis* (gen. et sp. N.) and associated inclusions of the mosquito, *Culex pipiens*. *Parasitology*, 28 : 453-486.
- Hirshfield MF, Tinckle DW**, 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 72 : 2227-2231.
- Hoarau F, Hirn M**, 1978. Evolution du taux des ecdystéroïdes au cours du cycle de mue chez *Helleria brevicornis* Ebner (isopode terrestre). *C. R. Acad. Sci. III*, 286 : 1443-1446.
- Hoese B**, 1982. Morphologie und evolution der lungen bei den terrestrischen isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Zool. Jahrb. Anat.*, 107 : 396-422.
- Hoese B**, 1989. Morphological and comparative studies on the second antennae of terrestrial isopods. In : *The biology of terrestrial isopods* (Ferrara F, Argano R, Manicasteri C, Schmalfuss H, Taiti S, eds). Urbino : Monitore Zool. Ital. (N.S.) Monogr., 127-152.
- Hoese B, Janssen HH**, 1989. Morphological and physiological studies on the marsupium in terrestrial isopods. In : *The biology of terrestrial isopods* (Ferrara F, Argano R, Manicasteri C, Schmalfuss H, Taiti S, eds). Urbino : Monitore Zool. Ital. (N.S.) Monogr., 153-173.
- Hoffman AA, Turelli M, Harshman LG**, 1990. Factors affecting the distribution of the cytoplasmic incompatibility in *Drosophila simulans*. *Genetics*, 126 : 933-948.
- Holdich DM, Lincoln RJ**, 1974. An investigation of the surface of the cuticle and associated sensory structures of the terrestrial isopod, *Porcellio scaber*. *J. Zool.*, 172 : 469-482.
- Holdich DM, Lincoln RJ, Ellis JP**, 1984. The biology of terrestrial isopods: terminology and classification. In : *The biology of terrestrial isopods* (Sutton SL, Holdich DM, eds). Oxford : Clarendon Press, 1-8.
- Hornung E, Warburg MR**, 1995. Isopod distribution at different scaling levels. In : *Terrestrial isopod biology* (Alikhan MA, ed). Rotterdam : Balkema AA, 83-95.
- Howard HW**, 1943. Length of life of sperm in the woodlouse *Armadillidium vulgare*. *Nature*, 152 : 331.
- Hubbel SP**, 1971. Of sowbugs and systems: the ecological bioenergetics of a terrestrial isopod. In : *Systems analysis and simulation in ecology* (Patten BC, ed). New York : Academic Press, 269-324.
- Huber R, Kravitz EA**, 1995. A quantitative analysis of agonistic behavior in juvenile american lobsters (*Homarus americanus*). *Brain Behav. Evol.*, 46 : 72-83.
- Huignard J, Quesneau-Thierry A, Barbier M**, 1977. Isolement, action biologique et évolution des substances paragoniales contenues dans le spermatophore d'*Acanthoscelides obtectus* (Coléoptère). *J. Insect Physiol.*, 23 : 351-357.
- Hurley DE**, 1968. Transition from water to land in amphipod crustaceans. *Am. Zool.*, 8 : 327-353.

- J -

- Jacob F**, 1981. Le jeu des possibles : essai sur la diversité du vivant. Paris : Fayard.
- Jaisson P**, 1993. La fourmi et le sociobiologiste. Paris : Odile Jacob.
- Jassem W, Juchault P, Souty-Grosset C, Mocquard J-P**, 1991. Male-induced stimulation of the initiation of female reproduction in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea, Oniscidea). *Acta Oecol.*, 12 : 643-653.
- Jassem W, Mocquard J-P, Juchault P**, 1982. Déterminisme de la reproduction saisonnière des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latr. (crustacé, isopode, oniscoïde) : IV. Contribution à la connaissance de la perception du signal photopériodique induisant l'entrée en reproduction : mode de discrimination entre le jour et la nuit ; longueurs d'ondes actives. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 4 : 85-90.
- Johnson C**, 1976. Genetics of red body polymorphism in the isopod, *Venezillo evergladensis*. *J. Hered.*, 67 : 157-160.
- Johnson C**, 1982. Multiple insemination and sperm storage in the isopod *Venezillo evergladensis* Schultz, 1963. *Crustaceana*, 42 : 225-232.
- Johnson C**, 1985. Mating behavior of the terrestrial isopod, *Venezillo evergladensis* (Oniscoidea, Armadillidae). *Am. Midl. Nat.*, 114 : 216-224.
- Johnson C**, 1986. Parthenogenetic reproduction in the philosciid isopod, *Ocelloscia floridiana* (Van Name, 1940). *Crustaceana*, 51 : 123-132.
- Jormalainen V**, 1998. Precopulatory mate guarding in crustaceans: male competitive strategy and intersexual conflict. *Q. Rev. Biol.*, 73 : 275-304.
- Jormalainen V, Merilaita S**, 1993. Female resistance and precopulatory guarding in the isopod *Idotea baltica* (Pallas). *Behaviour*, 125 : 219-231.
- Jormalainen V, Merilaita S**, 1995. Female resistance and duration of mate-guarding in three aquatic peracarids (Crustacea). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 36 : 43-48.
- Jormalainen V, Merilaita S, Härdling R**, 2000. Dynamics of intersexual conflict over precopulatory mate guarding in two populations of the isopod *Idothea baltica*. *Anim. Behav.*, 60 : 85-93.
- Juchault P**, 1966. Contribution à l'étude de la différenciation mâle chez les crustacés isopodes. Thèse Université de Poitiers.
- Juchault P, Legrand J-J**, 1966. Contribution to the experimental study of the male sexual inductor in terrestrial isopod crustaceans. *Ann. Endocrinol. Paris*, 27 : 205-209.
- Juchault P, Mocquard J-P, Bougrier N, Besse G**, 1980. Croissance et cycle reproducteur du crustacé isopode Oniscoïde *Eluma purpurascens* Bundde-Lund. *Vie Milieu*, 30 : 149-156.
- Juchault P, Mocquard J-P, Kouigan S**, 1985. 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 : 307-315.
- Juchault P, Mocquard J-P, Legrand J-J**, 1981. Déterminisme de la reproduction saisonnière des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacé, Isopode, Oniscoïde). III. Suppression ou prolongation de la période de repos sexuel saisonnier obtenue par application de programmes photopériodiques. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 3 : 141-145.
- Juchault P, Rigaud T, Mocquard J-P**, 1993. Evolution of sex determination and sex ratio variability in wild populations of *Armadillidium vulgare* (Latr.) (Crustacea, Isopoda): a case study in conflict resolution. *Acta Oecol.*, 14 : 547-562.
- Juliano SA**, 1985. The effects of body size on mating and reproduction in *Brachinus lateralis* (Coleoptera: Carabidae). *Ecol. Entomol.*, 10 : 271-280.

- K -

- Karlson P, Butenandt A**, 1959. Pheromones (ectohormones) in insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 4 : 49-58.
- Kensley B, Shilling S, Schotte M**, 1996. World list of terrestrial Crustacea Isopoda (Oniscoidea). In : *Smithsonian Institution Gopher Server*, accessible via Smithsonian home page on www.nmnh.si.edu/iz/isopod/.
- Kirkpatrick M**, 1987. Sexual selection by female choice in polygynous animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18 : 43-70.
- Kittredge JS, Terry M, Takahashi FT**, 1971. Sex pheromone activity of the moulting hormone, crustecdysone, on male crabs. *Fish. Bull.*, 69 : 337-343.
- Koch CL, Berendt GC**, 1854. Die im Bernstein befindlichen organischen reste der Vorwelt. Berlin : Berndt GC.
- Kolattukudy PE**, 1976. Chemistry and biochemistry of natural waxes. Amsterdam : Elsevier.
- Kuenen DJ, Nootboom HP**, 1963. Olfactory orientation in some land isopods (Oniscoidea, Crustacea). *Ent. Exp. Appl.*, 6 : 133-142.
- Kvarnemo C, Ahnesjö I**, 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends Ecol. Evol.*, 11 : 404-408.

- L -

- Lack D**, 1950. The breeding seasons of European birds. *Ibis*, 92 : 288-316.
- Lawlor LR**, 1976. Moulting, growth and reproductive strategies in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. *Ecology*, 57 : 1179-1194.
- Leahy MG, Craig GB**, 1965. Accessory gland substance as a stimulant for oviposition in *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*. *Mosquito News*, 25 : 448-452.
- Legrand J-J**, 1958a. Comportement sexuel et modalités de la fécondation chez l'Oniscoïde *Porcellio dilatatus*. *C. R. Acad. Sci. III*, 246 : 3120-3122.
- Legrand J-J**, 1958b. Induction de la maturation ovarienne et de la mue parturiale par la fécondation chez l'oniscoïde *Porcellio dilatatus*. *C. R. Acad. Sci. III*, 247 : 754-757.
- Legrand J-J, Juchault P**, 1994. Les caractères sexuels secondaires. In : *Traité de zoologie (crustacés) : anatomie, systématique, biologie* (Grassé P-P, ed). Paris : Masson, 717-725.
- Legrand J-J, Legrand-Hamelin E, Juchault P**, 1987. Sex determination in Crustacea. *Biol. Rev.*, 62 : 439-470.
- Leistikow A, Wägele J-W**, 1999. Checklist of the terrestrial isopods of the new world (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Revta bras. Zool.*, 16 : 7-72.
- Leroy Y**, 1987. L'univers odorant de l'animal. Paris : Société Nouvelle des Editions Boubée.
- Lewis F**, 1991. The relationship between broodpouch cotyledons, aridity and advancement. In : *The biology of terrestrial isopods* (Juchault P, Mocquard J-P, eds). Poitiers : Université de Poitiers, 81-88.
- Lewontin RC**, 1968. Population biology and evolution. New York : Syracuse University Press.
- Linnaeus C**, 1758. Systema naturae. Regnum animalium. Holmiae.
- Linsenmair KE**, 1972. Die bedeutung familienspezifischer "abzeichen" für den familienzusammenhalt bei der sozialen wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* Audouin & Savigny (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Z. Tierpsychol.*, 31 : 131-162.
- Linsenmair KE**, 1984. Comparative studies on the social behaviour of the desert isopod *Hemilepistus reaumuri* and of a *Porcellio* species. In : *The biology of terrestrial isopods* (Sutton SL, Holdich DM, eds). Oxford : Clarendon Press, 423-454.
- Linsenmair KE**, 1989. Sex-specific reproductive patterns in some terrestrial isopods. In : *The sociobiology of sexual and reproductive strategies* (Rasa AE, Vogel C, Volland E, eds). London : Chapman & Hall, 19-47.
- Linsenmair KE, Linsenmair C**, 1971. Paarbildung und paarzusammenhalt bei der monogamen wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Z. Tierpsychol.*, 29 : 134-155.
- Little C**, 2002. The terrestrial invasion. Cambridge : Cambridge University Press.
- Livingstone MS, Harris-Warrick RM, Kravitz EA**, 1980. Serotonin and octopamine produce opposite postures in Lobsters. *Science*, 208 : 76-79.

- Longo G, Musmeci R, Privitera R, Sottile L**, 1998. Ultrastructural organization of seminal receptacle and sperm storage in *Porcellio laevis* Latreille (Crustacea: Isopoda Oniscoidea). *Tissue Cell*, 30 : 464-474.
- Lonsdale DJ, Snell TW, Frey MA**, 1996. Lectin binding to surface glycoproteins on *Coullana* spp. (Copepoda: Harpacticoida) can inhibit mate guarding. *Mar. Behav. Physiol.*, 27 : 153-162.
- Lorenz KZ**, 1966. On aggression. New York : Harcourt.
- Lueken W**, 1963. Zur spermienspeicherung bei armadillidien (Isopoda Terrestria). *Crustaceana*, 5 : 27-34.
- Lueken W**, 1968. Mehrmaliges kopulieren von *Armadillidium* weibchen (Isopoda) während einer parturialhäutung. *Crustaceana*, 14 : 113-118.

- M -

- Ma HH, Lam PK, Dudgeon D**, 1991. Inter- and intraspecific variation in the life histories of three sympatric isopods in a Hong Kong forest. *J. Zool.*, 224 : 677-687.
- Madhavan K**, 1981. Induction of precocious molting in the male and ovigerous female *Armadillidium vulgare* by topical application of 20-hydroxyecdysone. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 44 : 28-36.
- Madhavan K, Shribbs JM**, 1981. Role of photoperiod and low temperature in the control of ovigerous molt in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804). *Crustaceana*, 41 : 263-270.
- Maissiat J**, 1978. 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 Université de Poitiers.
- Maissiat J, Graf F**, 1972. Action de l'ecdystérone sur l'apolyse et l'ecdysis de divers crustacés isopodes. *J. Insect Physiol.*, 19 : 1265-1276.
- Malogolowkin C, Solima A, Levene H**, 1965. A study of sexual isolation between certain strains of *Drosophila paulistorum*. *Evolution*, 19 : 95-103.
- Marcadé I, Souty-Grosset C, Bouchon D, Rigaud T, Raimond R**, 1999. Mitochondrial DNA variability and *Wolbachia* infection in two sibling woodlice species. *Heredity*, 83 : 71-78.
- Martin G**, 1978. Action de la sérotonine sur la glycémie et sur la libération des neurosécrétions contenues dans la glande du sinus de *Porcellio dilatatus* Brandt (Crustacé, Isopode, Oniscoïde). *C. R. Seances Soc. Biol. Fil.*, 172 : 304.
- Martin G, Juchault P, Legrand J-J**, 1973. Mise en évidence d'un micro-organisme intracytoplasmique symbiote de l'Oniscoïde *Armadillidium vulgare* L., dont la présence accompagne l'intersexualité ou la féminisation totale des mâles génétiques de la lignée thélygène. *C. R. Acad. Sci. III*, 276 : 2313-2316.
- Mason LG**, 1980. Sexual selection and the evolution of pair-bonding in soldier beetles. *Evolution*, 34 : 174-180.
- Maynard Smith J**, 1991. Theories of sexual selection. *Trends Ecol. Evol.*, 6 : 146-151.
- Mayr E**, 1974. Populations, espèces et évolution. Paris : Hermann Press.
- Mayrat A, De Saint-Laurent M**, 1996. Classe des Malacostracés (Malacostraca, Latreille, 1802). In : *Traité de zoologie (crustacés) : anatomie, systématique, biologie* (Grassé P-P, ed). Paris : Masson, 841-863.
- Mc Cauley DE, Wade MJ**, 1978. Female choice and the mating structure of a natural population of the soldier beetle, *Chauliognathus pennsylvanicus*. *Evolution*, 32 : 771-775.
- Mc Lain K**, 1981. Behavioral and morphological correlates of male dominance and courtship persistence in the blister beetle *Epicauta pennsylvanica* (Coleoptera: Meloidae). *Am. Midl. Nat.*, 10 : 396-403.
- Mc Queen DJ, Steel CG**, 1980. The role of photoperiod and temperature in the initiation of reproduction in the terrestrial isopod *Oniscus asellus* Linnaeus. *Can. J. Zool.*, 58 : 235-240.
- Mead F**, 1968. Etude des rythmes d'activité locomotrice chez quelques arthropodes terricoles (chilopodes, diplopodes, isopodes). *Rev. Comp. Animal*, 2 : 82-101.
- Mead F**, 1973. Recherches sur la reproduction et le comportement sexuel des isopodes terrestres. Thèse Université de Provence.
- Mead F**, 1976. La place de l'accouplement dans le cycle de reproduction des isopodes terrestres (Oniscoidea). *Crustaceana*, 31 : 27-41.

- Mead F, Gabouriaut D**, 1988. Influence du groupement sur la formation du marsupium et la reproduction des jeunes chez *Helleria brevicornis* (Ebner) (Oniscoidea, Tylidae). *Crustaceana*, 54 : 244-255.
- Mead F, Gabouriaut D, Corbière-Tichané G**, 1976. Structure de l'organe sensoriel apical de l'antenne chez l'isopode terrestre *Metoponorthus sexfasciatus* Budde-Lund (Crustacea, Isopoda). *Zoomorphologie*, 83 : 253-269.
- Merle J**, 1970. Rôle des sécrétions génitales mâles dans la physiologie de la drosophile femelle. In : *L'influence des stimuli externes sur la gamétogenèse des insectes*. Tours : CNRS, 311-330.
- Michel-Salzat A**, 2000. Evolution des Oniscoidea (Crustacea, Isopoda) : analyse de gènes mitochondriaux et implications phylogénétiques. Thèse Université Paris 6.
- Michel-Salzat A, Bouchon D**, 2000. Phylogenetic analysis of mitochondrial LSU rRNA in oniscids. *C. R. Acad. Sci. III*, 323 : 827-837.
- Michel-Salzat A, Cordeaux R, Bouchon D**, 2001. *Wolbachia* diversity in the *Porcellionides pruinosus* complex of species (Crustacea, Oniscoidea): evidence for host-dependent patterns of infection. *Heredity*, 87 : 1-7.
- Mocquard J-P**, 1968. Nécessité de la présence de ses déjections pour la croissance de *Porcellio dilatatus* Brandt (crustacé isopode terrestre). *C. R. Soc. Biol.*, 162 : 1988-1990.
- Mocquard J-P**, 1971. Essai d'application de méthodes statistiques à l'étude de la croissance et de certains de ses facteurs : effet du groupement, contrôle neurohumoral et facteurs sexuels, chez quelques oniscoïdes (crustacés, isopodes). Thèse Université de Poitiers.
- Mocquard J-P**, 1979. Ecophysiologie de la reproduction des isopodes terrestres. *Bull. Soc. Sci. Nat. Tunisie*, 14 : 59-72.
- Mocquard J-P, Besse G, Juchault P, Legrand J-J, Maissiat J, Martin G, Picaud J-L**, 1976. Durée des cycles de mue chez les femelles de l'oniscoïde *Porcellio dilatatus* Brandt suivant leur état sexuel et les conditions d'élevage : température, photopériode et groupement. *Bull. Ecol.*, 7 : 297-314.
- Mocquard J-P, Besse G, Juchault P, Legrand J-J, Maissiat J, Martin G, Picaud J-L**, 1978. Action de la température et de la photopériode sur l'induction des mues parturielles des femelles de *Porcellio dilatatus* Brandt (crustacé, isopode, oniscoïde). *Archs Zool. Exp. Gén.*, 119 : 409-432.
- Mocquard J-P, Juchault P, Souty-Grosset C**, 1986. Photopériode et variation géographique de la reproduction dans les populations du crustacé oniscoïde : *Armadillidium vulgare*. *Bull. Soc. Ecophysiol.*, 11 : 81-93.
- Mocquard J-P, Juchault P, Souty-Grosset C**, 1989. The role of environmental factors (temperature and photoperiod) in the reproduction of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804). In : *The biology of terrestrial isopods* (Ferrara F, Argano R, Manicastro C, H. S, Taiti S, eds). Urbino : Monitore Zool. Ital. (N.S.) Monogr., 455-475.
- Mocquard J-P, Pavese A, Juchault P**, 1980. Déterminisme de la reproduction saisonnière des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latr. (crustacé, isopode, oniscoïde). I. Action de la température et de la photopériode. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 2 : 91-97.
- Moreau J**, 2001. Bactéries intracytoplasmiques *Wolbachia*, sex-ratio anormaux et sélection sexuelle chez les isopodes terrestres. Thèse Université de Tours.
- Moreau J, Bertin A, Caubet Y, Rigaud T**, 2001. Sexual selection in an isopod with *Wolbachia*-induced sex reversal: males prefer real females. *J. Evol. Biol.*, 14 : 388-394.
- Moreau J, Rigaud T**, 2000. Operational sex ratio in terrestrial isopods: interaction between potential rate of reproduction and *Wolbachia*-induced sex ratio distortion. *Oikos*, 91 : 477-484.
- Morgan ED, Marco MP**, 1990. Advances in techniques for ecdysteroid analysis. *Invertebr. Reprod. Dev.*, 18 : 55-66.

— N — — O —

- Nagel WA**, 1894. Vergleichend physiologische und anatomische untersuchungen uber den geruchs- und geschmacksinn und ihre organe. Mit einleitenden betrachtungen ans der allgemeinen vergleichenden sinnesphysiologie. *Bibl. Zool.*, 7 : 1-207.
- Nasri K, Juchault P, Mocquard J-P, Souty-Grosset C**, 1996. Reproduction saisonnière chez *Hemilepistus reaumuri* (Audoin, 1826), isopode terrestre des zones semi-arides. *Crustaceana*, 69 : 223-235.
- Nei M, Maruyama T, Chakraborty R**, 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29 : 1-10.

- Nilsson LM**, 1977. Incubation time, growth and mortality of the amphipod *Gammarus pulex* under laboratory conditions. *Oikos*, 29 : 93-98.
- Noulin G**, 1984. Morphogenèse régénératrice chez le crustacé isopode *Porcellio dilatatus* : histologie et cytologie, interactions avec la mue, formations surnuméraires. Thèse Université de Poitiers.
- O'Neill SL, Giordano R, Colbert AME, Karr TL, Robertson HM**, 1992. 16S rRNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89 : 2699-2702.

- P -

- Pagel M**, 1993. Seeking the evolutionary regression coefficient: an analysis of what comparative methods measure. *J. Theor. Biol.*, 164 : 191-205.
- Papillon M**, 1970. Influence du groupement des adultes sur la fécondité et sur le polymorphisme de leur descendance chez le criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria* Forsk. In : *L'influence des stimuli externes sur la gamétogenèse des insectes*. Tours : CNRS, 71-86.
- Paris OH, Pitelka FA**, 1962. Population characteristics of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* in California grassland. *Ecology*, 43 : 229-248.
- Parker GA**, 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J. Theor. Biol.*, 47 : 223-243.
- Parker GA**, 1979. Sexual selection and sexual conflict. In : *Sexual selection and reproductive competition in insects* (Blum MS, Blum NA, eds). New York : Academic Press.
- Partridge L, Harvey PH**, 1985. Costs of reproduction. *Nature*, 316 : 20.
- Patané L**, 1959. Ricerche sui fenomeni della sessualità negli isopodi. III. Ulteriori osservazioni sulla biologia sessuale di *Porcellio laevis* Latreille. *Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania*, 71 : 113-132.
- Pianka ER**, 1976. Natural selection of the optimal reproductive tactics. *Am. Zool.*, 16 : 775-785.
- Picaud J-L, Souty-Grosset C, Martin G**, 1989. Vitellogenesis in terrestrial isopods: female specific proteins and their control. In : *The biology of terrestrial isopods*. Urbino : Monitore Zool. Ital. (N.S.) Monogr. 4, 305-331.
- Pierce TG**, 1989. Acceptability of pteridophytes litters to *Lumbricus terrestris* and *Oniscus asellus* and implications for the nature of ancient soils. *Pedobiologia*, 33 : 91-100.
- Pinto JD, Mayor AJ**, 1986. Size, mating success and courtship pattern in the Meloidae (Coleoptera). *Ann. entomol. Soc. Am.*, 79 : 597-604.
- Price P, Willson MF**, 1976. Some consequences for a parasitic herbivore, the milkweed longhorn beetle *Tetraopes tetraophthalmus*, of a host-shift from *Asclepias syriaca* to *A. verticillata*. *Oecologia*, 25 : 331-340.
- Purvis A, Gittleman JL, Luh H-K**, 1994. Truth or consequences: effects of phylogenetic accuracy on two comparative methods. *J. Theor. Biol.*, 167 : 293-300.
- Purvis A, Rambaut A**, 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analysing comparative data. *Comput. Appl. Biosci.*, 11 : 247-251.
- Pusey AE, Packer C**, 1997. The ecology of relationships. In : *Behavioral ecology, an evolutionary approach* (Krebs JR, Davies NB, eds). Oxford : Blackwell Science, 254-283.

- Q -- R -

- Quo F**, 1959. Studies on the reproduction of the oriental migratory locust: the physiological effects of castration and copulation. *Acta Entomol. Sinica*, 9 : 464-476.
- Radu VG, Craciun C**, 1969. Le cycle annuel des phases spermatogénétiques chez *Armadillidium vulgare* Latr. (isopode terrestre). *Rev. roumaine Biol. Zool.*, 14 : 375-384.
- Rajulu GS, Santhanakrishnan G, Shyamalanth S**, 1973. Nature of the sex-attracted pheromone in a crab, *Paratelpusa hydrodromus* (Crustacea). *Curr. Sci.*, 42 : 467-468.
- Rees HH, Davies TG, Dinan LN, Lockley WJS, Goodwin TW**, 1980. The biosynthesis of ecdysteroids. In : *Progress in ecdysone research* (Hoffmann JA, ed). Amsterdam : Elsevier/North-Holland Biomedical Press, 125-137.

- Ridley M**, 1983. The explanation of organic diversity. The comparative method and adaptations for mating. Oxford : Oxford University Press.
- Ridley M, Thompson DJ**, 1979. Size and mating in *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda). *Z. Tierpsychol.*, 51 : 380-397.
- Rigaud T, Juchault P, Mocquard J-P**, 1997. The evolution of sex determination in isopods crustaceans. *Bioessays*, 19 : 409-416.
- Rigaud T, Rousset F**, 1996. What generates the diversity of *Wolbachia*-arthropod interactions? *Biodivers. Conserv.*, 5 : 999-1013.
- Rodríguez RL**, 1998. Possible female choice during copulation in *Ozophora baranowskii* (Heteroptera: Lygaeidae): female behavior, multiple copulations, and sperm transfer. *J. Insect Behav.*, 11 : 725-741.
- Rondelaud D, Juchault P**, 1970. Contribution to the study of part of androgenic hormone in spermatogenesis of *Helleria brevicornis* Ebner and *Porcellio dilatatus* Brandt (crustacea oniscoides). *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. D*, 270 : 2575-2578.
- Rosenqvist G, Berglund A**, 1992. Is female sexual behaviour a neglected topic? *Trends Ecol. Evol.*, 7 : 174-176.
- Roth LM**, 1970. The stimuli regulating reproduction in cockroaches. In : *L'influence des stimuli externes sur la gamétogenèse des insectes*. Tours : CNRS, 267-286.
- Rousset F, Bouchon D, Pintureau B, Juchault P, Solignac M**, 1992. *Wolbachia* endosymbionts responsible for various alterations of sexuality in arthropods. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 250 : 91-98.
- Rushton SP, Hassall M**, 1987. Effects of food quality on isopod population dynamics. *Funct. Ecol.*, 1 : 359-367.
- Ryan EP**, 1966. Pheromone: evidence in a decapod crustacean. *Science*, 151 : 340-341.

- S -

- Sassaman C**, 1978. Mating systems in porcellionid isopods: multiple paternity and sperm mixing in *Porcellio scaber* Latr. *Heredity*, 41 : 385-397.
- Schildknecht H, Ebwein U, Hering W, Blaschke C, Linsenmair KE**, 1988. Diskriminierungspheromone der sozialen-wüstenassel *Hemilepistus reaumuri*. *Z. Naturforsch.*, 43 : 613-620.
- Schmalfuss H**, 1984. Eco-morphological strategies in terrestrial isopods. In : *The biology of terrestrial isopods* (Sutton SL, Holdich DM, eds). Oxford : Clarendon Press, 49-64.
- Schmalfuss H**, 1998. Evolutionary strategies of the antennae in terrestrial isopods. *J. Crust. Biol.*, 18 : 10-24.
- Schmidt C**, 1997. Revision of the European species of the genus *Trachelipus* Budde-Lund 1908 (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Zool. J. Linn. Soc. Lond.*, 121 : 129-244.
- Schneider P**, 1971. Lebensweise und soziales verhalten der wüstenassel *Hemilepistus aphyganicus* Borutzky 1958. *Z. Tierpsychol.*, 29 : 121-133.
- Scrivener JCE**, 1971. Agonistic behaviour of the american lobster, *Homarus americanus* (Milne-Edwards). *Fish. Res. Board Can. Tech. Rep.*, 235 : 1-128.
- Seelinger G**, 1977. Der antennenendzapfen der tunesischen wüstenassel *Hemilepistus reaumuri*, ein komplexes sinnesorgan (Crustacea, Isopoda). *J. Comp. Physiol.*, 113 : 95-103.
- Shachak M**, 1980. Energy allocation and life history strategy of the desert isopod *H. reaumuri*. *Oecologia*, 45 : 404-413.
- Shuster SM**, 1981. Sexual selection in the socorro isopod, *Thermosphaeroma thermophilum* (Cole) (Crustacea: Peracarida). *Anim. Behav.*, 29 : 698-707.
- Sibly RM**, 1995. Life-history evolution in spatially heterogeneous environments, with and without phenotypic plasticity. *Evol. Ecol.*, 9 : 242-257.
- Smuts BB, Smuts RW**, 1993. Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. *Adv. Stud. Behav.*, 22 : 1-63.
- Souty-Grosset C, Bouchon D, Mocquard J-P, Juchault P**, 1994. Interpopulation variability of the seasonal reproduction in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea: Oniscidea): a review. *Acta Oecol.*, 15 : 79-91.

- Souty-Grosset C, Chentoufi A, Mocquard J-P, Juchault P**, 1988. 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 : 131-151.
- Souty-Grosset C, Nasri K, Juchault P, Bouchon D, Jassem W, Mocquard J-P**, 1993. Reproduction et diversité de la réponse à la température et à la photopériode chez les crustacés isopodes terrestres. *Bull. Soc. Ecophysiol.*, 18 : 5-21.
- Sparkes TC, Keogh DP, Haskins KE**, 2000. Female resistance and male preference in a stream-dwelling isopod: effects of female molt characteristics. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 47 : 145-155.
- Spindler K-D, Keller R, O'Connor JD**, 1980. The role of ecdysteroids in the crustacean molting cycle. *In : Progress in ecdysone research* (Hoffmann JA, ed). Amsterdam : Elsevier/North-Holland Biomedical Press, 247-280.
- Stearns SC**, 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.*, 51 : 3-43.
- Steel CGH**, 1980. Mechanisms of coordination between moulting and reproduction in terrestrial isopod Crustacea. *Biol. Bull.*, 159 : 206-218.
- Steel CGH**, 1982. Stages of the intermoult cycle in the terrestrial isopod *Oniscus asellus* and their relation to biphasic cuticle secretion. *Can. J. Zool.*, 60 : 429-437.
- Steel CGH, Campbell SE**, 1977. Storage and translocation of calcium during the moulting cycle in the isopod crustacean *Oniscus asellus*. *Am. Zool.*, 17 : 935.
- Stouthamer R, Luck RF**, 1993. Influence of microbe-associated parthenogenesis on the fecundity of *Trichogramma deion* and *T. pretiosum*. *Entomol. Exp. Appl.*, 67 : 183-192.
- Stouthamer R, Luck RF, Hamilton WD**, 1990. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to revert to sex. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 87 : 2424-2427.
- Sunderland KD, Hassal M, Sutton SL**, 1976. The population dynamics of *Philoscia muscorum* (Crustacea, Oniscoidea) in a dune grassland ecosystem. *J. Anim. Ecol.*, 45 : 487-506.
- Sutton SL**, 1968. The population dynamics of *Trichoniscus pusillus* and *Philoscia muscorum* (Crustacea, Oniscoidea) in limestone grassland. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 425-444.
- Sutton SL, Hassall M, Willows R, Davis RC, Grundy A, Sunderland KD**, 1984. Life histories of terrestrial isopods: a study of intra- and interspecific variation. *In : The biology of terrestrial isopods* (Sutton SL, Holdich DM, eds). Oxford : Clarendon Press, 269-294.

- T -

- Tabacaru I, Danielopol DL**, 1996. Phylogeny of terrestrial isopods. *C. R. Acad. Sci. III*, 319 : 71-80.
- Takeda N**, 1984. The aggregation phenomenon in terrestrial isopods. *In : The biology of terrestrial isopods* (Sutton SL, Holdich DM, eds). Oxford : Clarendon Press, 381-404.
- Tamaki Y**, 1985. Sex pheromones. *In : Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology* (Kerkut GA, Gilbert LI, eds). Oxford : Pergamon Press, 145-191.
- Tessier G**, 1955. Allométrie de taille et variabilité chez *Maia squinado*. *Arch. Zool. Expr.*, 92 : 221-264.
- Thompson DJ, Moule SJ**, 1983. Substrate selection and assortative mating in *Gammarus pulex* L. *Hydrobiologia*, 99 : 3-6.
- Thornhill R**, 1976. Sexual selection and nuptial feeding behavior in *Bittacus apicalis* (Insecta: Mecoptera). *Am. Nat.*, 110 : 529-548.
- Thornhill R, Alcock J**, 1983. The evolution of insect mating systems. Cambridge : Harvard University Press.
- Tompkins DM, Begon M**, 1999. Parasites can regulate wildlife populations. *Parasitol. Today*, 15 : 311-313.

- U -- V -

- Ullrich B, Storch V**, 1991. Aspects of coprophagy in terrestrial isopods. *In : The biology of terrestrial isopods* (Juchault P, Mocquard J-P, eds). Poitiers : Université de Poitiers, 145-146.

- Vandel A**, 1925. Recherches sur la sexualité des isopodes. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 59 : 320-371.
- Vandel A**, 1934. La parthénogenèse géographique. II. Les mâles triploïdes d'origine parthénogénétique de *Trichoniscus (Spiloniscus) elisabethae* Herold. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 68 : 419-463.
- Vandel A**, 1941a. Recherches sur la génétique et la sexualité des isopodes terrestres. II. Sur la longévité des spermatozoïdes à l'intérieur de l'ovaire d'*Armadillidium vulgare*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 75 : 364-367.
- Vandel A**, 1941b. Recherches sur la génétique et la sexualité des isopodes terrestres. VI. Les phénomènes de monogénie chez les oniscoïdes. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 75 : 316-363.
- Vandel A**, 1943. Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (Isopodes terrestres). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 30 : 1-136.
- Vandel A**, 1948. La faune isopodique française (Oniscoïdes ou isopodes terrestres). Sa répartition, ses origines et son histoire. *Rev. franç. Entomol.*, 15 : 101-139.
- Vandel A**, 1960. Isopodes terrestres (première partie). In : *Faune de France* (Lechevalier P, ed). Paris, 1-416.
- Vandel A**, 1962. Isopodes terrestres (seconde partie). In : *Faune de France* (Lechevalier P, ed). Paris, 417-931.
- Vandel A**, 1964. De l'emploi des appareils respiratoires pour l'établissement d'une classification rationnelle des isopodes terrestres "Oniscoidea". *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 89 : 730-736.
- Vandel A**, 1965. Sur l'existence d'oniscoïdes très primitifs menant une vie aquatique et sur le polyphylétisme des isopodes terrestres. *Ann. Speleol.*, 20 : 489-518.
- Vernet G, Charmentier-Daures M**, 1994. Mue, autotomie et régénération. In : *Traité de zoologie (crustacés) : anatomie, systématique, biologie* (Grassé P-P, ed). Paris : Masson, 107-194.
- Verspoor E**, 1982. Assortative mating for size in *Asellus aquaticus* (L.) (Isopoda). *Crustaceana*, 43 : 216-219.
- Veuille M**, 1980. Experimental evidence of sexual selection based on male body size in *Jaera* (Isopoda; Asellota). *Experientia*, 36 : 549-550.
- Veuille M**, 1982. L'évolution des systèmes de reproduction, du dimorphisme sexuel et du comportement sexuel chez *Jaera* (isopode ; asellote). Thèse Université Paris 6.
- Vink K, Kurniawati TA**, 1996. Iteroparous reproduction, body growth and energy reserves in a tropical population of the isopod, *Porcellionides pruinosus*. *Pedobiologia*, 40 : 467-476.

— W —

- Wade MJ, Chang NW**, 1995. Increased male fertility in *Tribolium confusum* beetles after infection with the intracellular parasite *Wolbachia*. *Nature*, 373 : 64-72.
- Warburg MR**, 1968. Behavioral adaptations of terrestrial isopods. *Am. Zool.*, 8 : 545-559.
- Warburg MR**, 1987. Isopods and their terrestrial environment. *Adv. Ecol. Res.*, 17 : 187-242.
- Warburg MR**, 1991. Reproductive patterns in oniscid isopods. In : *The biology of terrestrial isopods* (Juchault P, Mocquard J-P, eds). Poitiers : Université de Poitiers, 131-137.
- Warburg MR**, 1993. Evolutionary biology of land isopods. Berlin : Springer-Verlag.
- Warburg MR**, 1994. Marsupial contents and losses due to putative intramarsupial cannibalism by the manca in three oniscid isopod species. *J. Crust. Biol.*, 14 : 560-567.
- Warburg MR, Calahorra Y, Amar K-O**, 2001. Non-seasonal breeding in a porcellionid isopod. *J. Crust. Biol.*, 21 : 375-383.
- Warburg MR, Linsenmair KE, Bercovitz K**, 1984. The effect of climate on the distribution and abundance of isopods. In : *The biology of terrestrial isopods* (Sutton SL, Holdich DM, eds). Oxford : Clarendon Press, 339-368.
- Ward PI**, 1984. The effects of size on the mating decisions of *Gammarus pulex* (Crustacea, Amphipoda). *Z. Tierpsychol.*, 64 : 174-184.
- Ward PI**, 1998. Sexual selection, natural selection, and body size in *Gammarus pulex* (Amphipoda). *Am. Nat.*, 131 : 348-359.

- Werren JH, O'Neill SL**, 1997. The evolution of heritable symbionts. In : *Influential passengers: inherited microorganisms and arthropod reproduction* (O'Neill SL, Hoffman AA, Werren JH, eds). Oxford : Oxford University Press, 1-41.
- West-Eberhard MJ**, 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20 : 249-278.
- Wickler W, Seibt U**, 1981. Monogamy in Crustacea and Man. *Z. Tierpsychol.*, 57 : 215-234.
- Wieser W**, 1963. Parameter des sauerstoffverbrauches. II. Die wirkung von temperatur, licht und anderen haltungsbedingungen auf den sauerstoffverbrauch von *Porcellio scaber* Latr. (Isopoda). *Z. vergl. Physiol.*, 47 : 1-16.
- Willows RI**, 1984. Breeding phenology of woodlice and oostegite development in *Ligia oceanica* (L.) (Crustacea). In : *The biology of terrestrial isopods* (Sutton SL, Holdich DM, eds). Oxford : Clarendon Press, 469-486.
- Willows RI**, 1987. Intrapopulation variation in the reproductive characteristics of two populations of *Ligia oceanica* (Crustacea: Oniscidea). *J. Anim. Ecol.*, 56 : 331-340.
- Wildish DJ**, 1971. Adaptative significance of a biased sex ratio in *Orchestia*. *Nature*, 233 : 54-55.
- Wilson EO**, 1975. Sociobiology: the new synthesis. Cambridge : Harvard University Press.
- Winston ML, Jacobson S**, 1978. Dominance and effects of strange conspecifics on aggressive interactions in the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *Anim. Behav.*, 26 : 184-191.
- Würsching U**, 1987. Reproduktionsbiologische und soziobiologische untersuchungen an *Porcellio linsenmairi* (Isopoda, Porcellionidae). Thèse Université de Würzburg.

- Y -- Z -

- Yen JH, Barr AR**, 1971. New hypothesis of the cause of cytoplasmic incompatibility in *Culex pipiens*. *Nature*, 232 : 657-658.
- Young NJ, Webster SG, Rees HH**, 1993. Ecdysteroid profiles and vitellogenesis in *Penaeus monodon* (Crustacea: Decapoda). *Invertebr. Reprod. Dev.*, 24 : 107-118.
- Zimmer M**, 2001. Why do not male terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea) not guard females? *Anim. Behav.*, 62 : 815-821.
- Zimmer M, Brauckmann HJ**, 1997. Geographical and annual variations in the phenology of some terrestrial isopods (Isopoda, Oniscidea). *Biol. Bratislava*, 52 : 281-289.
- Zimmer M, Kautz G**, 1997. Breeding phenological strategies of the common woodlouse, *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea). *Eur. J. Soil Biol.*, 33 : 67-73.

$N = 336$