

Biologie des populations / Population biology

# Analyse phénétique des populations de *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea)

Mohamed Sghaïer Achouri \*, Faouzia Charfi-Cheikhrouha

Unité de recherche de bio-écologie et systématique évolutive, faculté des sciences de Tunis, campus universitaire, 2092 Manar II, Tunisie

Reçu le 8 janvier 2007 ; accepté après révision le 13 décembre 2007

Disponible sur Internet le 28 janvier 2008

Présenté par Pierre Buser

## Résumé

L'espèce cosmopolite *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833) a montré des variations, aussi bien morphologiques que comportementales, qui résident dans son activité reproductrice. Ainsi, certaines populations tunisiennes sont caractérisées par une reproduction saisonnière, alors que d'autres présentent une activité reproductrice continue. De même, une analyse de certaines populations tunisiennes par la technique de la microscopie électronique à balayage a révélé la présence d'un polymorphisme au niveau de la taille et de la forme du pléotelson chez quelques représentants de cette espèce. Pour mieux visualiser ces variations, une étude biométrique a été effectuée, dans le but de comparer quelques populations en provenance de différentes localités géographiques, tunisiennes et grecque, et caractérisées par deux types de comportement reproducteur ; les populations de Tabarka, Korba et Tamerza montrent une activité reproductrice continue, contrairement à celles de Garat Nâam, Raccada, Sahline, Gafsa, Rdayef, Gabès et Athènes, qui présentent une reproduction saisonnière. Dix-neuf caractères qualitatifs ont été mesurés sur 800 spécimens issus de ces populations.

La représentation de la variabilité par les trois premiers axes de l'ACP et leur signification par rapport aux variables témoignent d'une bonne structuration de la variabilité au sein de l'espèce. La représentation graphique de la dispersion des populations dans le plan engendré par les deux premiers axes (63,55% de la variabilité totale) révèle une grande hétérogénéité entre les femelles des différentes populations analysées de *P. pruinosus*. La largeur céphalique oppose la population de Garat Nâam, définie également par la longueur céphalique (Lng C) et celle de l'apophyse génitale (Lng Ap), à l'ensemble des autres populations, alors que la longueur céphalique et celle de l'uropode opposent la population de Garat Nâam à la population de Tabarka. Le dendrogramme, élaboré sur la base des coordonnées euclidiennes entre les populations, confirme la divergence des deux populations de Tabarka et de Garat Nâam, caractérisées respectivement par une activité reproductrice continue et une reproduction saisonnière. Cependant, aucune séparation ne peut être relevée en fonction du comportement reproducteur chez les autres populations. Toutefois, on peut considérer deux groupes de populations. Le premier renferme les populations du Sud-Est et du Sud-Ouest de la Tunisie, et le deuxième celles du Nord-Est et du Centre de la Tunisie, auxquelles s'intègre la population d'Athènes (Grèce). Une hétérogénéité des populations tunisiennes a été mise en évidence par l'analyse phénétique. Elle mérite d'être complétée et approfondie par des analyses génétiques et des tests de croisement, afin de définir de façon claire le statut taxinomique des populations tunisiennes de *P. pruinosus*. **Pour citer cet article : M.S. Achouri, F. Charfi-Cheikhrouha, C. R. Biologies 331 (2008).**

© 2007 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [mohamed.achouri@gmail.com](mailto:mohamed.achouri@gmail.com) (M.S. Achouri).

## Abstract

**Phenetic analysis of populations of *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea).** The cosmopolitan species, *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833), exhibited a geographical variation of its morphological features and its reproduction pattern. In fact, some Tunisian populations had a seasonal reproductive period and other ones showed a reproductive activity. A phenetic analysis has been performed to compare populations belonging to *P. pruinosus* from different geographical localities. For this, nineteen quantitative characters in 800 specimens of *P. pruinosus* issued from nine populations located in the North, the Centre, and the South of Tunisia, and one population from Athens (Greece) were studied. These populations were characterized by different reproductive behaviours. The populations of Tabarka, Korba, and Tamerza showed reproductive activity, whereas those of Garat Nâam, Raccada, Sahline, Gafsa, Rdayef, Gabès, and Athens exhibited a seasonal reproductive period. The variability of the first three axes of the principal components analysis (PCA) and their significance showed an intraspecific variability structure. The graphical representation of the population's dispersion generated by the two first axes (63.55% of the total variability) revealed a great heterogeneity among females of the different populations of *P. pruinosus*. The Garat Nâam population was set apart from the other ones by its cephalic width and length and also by its apophysis length. Furthermore, cephalic and uropod length separated the Garat Nâam and Tabarka populations. The dendrogram, based on Euclidean coordinates, confirms an isolation of the populations of Tabarka and Garat Nâam, exhibiting respectively reproductive activity and seasonal reproduction. However, the other populations do not show any relationship with the reproduction behaviour. They were clustered in two groups. The first one is represented by the populations of the Southeast and the West of Tunisia. The second pooled the populations of the Northeast and the Centre of Tunisia with the population of Athens (Greece). Phenetic analysis of Tunisian populations exhibits an important heterogeneity, which is worth noting. Thus, we need to complete and deepen this study by genetic analysis and crossbreeding tests in order to define the taxonomic status of these populations. *To cite this article: M.S. Achouri, F. Charfi-Cheikhrouha, C. R. Biologies 331 (2008).*

© 2007 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

*Mots-clés* : Oniscidea ; *Porcellionides pruinosus* ; Tunisie ; Variabilité interpopulationnelle ; Analyse phénétique

*Keywords* : Oniscidea ; *Porcellionides pruinosus* ; Tunisia ; Interpopulational variability ; Phenetic analysis

## Abridged English version

*Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833) is considered the most widely distributed terrestrial isopod across the world. Its populations exhibit different reproductive behaviours and they show a polymorphism in some morphological characters such as the length of the antennae or the pleotelson's form. This paper presents a useful contribution to the knowledge of a widespread species of Oniscidea, exhibiting a confused taxonomic status.

Ten populations belonging to *Porcellionides pruinosus* from different geographical localities, seven bioclimatic areas in Tunisia and Greece, showed a variable reproductive behaviour. Populations of Tabarka, Korba, and Tamerza presented continuous reproduction, whereas those of Garat Nâam, Raccada, Sahline, Gafsa, Rdayef, Gabès, and Athens exhibited a seasonal reproductive period. A previous analysis, using scanning electron microscopy, showed important phenotypic variations between these populations. The form of the pleotelson and its lateral borders exhibited *a priori* an appreciable difference between the various populations, and this difference can be used as a discriminating character between populations of *P. pruinosus*.

In the present study, a phenetic analysis has been performed to compare these populations. For this, 19 quantitative characters in 800 specimens of *P. pruinosus*, belonging to nine populations located in the North, the Centre, and the South of Tunisia, and one population from Athens (Greece) were studied. The dendrogram showed that the population of Tabarka, exhibiting a reproductive activity, is isolated from the other populations studied, followed by the population of Garat Nâam, characterized by seasonal reproduction. The others represented two groups. The first grouped the populations of the Southeast and the West of Tunisia. The second pooled the populations of the Northeast and the Centre of Tunisia with the population of Athens.

These results suggested the presence of a phenotypic polymorphism in this species, interpreted as a response to geographic variations, and allowing us to make the hypothesis that this cosmopolitan species could hide even a complex of species and not only the same cosmopolitan species as the complex of *Oritoniscus flavus* and *Oniscus asellus*.

## 1. Introduction

Le statut taxinomique de *Porcellionides pruinosus* est controversé. Cette espèce cosmopolite présente une

grande plasticité écologique ; sa capacité de colonisation des différents continents et d'adaptation à divers habitats expliquerait ses variations morphologiques, comportementales et génétiques. En effet, des variations morphologiques ont été signalées par Vandel [1] et interprétées comme répondant à des variations géographiques. Près d'une vingtaine de races ou de sous-espèces ont été reconnues telles que *Metoponorthus (Metoponorthus) pruinosus, meleagris* Budde-Lund [1]. Plus tard, Garthwaite et Sassaman [2] ont découvert une nouvelle espèce, *Porcellionides floria*, sympatrique de *Porcellionides pruinosus* sur la base des caractères tégumentaires et l'aspect des antennes. Récemment, des différences phénotypiques appréciables, au niveau de la forme et de l'aspect du pléotelson, ont été également mises en évidence par microscopie électronique à balayage entre spécimens issus de quelques populations tunisiennes [3].

Cette espèce manifeste également des variations au niveau de son comportement reproducteur. Contrairement à la majorité des Isopodes terrestres, qui ont une reproduction saisonnière, les populations analysées de *P. pruinosus* sont caractérisées, soit par une reproduction saisonnière, soit par une activité reproductrice continue, comme les populations africaines (Togo) et européennes (Saint-Cyran, en France) [4]. Ceci est confirmé par d'autres auteurs, notamment [3,5,6], qui ont analysé des populations françaises (de Saint-Martin-du-Fouilloux), de Grèce, de Tunisie et de la Réunion.

Du point de vue la définition biologique de l'espèce, des tests d'interfertilité réalisés entre individus appartenant à des populations géographiquement éloignées ont mis en évidence un isolement reproductif entre les variétés de *P. pruinosus* togolaise et française (Saint-Cyran), chez lesquelles l'accouplement n'a lieu qu'exceptionnellement ; dans ce cas, tous les œufs pondus avortaient. Ceci a été interprété par l'appartenance de ces populations à deux sous-espèces géographiques, dont l'hybridation n'est plus possible [4]. De plus, les populations de Saint-Martin-du-Fouilloux ne peuvent plus se reproduire avec celles de Grèce, de Tunisie et de la Réunion, chez lesquelles l'interfécondité est totale, ce qui confirme l'hypothèse du complexe d'espèces. L'étude de la variabilité génétique semble confirmer l'appartenance de ces populations de quatre origines géographiques éloignées à deux espèces différentes [5]. Ceci est renforcé par l'analyse de l'ADNmt des individus de *P. pruinosus* et des bactéries du genre *Wolbachia*, qui montre qu'il ne s'agirait pas de la même espèce de *Porcellionides*, car on ne serait pas en présence du même groupe de *Wolbachia*, l'association hôte-bactérie restant spécifique [7,8].

Plusieurs auteurs ont utilisé les analyses biométriques dans l'étude des populations des espèces et sous-espèces d'Isopodes terrestres. Lors de l'examen de deux populations de *P. pruinosus*, l'une togolaise et l'autre française, Bougrier [9], sur la base des données biométriques, a mis en évidence la présence d'une variabilité interpopulationnelle.

C'est dans le but d'approfondir nos connaissances sur la variabilité interpopulationnelle que nous avons entrepris, pour la première fois, une analyse phénétique, qui repose sur la numération de plusieurs caractères relevés chez différents individus, non pas issus de populations géographiquement éloignées (cas des populations grecque, françaises, de la Réunion, togolaise et tunisiennes analysées par Marcadé et al. [7], Michel-Salzat et al. [8] et Bougrier [9]), mais de neuf populations d'origine géographique plus restreinte, le territoire tunisien ; la population d'Athènes est considérée comme un *outgroup*. Les nuages de points obtenus sont traités par l'analyse en composantes principales. Nous avons également effectué deux autres types d'analyse, l'analyse factorielle des correspondances (AFC) et l'analyse canonique discriminante (Candisc) dans le but de visualiser les différences biométriques des populations de *P. pruinosus*.

L'analyse phénétique des populations tunisiennes a mis en évidence une hétérogénéité, qui mérite d'être complétée et approfondie par des analyses génétiques et des tests d'interfertilité, afin de définir le statut taxinomique des populations tunisiennes de *P. pruinosus*.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Populations étudiées

Les différentes populations étudiées sont répertoriées dans le Tableau 1, et leurs provenances illustrées sur la Fig. 1.

Neuf populations tunisiennes et une population grecque (près de l'aéroport d'Athènes) ont fait l'objet de nos recherches phénétiques (Tableau 1). Pour chaque population, 80 individus adultes, mâles et femelles, ont été examinés.

### 2.2. Caractères morphologiques étudiés

Pour analyser la variabilité interpopulationnelle, 19 caractères quantitatifs ont été choisis. À l'exception des caractères sexuels mâles (V8, V9, V18 et V19), tous les autres caractères sont communs aux deux sexes ; l'ACP porte donc sur 15 caractères chez les femelles contre 19

Tableau 1  
Localisation et étage bioclimatique des stations choisies

No de la population	Sigle	Stations de récolte	Étage bioclimatique
1	TAB	Tabarka	Humide
2	KOR	Korba	Subhumide
3	SAH	Sahline	Semi-aride inférieur
4	RAC	Raccada	Aride supérieur
5	GN	Garat Nâam	Semi-aride inférieur
6	GAF	Gafsa	Aride supérieur
7	RDF	Rdayef	Aride inférieur
8	GAB	Gabès	Aride inférieur
9	TAM	Tamerza	Saharien supérieur
10	ATH	Athènes	Humide

chez les mâles (Tableau 2). Les mesures ont été effectuées sous une loupe binoculaire équipée d'un microscope.

### 2.3. Analyse statistique des caractères morphologiques

Les données morphologiques ont été soumises aux analyses statistiques suivantes :

- une analyse de variance, à un et à deux critères de classification, suivie d'une comparaison des moyennes ;
- une analyse en composantes principales ;
- une analyse canonique discriminante.

Ces techniques sont complémentaires et apportent chacune des informations qui permettent de mieux affiner l'interprétation de nos résultats. L'analyse des données a été effectuée en utilisant le programme SAS (Statistical Analysis System), version 6.11 (1996) du centre de calcul El Khawarizmi.

## 3. Résultats

### 3.1. Étude globale de la diversité phénotypique

Pour mieux élucider la structuration de la variabilité morphologique, nous avons réalisé une analyse conjointe des caractères retenus. La divergence entre les populations a été visualisée en procédant à des analyses multivariées, traitant simultanément tous les caractères tels que l'analyse en composantes principales (ACP). Cette technique est largement utilisée pour la description et l'évaluation de la variabilité morphologique des populations et des espèces animales. Elle fournit une matrice de corrélations entre les caractères mesurés, ainsi qu'une représentation graphique des individus dans un espace défini par les composantes principales.

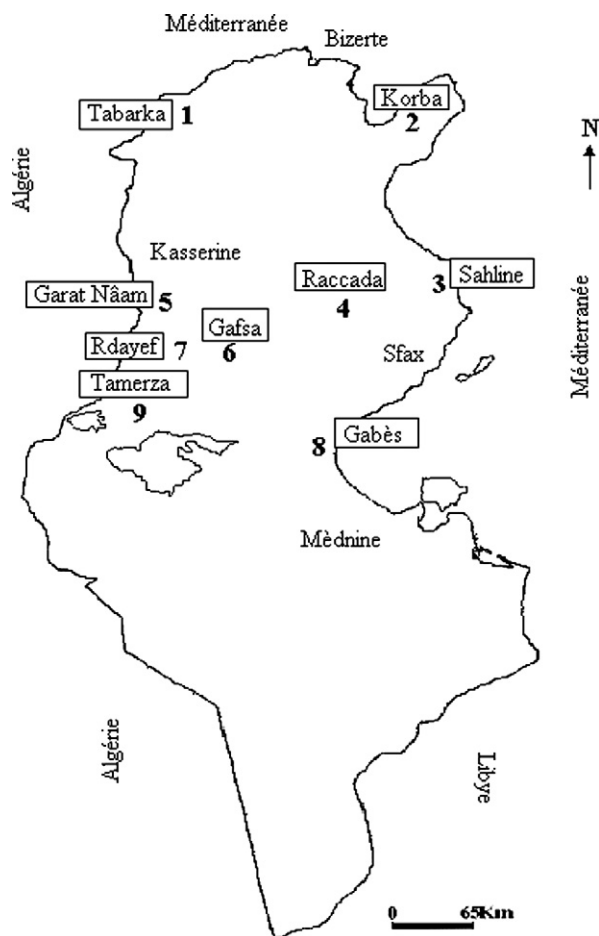


Fig. 1. Localisation géographique des populations tunisiennes analysées de *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833).

### 3.2. Matrice des coefficients de corrélation

L'examen de la matrice des coefficients de corrélation (Tableau 3) met en évidence de fortes corrélations (0,98) entre les variables suivantes :

Tableau 2  
Liste des caractères morphologiques étudiés

Codes	Symboles	Caractères
V1	LT	Longueur totale
V2	Lrg 4è pte	Largeur du 4è péréionite
V3	LngC	Longueur céphalique
V4	LrgC	Largeur céphalique
V5	LngHp	Longueur de la hampe de l'antenne
V6	LngFl	Longueur du flagelle de l'antenne
V7	LngUp	Longueur de l'uropode
V8	LngAp	Longueur de l'apophyse génitale
V9	LngEndI	Longueur de l'endopodite I
V10	L4/LT	Largeur du 4è péréionite/Longueur totale
V11	LngC/LT	Longueur céphalique/Longueur totale
V12	LrgC/LT	Largeur céphalique/Longueur totale
V13	LrgC/LngC	Largeur céphalique/Longueur céphalique
V14	LngHp/LT	Longueur de la hampe/Longueur totale
V15	LngFl/LT	Longueur du flagelle/Longueur totale
V16	LngFl/LngHp	Longueur du flagelle/Longueur de la hampe
V17	LngUp/LT	Longueur de l'uropode/Longueur totale
V18	LngAp/LT	Longueur de l'apophyse/Longueur totale
V19	LngEndI/LT	Longueur de l'endopodite I/Longueur totale

*Chez les femelles :*

- la longueur totale (LT) et la longueur céphalique (Lng C) montrent une forte corrélation positive avec la largeur du quatrième péréionite, la longueur du flagelle, celles de la hampe et de l'uropode ;
- le rapport longueur céphalique/longueur totale (LngC/LT) est fortement corrélé positivement (0,959) avec le rapport largeur céphalique/longueur totale (LrgC/LT) et négativement (–0,948) avec le rapport largeur céphalique/longueur céphalique (LrgC/LngC). On note également une corrélation négative (–0,928) entre le rapport largeur céphalique/longueur totale (LrgC/LT) et le rapport largeur céphalique/longueur céphalique (LrgC/LngC) ;
- la longueur du flagelle (LngFl) et celle de la hampe (LngHp) sont corrélées positivement avec la longueur de l'uropode (LngUp) (Tableau 3).

*Chez les mâles :*

- la longueur totale (LT) est corrélée positivement avec la largeur du quatrième péréionite, de la longueur du céphalon, du flagelle, de la hampe et de l'uropode et avec le rapport largeur céphalique/longueur céphalique LrgC/LngC, et négativement avec les rapports longueur céphalique/longueur totale (LngC/LT) et la largeur céphalique/longueur totale (LrgC/LT) ;

- la longueur de la hampe est corrélée positivement avec les longueurs du flagelle, de l'uropode, de l'apophyse et de l'endopodite ;
- les rapports longueur céphalique/longueur totale (LngC/LT) et largeur céphalique/longueur totale (LrgC/LT) montrent généralement une corrélation négative avec la majorité des caractères analysés ;
- le critère longueur de l'apophyse/longueur totale (LngAp/LT) présente une corrélation importante avec la longueur et la largeur du céphalon, les rapports longueur céphalique/longueur totale (LngC/LT), largeur céphalique/longueur totale (LrgC/LT) et largeur céphalique/longueur céphalique (LrgC/LngC) (Tableau 3).

3.3. Représentation de la variabilité par les trois premiers axes de l'ACP et leur signification par rapport aux variables

3.3.1. Généralités

*Chez les femelles :*

- les trois premiers axes de l'analyse en composantes principales absorbent 76,91% de la variabilité totale, ce qui témoigne d'une bonne structuration de la variabilité au sein de l'espèce ;
- l'axe 1, première composante principale, absorbe 37,1% de la variabilité totale (Tableau 4). Il est défini essentiellement par la longueur de la hampe, la longueur céphalique, la longueur de l'uropode, la

Tableau 3  
Matrice des coefficients de corrélation entre les différents caractères analysés chez les mâles de *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833)

Variables	LT	Lrg pte	LngC	LrgC	LngH pe	LngFl	LngU rp	LngA ph	LngE ndI	L4/ LT	LngC/ LT	LrgC/ LT	LrgC/ LngC	LngH/ LT	LngF/ LT	LngF/ LngH	LngU/ LT	LngAp/ LT	LngEnd/ LT	
LT	1,000																			
Lrg 4 <sup>e</sup> pte	0,942	1,000																		
LngC	0,847	0,842	1,000																	
LrgC	-0,29	-0,24	-0,65	1,000																
LngHp	0,909	0,924	0,85	-0,31	1,000															
Long.Fl	0,875	0,88	0,86	-0,37	0,897	1,000														
LngUp	0,941	0,932	0,82	-0,27	0,932	0,866	1,000													
LngAp	0,741	0,731	0,937	-0,77	0,760	0,780	0,726	1,000												
LngEndI	0,849	0,857	0,874	-0,46	0,896	0,857	0,846	0,85	1,000											
L4/LT	-0,33	-0,00	-0,16	0,189	-0,11	-0,12	-0,18	-0,16	-0,13	1,000										
LngC/LT	-0,70	-0,70	-0,90	0,843	-0,71	-0,74	-0,68	-0,94	-0,77	0,149	1,000									
LrgC/LT	-0,72	-0,66	-0,89	0,850	-0,69	-0,71	-0,67	-0,93	-0,76	0,303	0,983	1,000								
LrgC/LngC	0,726	0,705	0,95	-0,82	0,728	0,752	0,702	0,954	0,792	-0,19	-0,96	-0,95	1,000							
LngH/LT	0,161	0,308	0,32	-0,16	0,548	0,376	0,335	0,318	0,430	0,406	-0,28	-0,19	0,277	1,000						
LngFl/LT	0,001	0,124	0,262	-0,26	0,199	0,468	0,1	0,286	0,226	0,389	-0,27	-0,19	0,264	0,486	1,000					
LngFl/LngH	-0,15	-0,16	-0,43	-0,11	-0,32	0,121	-0,22	-0,01	-0,17	0,037	-0,02	-0,02	0,002	-0,446	0,537	1,000				
LngUp/LT	0,30	0,407	0,311	-0,07	0,485	0,402	0,593	0,298	0,390	0,261	-0,27	-0,2	0,261	0,582	0,325	-0,22	1,00			
LngAp/LT	0,481	0,495	0,804	-0,86	0,540	0,590	0,484	0,935	0,673	-0,05	-0,91	-0,88	0,892	0,32	0,374	0,083	0,23	1,00		
LngEnd/LT	-0,24	-0,13	0,066	-0,31	-0,00	-0,02	-0,14	0,2	0,294	0,366	-0,12	-0,06	0,131	0,49	0,386	-0,06	0,18	0,33	1,0	

Tableau 4

Représentation de la variabilité par les trois premiers axes de l'analyse en composantes principales et leur signification par rapport aux variables chez les femelles de *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833)

	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
Valeur propre	5,565		3,968		2,003	
Proportion	37,1		26,4		13,3	
% cumulé	37,1		63,5		76,9	
	Variables	Coef	Variables	Coef	Variables	Coef
V1	LT	0,33	LT	0,192	LT	0,11
V2	Lrg 4è pte	0,334	Lrg 4è pte	0,232	Lrg 4è pte	-0,04
V3	LngC	0,357	LngC	-0,21	LngC	-0,02
V4	LrgC	0,02	LrgC	0,49	LrgC	0,061
V5	Lng Hp	0,36	LngHp	0,183	LngHp	-0,14
V6	LngFl	0,351	LngFl	0,144	LngFl	0,311
V7	LngUp	0,356	LngUp	0,218	LngUp	0,017
V8	L4/LT	0,015	L4/LT	0,089	L4/LT	-0,32
V9	LngC/LT	-0,24	LngC/LT	0,395	LngC/LT	0,081
V10	LrgC/LT	-0,23	LrgC/LT	0,408	LrgC/LT	-0,01
V11	LrgC/LngC	0,23	LrgC/LngC	-0,40	LrgC/LngC	-0,07
V12	LngHp/LT	0,202	LngH/LT	0,055	LngHp/LT	-0,39
V13	LngF/LT	0,165	LngF/LT	-0,03	LngF/LT	0,379
V14	LngF/LngHp	0,001	LngF/LngHp	-0,08	LngF/LngHp	0,657
V15	LngUp/LT	0,194	LngUp/LT	0,124	LngUp/LT	-0,11

Coef (les coefficients) : sont les valeurs des contributions des caractères étudiés.

longueur du flagelle et la largeur du quatrième pé-  
réonite ;

- la deuxième composante principale, représentant 26,45% de l'inertie globale, est corrélée aux critères suivants : la largeur céphalique et les rapports largeur céphalique/longueur totale, longueur céphalique/longueur totale et largeur céphalique/longueur céphalique ;
- le troisième axe est défini par les rapports longueur du flagelle/longueur de la hampe, longueur de la hampe/longueur totale et enfin longueur du flagelle/longueur totale. Il représente 13,35% de la variabilité. Les deux rapports, longueur du flagelle/longueur de la hampe et longueur du flagelle/longueur totale, lui sont corrélés négativement, alors que le rapport longueur de la hampe/longueur totale présente une corrélation négative avec cet axe (Tableau 4).

Chez les mâles :

- les trois premiers axes de l'analyse en composantes principales, chez les mâles de *P. pruinosus*, absorbent 82,46% de la variabilité totale (Tableau 5) ;
- l'axe 1 représente 56,4% de l'inertie globale. Il est corrélé positivement à la longueur du céphalon, de l'apophyse génitale, de l'endopodite et au rapport largeur céphalique/longueur céphalique, et négati-

tivement au rapport longueur céphalique/longueur totale ;

- le deuxième axe (13,4% de l'inertie totale) est défini par les rapports longueur de l'endopodite I/longueur totale, longueur du flagelle/longueur totale, longueur du quatrième péronite/longueur totale et longueur de la hampe/longueur totale ;
- la troisième composante représente 12,5% de la variabilité totale. Elle est corrélée positivement aux caractères suivants : largeur céphalique, longueur de l'uropode/longueur totale et longueur de la hampe/longueur totale, et négativement au rapport longueur du flagelle/longueur de la hampe.

### 3.3.2. Dispersion des populations dans le plan 1–2 de l'ACP

Chez les femelles :

- la représentation graphique de la dispersion des populations dans le plan engendré par les deux premiers axes (63,55% de la variabilité totale) révèle une grande hétérogénéité entre les femelles de *P. pruinosus* ;
- la population de Garat Nâam, située du côté positif de l'axe 2, est définie par un large céphalon. En revanche, toutes les autres populations sont groupées au milieu, et beaucoup plus du côté négatif, de l'axe 2 (Fig. 2).

Tableau 5

Représentation de la variabilité par les trois premiers axes de l'analyse en composantes principales et leur signification par rapport aux variables chez les mâles de *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833)

	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
Valeur propre	10,727		2,561		2,379	
Proportion	56,4		13,4		12,5	
% cumulé	56,4		69,9		82,4	
	Variables	Coef	Variables	Coef	Variables	Coef
V1	LT	0,262	LT	-0,28	LT	0,117
V2	Lrg 4è pte	0,262	Lrg 4è pte	-0,15	Lrg 4è pte	0,206
V3	LngC	0,296	LngC	-0,04	LngC	-0,05
V4	LrgC	-0,2	LrgC	-0,16	LrgC	0,388
V5	LngHp	0,274	LngHp	-0,09	LngHp	0,246
V6	LongFl	0,272	LngFl	-0,03	LngFl	0,095
V7	LngUp	0,264	LngUp	-0,17	LngUp	0,230
V8	LngAp	0,291	LngAp	0,041	LngAp	-0,13
V9	LngEndI	0,28	LngEndI	0,000	LngEndI	0,103
V10	L4/LT	-0,04	L4/LT	0,417	L4/LT	0,241
V11	LngC/LT	-0,28	LngC/LT	-0,03	LngC/LT	0,182
V12	LrgC/LT	-0,27	LrgC/LT	0,032	LrgC/LT	0,225
V13	LrgC/LngC	0,286	LrgC/LngC	0,018	LrgC/LngC	-0,17
V14	LngHp/LT	0,126	LngHp/LT	0,361	LngHp/LT	0,359
V15	LngFl/LT	0,093	LngFl/LT	0,448	LngFl/LT	-0,02
V16	LngFl/LngHp	-0,24	LngFl/LngHp	0,12	LngFl/LngHp	-0,36
V17	LngUp/LT	0,129	LngUp/LT	0,182	LngUp/LT	0,375
V18	LngAp/LT	0,252	LngAp/LT	0,181	LngAp/LT	-0,25
V19	LngEndI/LT	0,038	LngEndI/LT	0,49	LngEndI/LT	-0,05

Coef (les coefficients) : sont les valeurs des contributions des caractères étudiés.

#### Chez les mâles :

- la dispersion des mâles dans le plan défini par le système d'axes 1–2, représentant 69,93% de la variabilité totale montre, qu'à l'instar des femelles, la population de Garat Nâam se distingue des autres populations par la longueur céphalique (Lng C) et celle de l'apophyse (Lng Ap) avec un éloignement graduel des populations selon l'axe 1 ou l'axe 2.

#### 3.3.3. Répartition des populations dans le plan 1–3 de l'ACP

##### Chez les femelles :

- la répartition des populations dans le plan défini par le système d'axes 1–3 (39,8%) montre une concentration des individus étudiés autour du point de rencontre des axes. Aucune des populations n'en diverge.

##### Chez les mâles :

- l'axe 3, défini par la largeur céphalique et les rapports longueur de l'uropode/longueur totale et la longueur de la hampe/longueur totale, permet une bonne description du nuage de points. Malgré son

faible pourcentage (12,5%) par rapport à l'axe 1 qui concentre 56,4% de la variabilité totale, il oppose la population de Garat Nâam à l'ensemble des autres populations (Fig. 3).

#### 3.3.4. Répartition des populations dans le plan 2–3 de l'ACP

##### Chez les femelles :

- la dispersion des populations dans le plan défini par le système d'axes 2–3 (39,7%) montre une séparation nette entre la population de Garat Nâam, qui occupe le côté positif de l'axe 2, d'une part, et l'ensemble des autres populations, qui forment un agrégat autour du point de rencontre des axes, d'autre part. L'axe 2, défini par la longueur de la hampe, la longueur céphalique et la longueur de l'uropode, oppose la population de Garat Nâam à celle de Ta-barka.

##### Chez les mâles :

- la dispersion des populations dans le système défini par les axes 2–3, concentrant 25,9% de l'inertie globale, montre des points éparpillés ne conduisant pas à une bonne interprétation.



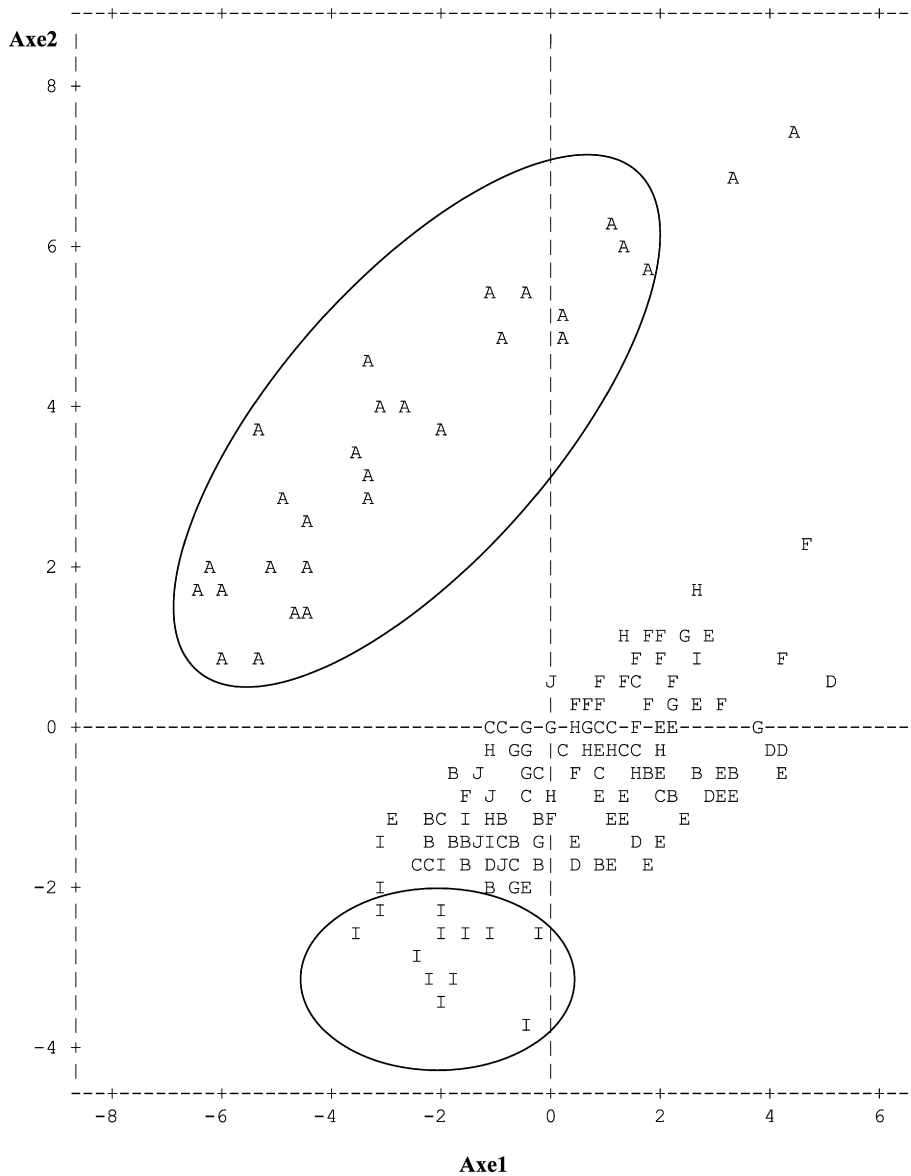


Fig. 2. Représentation de la dispersion des populations analysées dans le plan 1–2 de l’analyse en composantes principales (ACP) réalisée chez les femelles de *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833). A, Garat Nâam; B, Tamerza; C, Gafsa; D, Rdayef; E, Sahline; F, Gabès; G, Korba; H, Raccada; I, Tabarka; J, Athènes.

### 3.4. Analyse canonique discriminante et analyse factorielle des correspondances

Le calcul des valeurs propres pour ces deux types d’analyse et les représentations graphiques des différentes populations confirment les résultats obtenus à partir de l’analyse en composantes principales, c’est-à-dire la discrimination et la ségrégation de la population de Garat Nâam des autres populations. Mais les résultats de ces deux analyses ne fournissent pas d’informations supplémentaires par rapport à ceux déjà obtenus.

C’est pour cette raison qu’ils ne figurent pas dans ce travail.

### 3.5. Distances de Mahalanobis

Les distances de Mahalanobis, calculées entre les couples de populations, sont toutes significatives, voire même hautement significatives (Tableau 6). Ces distances sont comprises entre 1,13 et 206,95 chez les femelles et entre 1,2 et 193,88 chez les mâles. Les populations de Raccada (RAC) et de Sahline (SAH) se sont

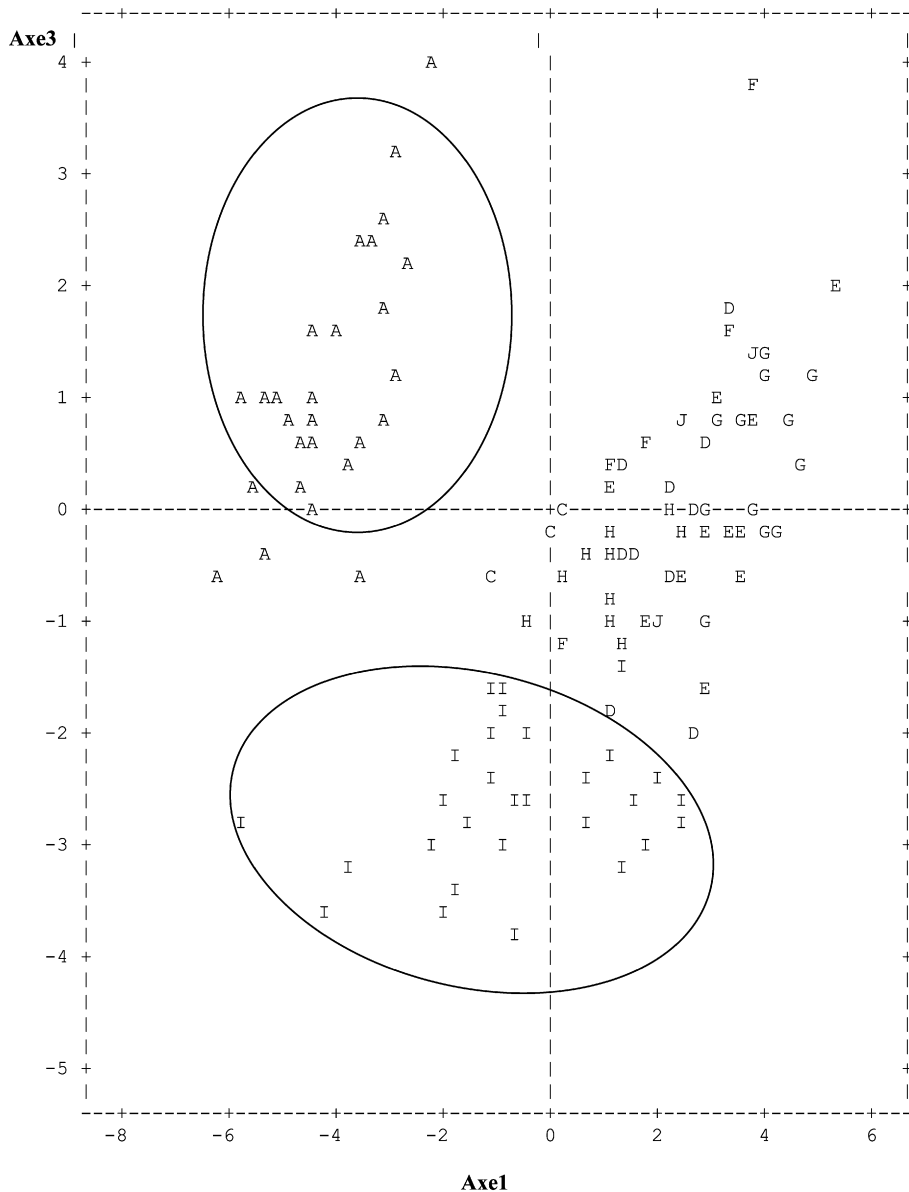


Fig. 3. Représentation de la projection des populations étudiées dans le plan 1–3 de l’analyse en composantes principales (ACP) réalisée chez les mâles de *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833). A, Garat Nâam; B, Tamerza; C, Gafsa; D, Rdayef; E, Sahline; F, Gabès; G, Korba; H, Raccada; I, Tabarka; J, Athènes.

avérées les plus proches, avec une distance de 2,10. La distance la plus grande (206,95) est enregistrée entre les populations Garat Nâam (GNA) et Korba (KOR).

### 3.6. Classification hiérarchique des populations

Après l’analyse de la variance, l’ACP, l’analyse canonique discriminante et l’AFC, nous avons entrepris une classification hiérarchique des populations, qui se traduit par la construction d’un dendrogramme permet-

tant de mieux visualiser le groupement des populations et de quantifier le degré de ressemblance entre ces populations sur la base des moyennes des variables morphologiques mesurées.

Le dendrogramme, construit à partir des coordonnées euclidiennes des populations et illustré par la Fig. 4, montre trois groupes :

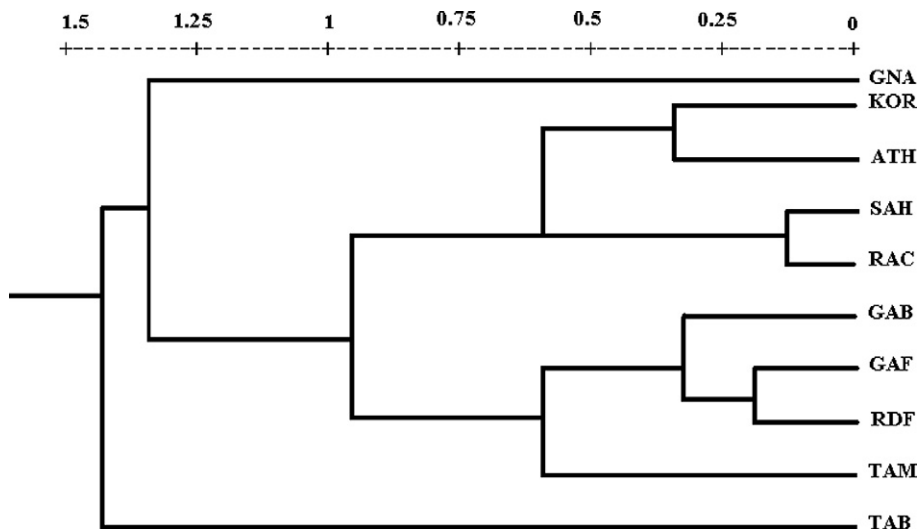
- le premier est formé par l’unique population de Tabarka ;

Tableau 6

Matrice des distances de Mahalanobis calculées pour les mâles des différentes populations de *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833)

Pop	GNA	RDF	GAF	TAM	KOR	GAB	SAH	RAC	TAB	ATH
GNA	0									
RDF	187,8	0								
GAF	173,01	5,34	0							
TAM	99,79	3,31	4,29	0						
KOR	206,95	6,66	8,31	1,77	0					
GAB	141,15	6,3	2,70	3,22	8,52	0				
SAH	140,35	4,72	1,5	2,8	4,94	3,38	0			
RAC	127,73	3,17	1,6	3,29	6,35	1,23	1,13	0		
TAB	95,08	6,00	3,84	5,79	10,11	5,82	3,73	3,24	0	
ATH	63,17	2,27	1,87	3,56	3,47	3,08	2,17	1,79	1,96	0

Degré de liberté du numérateur, NDL = 15 ; Degré de liberté du dénominateur, DDL = 166.

Fig. 4. Dendrogramme construit à partir des coordonnées euclidiennes entre les populations de *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833).

- le deuxième est réservé à la population de Garat Nâam qui se distingue des autres populations ;
- le troisième, groupant toutes les autres populations, peut être subdivisé en deux sous-groupes, le premier composé des populations tunisiennes du Sud-Est, Gabès (GAB) et du Sud-Ouest Gafsa (GAF), Rdayef (RDF) et Tamerza (TAM), le deuxième comprenant aussi bien les populations tunisiennes de Korba (KOR), de Sahline (SAH) et de Raccada (RAC) que la population grecque en provenance d'Athènes (ATH). Dans le premier sous-groupe, la population de Tamerza se détache des autres populations, GAB, GAF et RDF, alors que le deuxième sous-groupe est subdivisé en deux ensembles, dont le premier est formé par les populations de Korba (KOR) et d'Athènes (ATH), le second par les populations de Sahline (SAH) et de Raccada (RAC).

#### 4. Discussion et conclusion

L'analyse biométrique que nous avons effectuée révèle la présence de quelques caractères permettant de discriminer les populations. Ceux qui méritent d'être retenus, quel que soit le sexe, sont la longueur et la largeur du céphalon, la longueur de l'uropode, celle de la hampe et du flagelle ; on relèvera aussi les caractères sexuels secondaires du mâle, tels que la longueur de l'apophyse génitale et de l'endopodite du pléopode I.

La population de Tabarka présente les tailles les plus faibles, alors que la population de Garat Nâam est caractérisée par les tailles les plus élevées. Par ailleurs, ces deux populations se distinguent également par leur comportement reproducteur : la première est caractérisée par une activité reproductrice continue, alors que la deuxième l'est par une reproduction saisonnière, suivie d'un repos sexuel. Quant aux autres populations,

morphologiquement similaires, elles présentent aussi les deux types de comportement reproducteur : activité reproductrice continue des populations de Korba et Tamerza, et reproduction saisonnière de celles de Sahline, Raccada, Gafsa, Gabès, Rdayef et Athènes.

La séparation des populations de *P. pruinus* en fonction de leur comportement reproducteur peut être attribuée aux conditions climatiques, particulièrement à l'humidité. En effet, les populations de Tabarka et de Korba appartiennent aux étages bioclimatiques humide et subhumide, alors que les autres populations, telles que celles de Sahline, Raccada, Garat Nâam, Gafsa, Rdayef et Gabès, caractérisées par une reproduction saisonnière, sont plutôt cantonnées aux étages bioclimatiques arides à semi-arides. La population de Tamerza s'isole des autres populations du Sud par son comportement reproducteur, ce qui pourrait s'expliquer par le biotope particulier qu'elle occupe (oasis au voisinage d'un cours d'eau). La population de Korba et celle d'Athènes, malgré la distance géographique qui les sépare, forment un groupe morphologiquement similaire aux deux populations du Centre, Sahline et Raccada, les plus proches géographiquement, et dont la distance entre elles est la plus faible (0,12).

L'analyse phénétique se présente comme un outil particulièrement intéressant pour la discrimination et la séparation des populations de *P. pruinus* analysées. Ceci confirme les différences phénotypiques appréciables mises en évidence, par microscopie électronique à balayage, chez ces mêmes populations [3]. Cette variabilité phénétique interpopulationnelle, avec celle décrite au niveau du comportement reproducteur, plaident en faveur de l'hypothèse de la présence de sous-espèces différentes, voire même un complexe d'espèces [8,10]. En effet, Caruso et Costa [11] ont utilisé les analyses biométriques lors de l'étude des populations des sous-espèces, *Armadillidium badium sicolorum*, *Armadillidium badium badium* et *Armadillidium badium pelagicum*, issues de différentes régions d'Italie, telles que la Sicile, Lampeduse et Linosa. L'examen des individus de deux populations de *P. pruinus*, l'une togolaise (Lomé) et l'autre française (Indre) [9], sur la base des données biométriques, a montré un dimorphisme sexuel au niveau de la taille chez les représentants de cette espèce ainsi que la présence d'une variabilité interpopulationnelle.

L'analyse factorielle des correspondances (AFC), chez une population française (Saint-Martin-du-Fouilloux) de la même espèce, *Porcellionides pruinus*, montre que les conditions climatiques sont indépendantes de la physiologie des animaux. Ce résultat suggère qu'il n'existe pas une stricte influence des condi-

tions climatiques sur la croissance et la reproduction des animaux [6]. L'application de l'AFC, dans l'étude de quelques populations tunisiennes de *Porcellio variabilis*, a permis la nette discrimination de la population de Ain Drahem et à un degré moindre celle de Gafsa [12]. L'analyse de la variance ainsi qu'une analyse en composantes principales (ACP), effectuées afin d'estimer la diversité phénotypique des populations naturelles d'*Artemia* en Tunisie, ont montré que la population de Sijoumi et celle de El Adhibet se distinguent des autres populations analysées [13].

En effet, depuis les années 1960, l'estimation de la variation génétique entre les populations d'une même espèce ou entre les espèces différentes, permettant de définir leur structure génétique, a été possible grâce à la technique d'électrophorèse qui analyse la variation protéique chez de nombreux individus. Dans ce cadre, plusieurs études ont été menées en vue de recherches de la différenciation génétique intra et interspécifique entre populations de quelques Oniscidea tels que *Armadillidium vulgare* [14–16], deux espèces du genre *Porcellionides*, *pruinus* et *floria* [2], autres espèces d'Oniscidea, comme le complexe *Porcellio imbutus* [17], *Oniscus asellus* [18] et *Porcellio variabilis* [19].

L'analyse génétique de quelques populations de *P. pruinus* a été également entreprise [20] pour vérifier, en partie, l'idée avancée par Vandel [1], qui soulignait que, chez cette espèce, la présence d'un polymorphisme phénotypique étendu interprété comme répondant à des variations géographiques, d'une part, et l'hypothèse avancée par [6] estimant que cette espèce cosmopolite pourrait cacher également un complexe d'espèces et non pas une seule et même espèce cosmopolite et polytypique, comme l'existence d'un complexe d'espèces chez *Oritoniscus flavus* [21] et chez *Oniscus asellus* [22], d'autre part.

Dans le but de mieux préciser le degré de parenté des populations, nous avons tenté une nouvelle approche basée sur le polymorphisme isoenzymatique et l'estimation des distances génétiques entre les populations tunisiennes [20].

## Références

- [1] A. Vandel, Isopodes terrestres (Deuxième partie), Faune de France 66 (1962) 417–931.
- [2] R.L. Garthwaite, C. Sassaman, *Porcellionides floria*, new species from North America; provinciality in the cosmopolitan isopod *Porcellionides pruinus* (Brandt), J. Crust. Biol. 5 (3) (1985) 539–555.
- [3] M.S. Achouri, F. Charfi-Cheikhrouha, Morphological and reproductive variability in *Porcellionides pruinus* (Brandt, 1833) in Tunisia (Crustacea Isopoda, Oniscidea), Crustaceana 75 (10) (2005) 1241–1262.

- [4] P. Juchault, J.-P. Mocquard, S. Kouigan, Étude expérimentale de l'influence des facteurs externes (température et photopériode) sur le cycle de reproduction du Crustacé Oniscoïde *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833) provenant de populations africaines (Togo) et européenne (France), *Crustaceana* 48 (3) (1985) 307–315.
- [5] I. Marcadé, Dynamique des populations et diversité génétique de l'ADN mitochondrial chez *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833) (Isopode Terrestre), thèse, université François-Rabelais, Tours, 1998 (126 p.).
- [6] M.S. Achouri, F. Charfi-Cheikhrouha, J.C. Marques, Biology, population and field-growth rates of *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833) (Isopoda, Oniscidea) at Garat Nâam (Kasserine, Tunisia), *Crustaceana* 75 (10) (2002) 1241–1262.
- [7] I. Marcadé, C. Souty-Grosset, D. Bouchon, T. Rigaud, R. Raimond, Mitochondrial DNA variability and wolbachia infection in two sibling woodlice species, *Heredity* (1999) 8371–8378.
- [8] A. Michel-Salzat, R. Cordaux, D. Bouchon, Wolbachia diversity in the *Porcellionides pruinosus* complex of species (Crustacea: Oniscidea): evidence for host-dependent patterns of infection, *Heredity* 87 (2001) 428–434.
- [9] S. Bougrier, Contribution à l'étude du Crustacé isopode *Metoponorthus pruinosus* Brandt. Analyse d'une population naturelle de la zone tempérée et introduction à la comparaison morphologique de plusieurs populations, DEA, Poitiers, 1978 (35 p.).
- [10] F. Lefebvre, I. Marcadé, New insights in the *Porcellionides pruinosus* complex (Isopoda Oniscidea) Biological, Behavioral, and Morphological approaches, *Crustaceana* 78 (4) (2005) 465–480.
- [11] D. Caruso, G. Costa, Biometrical analysis of populations of *Armadillidium sicolorum* Verhoeff, *Armadillidium badium badium* B.L. and *Armadillidium badium pelagicum* Arcangeli (Crustacea, Isopoda, Oniscidea), *Animalia* 17 (1974) 137–152.
- [12] L. Medini, Systématique, biologie et biogéographie du genre *Porcellio* en Tunisie (Crustacés, Isopodes Oniscidea), thèse, université Tunis El Manar, 2002 (226 p.).
- [13] A. Ghlala, Différenciation et morphobiométrie de quelques populations tunisiennes d'*Artemia* (Crustacé, Branchiopode), DEA, université Tunis El Manar, 2001 (76 p.).
- [14] M.L. Beck, J.O. Price, Genetic variation in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. *J. Hered.* 72 (1981) 15–18.
- [15] M.L. Beck, J.O. Price, Genetic variation and differentiation in *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscoidea), *Genetica* 66 (1985) 169–171.
- [16] R.L. Garthwaite, R. Lawson, C. Sassaman, Population genetics of *Armadillidium vulgare* in Europe and North America. The Biology of Terrestrial Isopod, in : IV<sup>th</sup> International Symposium, 1995, pp. 145–199.
- [17] F. Viglianisi, B.A. Lombardo, D. Caruso, Differenziamento genetico e morfologico in alcune specie siciliane di Isopodi terrestri del genere *Porcellio* e descrizione di tre nuove specie (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea), *Animalia* 19 (1/3) (1992) 235–273.
- [18] M. Wang, A. Schreiber, Population differentiation of the woodlouse *Oniscus asellus* in the central of Europe (Isopoda; Oniscoidea), *J. Crust. Biol.* 19 (2) (1999) 301–312.
- [19] L. Medini-Bouaziz, M. Giuseppe, F. Charfi-Cheikhrouha, D. Caruso, B.M. Lombardo, Genetic and morphological analysis of Tunisian populations of *Porcellio variabilis* Lucas (Crustacea, Isopoda, Oniscidea), *Ital. J. Zool.* 73 (2) (2006) 173–178.
- [20] M.S. Achouri, F. Charfi-Cheikhrouha, Genetic differentiation and gene flow of *Porcellionides pruinosus* in Tunisia (soumis).
- [21] H. Dalens, A. Rousset, D. Fournier, Les formes épigées du genre *Oritoniscus* (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). Le complexe *Oritoniscus flavus*, *Rev. Suisse Zool.* 103 (1996) 623–641.
- [22] D.T. Bilton, The *Oniscus asellus* complex (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in the Iberian Peninsula with the description of a new species, *Rev. Suisse Zool.* 104 (1997) 217–227.