

QUELQUES NOTES SUR LE COMPORTEMENT SOCIAL ET REPRODUCTIF DES *SAGINAE* EUROPEENS

(*ORTHOPTERA : TETTIGONIIDAE*)

par Michèle LEMONNIER-DARCEMONT et Christian DARCEMONT[°]

[°]Groupement d'Etudes Entomologiques Méditerranée, Hameau de Saint Donat, Lot 2B, 240 chemin du Vignaou, 83440 Callian (France).

E-mail : etude.saga@geem.org

Résumé

Ces notes constituent une synthèse de nos données d'élevage en conditions climatiques naturelles, de la plupart des *Saginae* européens (hors *Saga rhodiensis* Salfi, 1929). La majorité des adultes est isolée dans des cages individuelles. Pour chaque appariement, un mâle et une femelle sont mis en présence sur une aire semi-naturelle, le temps de l'accouplement. Le chant du mâle n'est pas systématique mais semble avoir un rôle apaisant sur la femelle. Le comportement sexuel (pariade, accouplement) est similaire pour l'ensemble des espèces étudiées. *Saga pedo* (Pallas, 1771) adopte les mêmes attitudes que les femelles des espèces sexuées. Nous ne notons pas de différences de probabilité d'acceptations de copulations interspécifiques versus intraspécifiques, excepté pour *Saga natoliae* Serville, 1839. En moyenne l'accouplement dure huit à dix minutes, valeur qui est doublée pour *S. natoliae*. La ponte débute une dizaine de jours après, puis s'étale jusqu'en fin de vie de l'insecte.

Mots-clés

Orthoptera, *Saginae* européens, éthologie, accouplement, hybridation.

Abstract. Some notes about the social and reproductive behaviour of the european *Saginae* (*Orthoptera* : *Tettigoniidae*).

This paper is an abstract of our breeding records in natural climatic conditions of most of European *Saginae* (*Saga rhodiensis* Salfi, 1929 excluded). Most of

adults are isolated in individual cages. For each coupling, a male and a female are moved together in a semi-natural area, no more than the duration of the mating. The male song is not emitted systematically, however it seems to calm down the female. The sexual behaviour (show, mating) is similar for all studied species. **Saga pedo** (Pallas, 1771) has the same behaviour as females of other species. We do not notice differences of mating acceptance probability between inter or intra species, excepted for *Saga natoliae* Serville 1839. In average, the mating duration is from eight to ten minutes, value multiplied by two for **S. natoliae**. The laying starts roughly ten days after, and continues up to the end of the life of the insect.

Keywords : Orthoptera, European **Saginae**, ethology, mating, hybridization.

Introduction

Nos recherches se sont axées depuis trois années sur la phylogénie des **Saginae** européens. Elles nous ont conduits à mener plusieurs études en parallèle :

- Une analyse de leurs caryotypes, réalisée par Anne-Marie & Bernard Dutrillaux du MNHN de Paris (Lemonnier-Darcemont *et al.* sous presse).
- Des prospections de terrain dans le sud des Balkans, dans le but de découvrir d'éventuelles zones de contact entre **S. pedo**, espèce parthénogénétique et certaines autres Sagas affines sexuées (LEMONNIER-DARCEMONT *et al.* sous presse).
- Un suivi en élevage des représentants du genre en Europe, à l'exception de **Saga rhodiensis** Salfi 1929, localisé à l'île de Rhodes (Grèce) et au sud de l'Anatolie (Turquie asiatique).

En 2006, nous avons obtenu la naissance en captivité d'hybrides de **S. pedo** x **S. rammei** Kaltenbach, 1965 (LEMONNIER-DARCEMONT & DARCEMONT, 2007), dont plusieurs mâles. L'année suivante la découverte en Macédoine grecque d'une femelle fécondée de **S. pedo**, et d'au moins un individu présentant des caractères intermédiaires entre **Saga rammei** et **Saga hellenica** nous a confirmé que ces accouplements pouvaient également se produire de façon naturelle (LEMONNIER-DARCEMONT *et al.* sous presse).

Nous avons réuni ci-après l'ensemble de nos notes d'élevage de 2004 à 2007 sur le comportement social et sexuel de la plupart des **Saginae** européens. Dans les Balkans, la cohabitation de plusieurs de ces taxa sur les mêmes stations n'est pas exceptionnelle, et nous pensons qu'une meilleure connaissance de leurs relations interspécifiques pourrait apporter des éléments de réponse à la compréhension de l'évolution de ce groupe.

Matériel et méthodes

Souches

***Saga natoliae* Serville 1839**

L'aire de répartition de cet insecte s'étend des Balkans (sud de la Dalmatie, de l'Albanie et de la République de Macédoine, nord-est de la Grèce) à la Syrie, en passant par l'Anatolie. Longueur du corps : ♀ 60-88,6 mm, ♂ 51,5-81,5 mm.

Les différentes souches proviennent du nord de la Grèce, secteur de Chalkidiki, en Macédoine occidentale (communes de Gomati et Ierissos). Elles ont été récoltées durant les étés 2004 et 2005.

***Saga hellenica* Kaltenbach 1967**

Cette espèce étend son territoire sur l'ensemble de la Grèce (à l'exception de l'extrême nord-est du pays), l'Albanie et la République de Macédoine. Longueur du corps : ♀ 55,8-78,0 mm, ♂ 48,0-76,0 mm.

Plusieurs souches sont collectées entre 2004 et 2007 dans le nord de la Grèce, en Macédoine occidentale (communes de Nimfeo, Aetos et Kristallopigi), en Epire (communes de Petas, Morfio, Pardalitsa et Aghia Kiriaki) et en Thessalie (commune de Skepari).

***Saga rammei* Kaltenbach 1965**

Elle est citée de la République de Macédoine, du sud de la Bulgarie et de la Macédoine grecque. Longueur du corps : ♀ 49,6-71,0 mm, ♂ 45-60 mm.

En 2003 et 2005, deux souches sont prélevées dans le nord de la Grèce, secteur de Chalkidiki, en Macédoine occidentale (communes d'Olympiada et Ierissos).

***Saga campbelli* Uvarov 1921**

Présente dans les Balkans depuis la Grèce (régions de Macédoine et de Thrace), elle remonte jusqu'au sud-est de la Roumanie, allonge son territoire vers l'est jusqu'en Turquie européenne et dans les îles septentrionales de la Mer Egée (Samothrace, Limnos). Longueur du corps : ♀ 49,5-58,5 mm, ♂ 53,0-68,5 mm.

Une souche récoltée en 2005 provenant de la région de Thrace, dans le nord de la Grèce (commune de Messi).

***Saga pedo* (Pallas 1771)**

Il s'agit d'une espèce à distribution ponto-méditerranéenne. Elle est répandue depuis la péninsule ibérique à l'ouest, jusqu'au nord-ouest de la Chine (Xinjiang) à l'est, via le centre et le sud de l'Europe, la partie méridionale de la Russie, de l'Ukraine, le Caucase et les Républiques du Kazakhstan et du Turkménistan. Elle est présente dans les Balkans dont la Grèce (Lemonnier-

Darcemont *et al.* sous presse) et probablement en Albanie. Au sud, elle atteint la Sicile. Longueur du corps : ♀50-78 mm.

Les souches qui ont été mises en élevage entre 2002 et 2006 sont originaires du sud-est de la France, plus précisément des Alpes-Maritimes (Vence, Coursegoules) et du Var (Les-Mayons). A rajouter, un spécimen du nord de la Grèce, découvert en août 2007 sur la commune de Kristallopigi, région de Macédoine occidentale.

Enceintes d'élevage et stockage des pontes

Les élevages sont réalisés dans la région du centre Var, à une altitude de 250 m, sur la commune de Callian. Le climat s'avère ici extrêmement proche des régions où ont été collectées les diverses Sagas grecques. En outre, **S. pedo** est présente à l'état naturel dans ce secteur.

Plusieurs grandes cages en bois (L : 35 cm ; P : 35 cm ; H : 100 cm), recouvertes sur les quatre côtés de toile type moustiquaire et coiffées par un toit, sont disposées à l'extérieur, sur un terrain exposé au sud. Elles sont protégées de l'ardeur excessive du soleil par l'ombrage d'oliviers. Des modèles de taille inférieure, conçus selon le même principe, sont également disponibles pour isoler des individus, ou de petits groupes de juvéniles dans les tous premiers stades de leur croissance.

Les pontes sont stockées dans une cabane de jardin en bois, à l'abri du gel nocturne hivernal. Ce local possède deux fenêtres vitrées, qui lui permettent de bénéficier de l'éclairage du jour. Le seul soin apporté aux œufs, consiste en un arrosage régulier, censé reproduire les conditions classiques du climat méditerranéen, tout en tenant compte du fait qu'ils ne sont pas en plein champ mais dans des pots remplis de terre.

Protocole des accouplements

Dans les grandes cages, habituellement, mâles et femelles sont mélangés par petits groupes spécifiques issus du même secteur géographique, jusqu'au stade J3.

Dès le stade adulte la majorité des individus est isolée dans des cages individuelles.

Pour **S. hellenica**, **S. rammei** et **S. campbelli**, nous avons expérimenté des regroupements de 2 à 3 individus. Quand les enceintes d'élevage sont spacieuses, la nourriture abondante, la cohabitation se passe plutôt bien. Les cas de cannibalisme semblent plus nombreux dans les groupes mixtes et particulièrement chez les femelles vis-à-vis des mâles. Nous avons d'ailleurs abandonné très vite cette dernière configuration en isolant les mâles dans de petites cages.

Pour chaque appariement, un mâle et une femelle sont mis en présence sur une aire semi-naturelle, suffisamment spacieuse comprenant différentes strates verticales. Ceci, afin de limiter les contraintes physiques et diminuer les éventuels comportements agressifs liés à la promiscuité.

En règle générale, les femelles acceptent le plus souvent l'accouplement moins d'une semaine après leur mue imaginale. En revanche, nos quelques tentatives avec de jeunes mâles de **S. hellenica**, se sont soldées par leur incapacité à produire un spermatophore avant 7 à 8 jours après le début du stade adulte. Cette période favorable coïncide vraisemblablement avec les premières stridulations régulières (produites surtout en fin d'après-midi et en soirée).

Résultats

Ne sont pris en compte dans ces notes que les accouplements complets, c'est-à-dire ceux qui aboutissent à la formation du spermatophore et à sa dépose au niveau du pore sous-génital de la femelle.

Parade nuptiale.

Comme l'avais déjà souligné KALTENBACH (1970), le « chant » des mâles n'exerce visiblement pas d'attraction sur les femelles. Son intensité est variable en fonction des espèces, plutôt faible chez **S. rammei**, **S. campbelli** et les hybrides de **S. rammei** x **S. pedo**, plus forte et régulière chez **S. hellenica** et encore plus sonore chez **S. natoliae**, géante des Sagas européennes.

Les stridulations des **Saginae** se composent d'une succession de frottements qui s'intensifient sur quelques secondes, suivies de silences parfois longs. La température influence la structure du chant. Plus elle est élevée, plus la succession est rapide et la séquence courte. Le chant des Sagas occupe un spectre s'étendant bien au-delà de la perception humaine, avec peu d'énergie en-dessous de 10 kHz. Notre oreille n'est pas adaptée pour bien apprécier la différenciation des stridulations, compte tenu du large spectre requis, mais l'écoute du chant, échantillonné à haute fréquence puis transposé de trois ou quatre octaves vers les graves, permet de corriger en partie ses insuffisances.

Ainsi que nous l'avons quelquefois observé, particulièrement chez certains mâles de **S. rammei** et de **S. natoliae**, la stridulation ne prélude pas toujours à l'accouplement. De temps à autre elle est absente, ou n'intervient qu'au milieu, voire en fin de copulation, avec un effet qui se veut toujours lénifiant sur une femelle quelque peu velléitaire et agitée, dont les tendances au cannibalisme ne sont pas anecdotiques. Ce rôle apaisant se révèle prépondérant dans le chant des **Saginae**.

A l'image de ce qui se produit chez la plupart des **Tettigoniidae**, les préliminaires des **Saginae** sont assez brefs et peu élaborés. Tout au plus quelques courtes stridulations, puis de rapides jeux d'antennes réciproques pour s'assurer de l'identité du partenaire, et le mâle se précipite sans plus de forme sur la femelle.

Accouplement

L'acceptation n'est pas systématique sans que nous ayons pu toujours déterminer les causes véritables des refus à l'exception du froid (température en-dessous de 20°) ou du vent fort. Le temps nuageux et le moment de la journée, mis à part les heures les plus chaudes en plein soleil, ne constituent visiblement pas des facteurs limitants.

Les accouplements se produisent aussi bien sur le sol, mais quand les insectes ont le choix, les substrats en hauteur paraissent favorisés. La femelle prend alors une position caractéristique, avec la tête plutôt inclinée vers le bas. Elle reste passive durant la durée de la copulation. C'est également le cas pour **S. pedo**, qui adopte dans cette situation un comportement identique et ne montre pas davantage d'agressivité vis-à-vis du mâle, que les autres taxa sexués.

En moyenne un accouplement s'étale sur environ huit à dix minutes pour la majorité des espèces, jusqu'à quinze à vingt minutes pour **S. natoliae**. Pour celle-ci, nous avons enregistré un maximum d'une demi-heure mais jamais au-delà, contrairement aux observations de KALTENBACH (1970), qui indique un minimum d'une heure.

Nous avons constaté une corrélation entre la durée d'une copulation et le savoir faire du mâle, un sujet dépourvu de toute expérience sexuelle tâtonnant souvent davantage avant de choisir une position correcte.

Une fois le pore génital du mâle appliqué à la base de la plaque sous génitale légèrement relevée de la femelle, le mâle s'immobilise s'agrippant comme il peut à la femelle, ou saisissant son oviscapte entre ses mandibules. A la fin de l'émission du spermatophylax, plus volumineux au début de sa vie sexuelle, le mâle malaxe couramment durant quelques instants la partie inférieure de l'abdomen de la femelle avec ses pattes, ou la titille légèrement avec ses mandibules, avant de s'éloigner rapidement. La séparation se déroule d'autant mieux que les deux partenaires ont pu s'alimenter de façon convenable au préalable.

Le spermatophylax, dont la taille est relativement proportionnelle aux dimensions des **Saga**, est mangé par la femelle en quelques jours ou s'élimine en séchant et par frottement. Nos expériences d'élevage laissent apparaître que les femelles de **S. pedo**, **S. hellenica**, **S. rammei** et **S. campbelli** acceptent habituellement plusieurs relations sexuelles au cours de leur existence. En

revanche, pour **S. natoliae** nos tentatives d'accouplements multiples ont échoué, aboutissant à une attitude agressive de la femelle, ou à sa fuite.

Les mâles de nos élevages ont été utilisés pour féconder plusieurs femelles. Deux à trois jours sont à priori nécessaires pour leur permettre de reconstituer leur spermatophore. Sans ce délai minimum, ils se déroberont ou renonceraient à l'accouplement après quelques rapides et vains essais.

Ponte

Après la fécondation l'appétit de la femelle ne cesse de s'accroître et l'amène à tripler sa ration journalière. Elle augmente considérablement son activité, consacrée pour l'essentiel à la recherche de proies. Après une dizaine de jours, dotée d'un embonpoint caractéristique, elle commence à sonder la terre pour pondre. Notons que pour nos femelles non fécondées de **S. pedo**, la ponte intervenait à peu près trois semaines après la mue imaginale. Pour celles qui ont été accouplées, l'intervalle est identique à celui des espèces sexuées. L'été, que ce soit dans la nature ou en élevage, elles pondent en dehors des heures trop chaudes, tôt le matin ou en soirée jusque dans la nuit. En montagne et en fin de saison quand la température se rafraîchit, c'est au contraire les moments les plus doux de la journée qui sont privilégiés. Cette activité les occupe périodiquement jusqu'à la fin de leur existence. Une de nos femelles de **S. pedo** (non fécondée par un mâle) qui s'est éteinte le 23 novembre 2007, pondait encore une semaine auparavant.

Les individus âgés exhibent souvent de multiples nécroses, sur la tête, l'abdomen et au niveau des articulations. Bientôt l'insecte cesse de s'alimenter et de pondre pour les femelles, les fonctions vitales se ralentissent. La mort n'est pas loin, elle intervient généralement moins de dix jours après. La dissection des femelles révèle souvent la présence d'œufs - surtout matures mais parfois clairs - et ce même quand le décès se produit tard en automne.

Conclusion

Cette synthèse de nos notes d'élevage permet de faire un point sur le comportement reproductif des **Saginae** européens en conditions climatiques quasi naturelles (zone méditerranéenne). Elles viennent en complément ou précisent certaines observations déjà exposées par KALTENBACH (1970).

Plusieurs points importants ressortent de notre travail :

- Il existe une faible variabilité concernant le comportement social et sexuel des espèces affines que sont **S. hellenica**, **S. rammei** et **S. campbelli**. Même **S. pedo**, taxon parthénogénétique, en présence de ces mâles,

manifeste un comportement en tous points similaire à celui des autres femelles.

- Les accouplements interspécifiques intéressant les **Saginae** européens, à l'exception de **S. natoliae**, s'obtiennent sans plus de difficultés que les appariements intraspécifiques. Si l'absence de barrière mécanique est ainsi avérée pour ces taxa, jusqu'à présent nous n'avons pu établir la viabilité gamétique par la naissance d'hybrides, que pour **S. pedo** x **S. rammei**.
- La tendance au cannibalisme est une constante chez les **Saginae**, mais elle s'exprime à des degrés divers selon la période de la vie de l'insecte. Moins marquée chez les juvéniles - en dehors des mues, s'ils disposent d'assez d'espace et de proies - elle semble plus accentuée chez les adultes, spécialement chez les femelles vis-à-vis des mâles, quand elles ne sont pas sexuellement réceptives.

Par rapport aux autres **Saginae** européens, l'éthologie de **S. natoliae** montre quant à elle quelques aspects bien différenciés, du moins en élevage, notamment une sociabilité moindre avec une prédisposition au cannibalisme plus prononcée.

Références

KALTENBACH, A., 1970. Unterlagen für eine Monographie der Saginae I. Superrevision der Gattung *Saga* Charpentier (Saltatoria: Tettigoniidae). *Beiträge zur Entomologie, Berlin*, **17**: 3-107.

LEMONNIER-DARCEMONT, M. ET DARCEMONT, CH., 2005. Hybridation entre *Saga pedo* (Pallas 1771) et *Saga rammei* Kaltenbach 1965 (Orthoptera : Tettigoniidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, **43**(2): 249-252.

LEMONNIER-DARCEMONT, M., DUTRILLAUX, A.-M. et B., DARCEMONT, CH. Recherches sur la phylogénie du genre *Saga* (Pallas, 1771) (Orthoptera : Tettigoniidae) : données chromosomiques. *Annales de la Société Entomologique de France*, sous presse.



Figure 1 : Accouplement entre **Saga hellenica** et **Saga pedo**



Figure 2 : Accouplement de **Saga natoliae**



Figure 3 : **Saga pedo** fécondée avec spermatophore