

ÉTUDE DU COMPORTEMENT PRÉCOPULATEUR D'*ARION DISTINCTUS* MABILLE, 1868

par

RICHARD SHERIDAN et ETIENNE ROLAND

Laboratoire d'Histologie et de Cytologie Expérimentale
Unité de Zoologie — Université de Mons
Avenue du Champ de Mars, 24, B-7000 Mons (Belgique)

RÉSUMÉ

Le comportement précopulateur d'*Arion distinctus* est caractérisé par une phase dite de poursuite au cours de laquelle, un individu poursuit un autre *Arion* tout en broutant le globule muqueux accumulé au niveau de la glande caudale du poursuivi. Dans ce travail, 51 phases de poursuite ont pu être observées. Au cours de ces phases, les *Arion* peuvent être indifféremment poursuivant ou poursuivi. Les poursuites n'ont pu être observées que chez les individus sexuellement matures et en quête d'un partenaire sexuel. Il n'a jamais été possible d'observer une copulation qui n'ait été précédée d'au moins une phase de poursuite. De même, tous les *Arion* qui ont participé à une phase de poursuite, ont copulé au moins une fois au cours de nos expériences. A l'inverse, les individus qui n'ont participé à aucune phase de poursuite n'ont jamais copulé. Il existe une corrélation très étroite entre ces deux comportements ($r = 0,95$; $P < 0,001$) et ce phénomène de poursuite pourrait bien être considéré comme un indicateur facilement perceptible de la maturité sexuelle des deux partenaires. Comme ces phases de poursuite ont débuté après que le poursuivant ait rejoint le poursuivi en suivant la piste de celui-ci (2 cas sur 51) ou plus fréquemment en se dirigeant directement vers le globule muqueux (49 cas sur 51), il est possible que ce globule renferme une substance attractante qui renseigne les *Arion* sur l'état de maturité sexuelle du porteur.

Mots clés : Comportement — Copulation — *Arion* — Piste muqueuse.

The precopulatory behaviour of *Arion distinctus* Mabile, 1868

SUMMARY

The precopulatory behaviour of *Arion distinctus* has been studied and some outstanding points may be noted. Copulation is always preceded by a particular pursuit during which two mature slugs crawl together, the follower eating the caudal-gland mucus of the other one. From one pursuit to another, *Arion* may be indifferently follower or followed. These pursuits

can only be observed with animals which are sexually mature and searching for a partner to copulate. Copulations never occur without a preliminary pursuit and slugs which have participated in the pursuit, copulated at least once during our experiments. On the contrary, those which never copulate never pursue.

The correlation between these two types of behaviour is very strong ($r = 0.95$; $P < 0.001$) and the pursuit might be considered an easily perceptible sign of sexual maturity.

The pursuit begins when the follower comes in close contact with the other one after trail following (2 cases in 51 pursuits) or turning towards the caudal-gland mucus (49 on 51). This suggests that the caudal mucus contains a substance which may serve as a recognition mark between animals which are sexually mature.

Key words : behaviour — copulation — slugs — mucus trail.

INTRODUCTION

La majorité des Mollusques Gastéropodes sont dioïques. Néanmoins, les Opisthobranches et les Pulmonés sont hermaphrodites. Chez les Pulmonés, il existe une alternance de sexe, les individus fonctionnant d'abord comme mâles ensuite comme femelles. Les hermaphrodites présentent une fécondation réciproque avec échange de spermatophores, ceux-ci étant caractéristiques de l'espèce de par leur forme (RUNHAM and HUNTER, 1970). En règle générale, la copulation proprement dite est précédée par des séquences de comportement qui peuvent être fort complexes. Chez les Arionidae, les préliminaires à l'accouplement sont simples et semblent se limiter, en règle générale, à une poursuite avec léchage, éventuellement mutuel, du globule muqueux (ADAMS, 1910; GERHARDT, 1935, 1940; QUICK, 1946; WEBB, 1950). Chez *Deroceras reticulatum* (MÜLLER, 1774) (Agriolimacidae), NEWELL (1966) et plus récemment WAREING (1986) ont observé que la copulation est précédée par un suivi de piste. Un spécimen qui croise par hasard la piste de son futur partenaire sexuel, la suit jusqu'à la rencontre précédant l'accouplement. Chez *Limax maximus* LINNAEUS, 1758 (Limacidae) (ADAMS, 1898; GERHARDT, 1933; CHACE, 1952), la copulation a lieu sur une branche d'arbre ou au sommet d'un mur. Pendant 30 à 90 minutes, les individus se suivent en formant un cercle fermé, tout en se caressant avec leurs tentacules. Par la suite, les individus se suspendant grâce à un cordon muqueux, les sacs péniaux sont évaginés et le transfert du sperme a lieu. D'autres espèces ont un comportement encore plus spectaculaire. Ainsi, BINDER (1976) a montré chez *Gymnarion coronatus* BINDER, 1976 (Urocyclidae) que la première manifestation d'un comportement sexuel est une phase de poursuite rapide du partenaire avec léchage de la trace muqueuse laissée à même le substrat. Lorsque le poursuivant a rejoint le poursuivi, il lèche le globule muqueux se trouvant au niveau d'une glande située à l'extrémité postérieure de l'animal (glande caudale). Par la suite, une nouvelle phase de poursuite intervient jusqu'au moment où les deux spécimens se trouvent face à face. Dès cet instant, débute une phase de « duel », interrompue par de courtes phases de poursuite et qui aboutit finalement à la copulation proprement dite. Chez une autre espèce, *Gymnarion sowerbyanus* (PFEIFFER, 1848), BINDER (1976) observe également une longue phase de poursuite au cours de laquelle le poursuivant ingère le mucus sortant du pore caudal du poursuivi.

Ces divers exemples soulignent l'importance de la « trace » dans le comportement précopulateur et laissent sous-entendre que l'on trouve dans le mucus de piste une substance, de nature actuellement inconnue, qui renseigne le poursuivant sur l'état de maturité sexuelle du poursuivi et donc, sur sa capacité à copuler (TOWNSEND, 1974).

Les Arionidae, tout comme les Urocyclidae, possèdent également une glande caudale, située à la partie postérieure dorsale du pied et qui supporte une accumulation de mucus appelée globule muqueux. L'origine et la fonction de ce globule ont été longtemps discutées (SAINT SIMON, 1852 ; ANDRÉ, 1898 ; BARR, 1928 ; ADAM, 1933 ; VAN MOL *et al.*, 1970 ; RICHTER, 1980 ; SHERIDAN et DEVOS, 1983), mais plusieurs auteurs s'accordent à penser que le globule des Arionidae renferme lui aussi une substance, agissant comme attractant, qui favoriserait la rencontre des individus en période de copulation ou servirait de signal de maturité sexuelle (BARR, 1928 ; ADAM, 1933 ; RICHTER, 1980). Selon ces auteurs, il existerait une relation entre la reproduction et le globule muqueux. Toutefois, l'existence de ce lien n'a jamais pu être prouvée expérimentalement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Specimens expérimentaux

Pour ce travail, nous avons utilisé uniquement des *Arion distinctus* MABILLE, 1868 adultes d'une taille comprise entre 2,3 et 4 cm de long. Tous les animaux ont été récoltés dans le Hainaut. Les spécimens expérimentaux n'ont pu être identifiés que sur base de critères morphologiques externes : absence de couleur rouge ou violette au niveau de la tête et des tentacules, bande latérale droite du manteau s'étendant plus bas que le pneumostome (DAVIES, 1977, 1979 ; DE WILDE, 1983). Compte tenu de la confusion possible avec *A. hortensis* DE FÉRUSAC, 1819, seuls les individus typiques ont été pris en considération. Parmi eux, quelques spécimens ont été sacrifiés et disséqués. La morphologie de leur tractus génital, conforme à la description donnée par DE WILDE (1983), a confirmé notre identification basée sur les caractères externes.

Dès leur récolte, les limaces sont placées isolément dans des boîtes de Pétri en plastic munies d'un système d'aération (diamètre 14 cm, hauteur 2 cm) dont le fond est recouvert d'un papier filtre humidifié à l'eau distillée et réhumidifié chaque jour. Les boîtes sont gardées à la température du laboratoire soit environ 20° C et subissent un rythme nyctéméral normal. L'alimentation est constituée de morceaux de pomme de terre ou de carotte délivrés *ad libitum*. Les specimens sont gardés en boîtes de Pétri de un jour à un mois avant l'expérimentation. Toutes les expériences se sont déroulées au cours des mois de novembre et décembre 1986.

Dispositif expérimental

Notre dispositif expérimental est constitué d'une caméra T.V., d'un magnétoscope et d'un ordinateur. Les prises de vues sont réalisées à l'aide d'une caméra T.V. Bosch de type low-level (pour faible intensité lumineuse), munie d'un objectif Schneider-Kreuznach Variogon 1:2/18-90. Le système d'enregistrement est basé sur l'utilisation d'un magnétoscope JVC portable modèle MR 2650 EG. Les images sont enregistrées sur cassette Maxell epitaxial vidéocassettes E-180 VHS. Un ordinateur Apple-II Europlus connecté à un disk drive et à un interface commande au magnétoscope d'entrer en phase d'enregistrement ou de se mettre en pause. Le système de contrôle est constitué d'un moniteur Bosch à écran vert.

Avec un tel dispositif expérimental, l'accélération maximale des processus comportementaux est réalisée en utilisant des prises de vues les plus courtes possible séparées par des pauses les plus longues possible. Les séquences de prises de vues ont duré de deux secondes minimum à quatre secondes maximum, ce qui correspond au temps nécessaire pour apprécier avec certitude l'activité des limaces. La durée des pauses entre deux séquences d'enregistrement, dépend de la vitesse maximale du spécimen étudié, elle a été de 60 secondes dans le cadre de cette étude. En effet, il est important de noter que cet intervalle de temps doit être inférieur au temps que mettrait la limace, se déplaçant à sa vitesse maximale, pour parcourir une distance égale à celle de son corps en extension. Cette condition est indispensable pour que les « images de limaces » soient toujours partiellement superposées lors de la projection et que rien ne soit perdu du chemin effectivement parcouru par chaque spécimen. Cela évite aussi toute erreur d'identification lorsque les individus se séparent après s'être éventuellement agglutinés.

Déroulement de l'expérience

Les expérimentations ont lieu en boîtes de Pétri (diamètre : 14 cm ; hauteur : 2 cm) dont le fond est recouvert d'un papier filtre humide et contenant un cube de nourriture identique à celle donnée habituellement (pommes de terre et/ou carottes). L'expérience a lieu à la température du laboratoire et dans l'obscurité quasi totale. Seuls les écrans du moniteur de contrôle et de l'ordinateur interviennent comme source lumineuse. Une horloge placée à côté de la boîte de Pétri, de manière à ce qu'elle apparaisse sur les images, permet de déterminer rapidement les temps consacrés aux différentes activités observées.

Chaque expérience dure approximativement une nuit (en moyenne 14 heures) et fait intervenir quatre *Arion distinctus*.

L'examen des bandes vidéo, qui peut se faire immédiatement, permet de déterminer sans délai la nature des diverses activités qui se sont déroulées durant la nuit (déplacement, nutrition, repos, copulation). Il permet aussi d'établir la séquence des diverses activités ainsi que la durée de chacune d'entre elles. En plaçant une feuille transparente sur l'écran du moniteur on peut également relever sans difficulté le tracé précis des différentes pistes.

Histologie

A la fin des expériences, les spécimens sont fixés au Bouin aqueux pendant 24 à 48 heures puis déshydratés à l'alcool et inclus à la paraffine. Les blocs sont débités en coupes d'une épaisseur de 10 microns. La coloration utilisée est le Bleu Alcian non oxydé — Acide périodique — Schiff (B.A.N.O-P.A.S.).

RÉSULTATS

Description du comportement précopulateur (Fig. 1)

Nous avons réalisé 11 expérimentations avec 18 *Arion distinctus* différents. Certains d'entre eux n'ont été expérimentés qu'une seule fois, d'autres l'ont été à plusieurs reprises.

Une première analyse des bandes vidéo a permis de classer les résultats en trois catégories :

1. expériences avec phase de poursuite et copulation ;
2. expériences avec uniquement une ou plusieurs phases de poursuite ;
3. expériences sans phase de poursuite et sans copulation.

1. *Expériences avec phase de poursuite et copulation.*

Pour l'ensemble de nos expériences, nous n'avons pu observer de « suivi de piste » qu'à deux reprises. Dans le premier cas (expérience du 4 décembre) (Fig. 1a), le spécimen 2 a rejoint la piste laissée par le spécimen 1 et l'a suivie sur une courte distance. Il l'a quittée peu après pour se diriger directement vers le spécimen 1. Dans le deuxième cas (expérience du 10 décembre) (Fig. 1b), le spécimen 2 a croisé la piste du spécimen 1 et l'a suivie jusqu'à ce que son extrémité antérieure entre en contact avec l'extrémité postérieure du spécimen 1.

Dans la majorité des cas cependant, le poursuivant s'est dirigé directement vers la glande caudale du futur poursuivi (Fig. 1c). Ce dernier pouvant être soit en déplacement soit au repos. Il n'y a donc pas eu de « suivi de piste » préalable. Dès qu'il y a contact entre les deux spécimens débute ce que nous appelons la « phase de poursuite » (Fig. 1d). Au cours de cette phase, les deux spécimens se déplacent conjointement. Le spécimen poursuivant broutant le globule muqueux accumulé au niveau de la glande caudale du spécimen poursuivi. Après la phase de poursuite dont la durée peut être fort variable, les deux spécimens peuvent se placer tête-bêche et se brouter mutuellement le globule muqueux (Fig. 1e). Selon les cas, ils restent dans cette position sans bouger ou en tournant dans le sens des aiguilles d'une montre. A la suite de cette phase, les spécimens se séparent (Fig. 1f) et se déplacent pendant un certain temps. Cette séparation peut être définitive mais une nouvelle phase de poursuite peut intervenir entre ces deux individus (Fig. 1g). Notons que le spécimen poursuivant lors de la première phase de poursuite peut être indifférem-

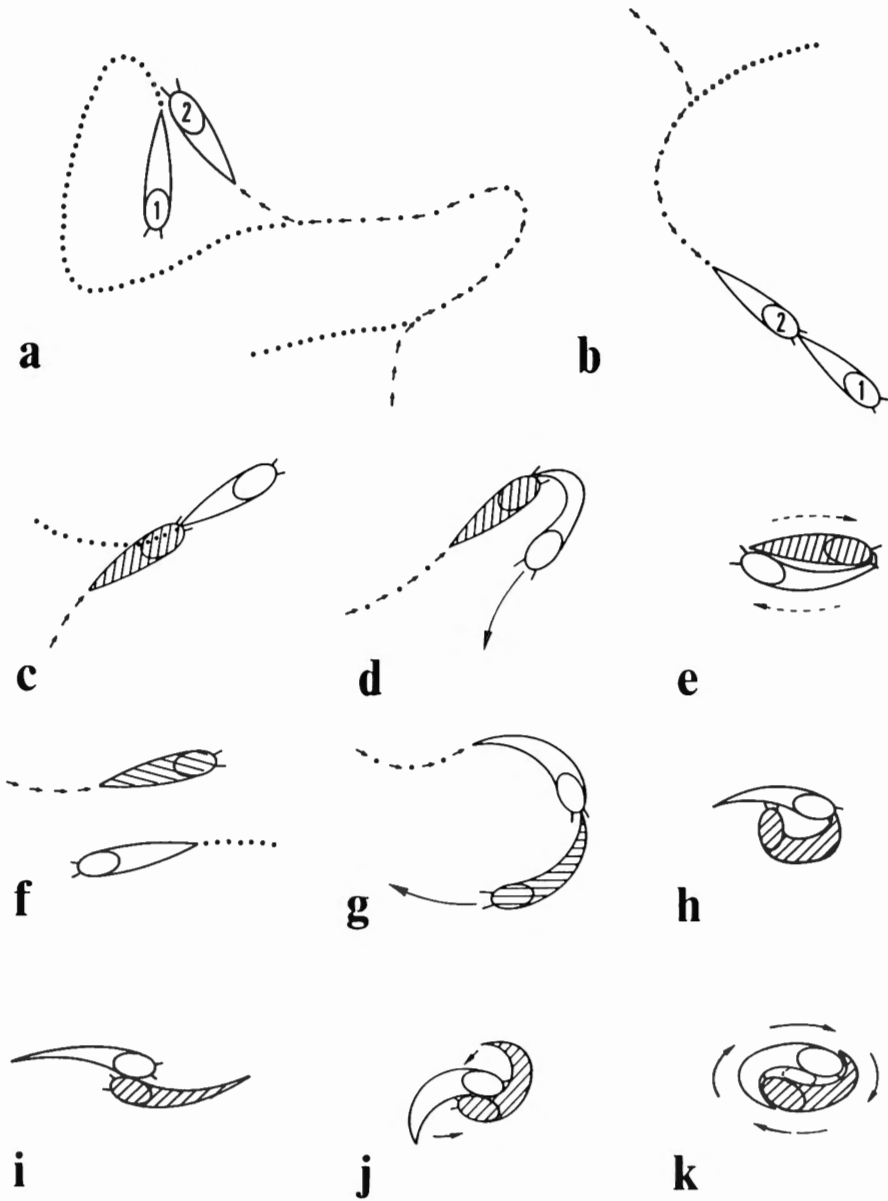


Fig. 1. — Représentation schématique du comportement précopulateur. a, b : suivi de piste ; c, d, g : poursuite ; e : position tête-bêche au cours de laquelle les *Arion* se broutent mutuellement le globule muqueux ; f : séparation ; h, i, j : positionnement préalable à la copulation ; k : copulation. Les phases c, d, h, i et j précèdent obligatoirement la copulation ; les phases a, b, f et g sont occasionnelles.

ment poursuivant ou poursuivi lors de la seconde. Pour terminer le specimen poursuivi positionne sa partie antérieure au niveau de la partie postérieure du bouclier du poursuivant (Fig. 1h). Par la suite, les deux specimens font coïncider leurs orifices génitaux (Fig. 1i). A partir de ce stade, le poursuivant ne broute plus le globule muqueux. Les parties postérieures des deux specimens sont ramenées vers le côté gauche du bouclier de chacun (Fig. 1j). Finalement, les deux individus adoptent la position typique caractérisant la copulation (Fig. 1k) telle que décrite dans la littérature (QUICK, 1946). Au cours de cette phase, on observe presque toujours la rotation des deux specimens dans le sens des aiguilles d'une montre.

Il faut remarquer que l'on n'observe pas toujours la phase durant laquelle les specimens se broutent mutuellement le globule muqueux. De même, la première phase de poursuite peut aboutir directement à la copulation.

Expérience du 24 novembre

Quatre *Arion distinctus* isolés depuis un mois (A, B, C, D).

On observe dans ce cas de nombreuses phases de poursuite intéressant les 4 specimens expérimentaux. Rappelons que lors de ces phases, le specimen poursuivant broute le globule muqueux se trouvant au niveau de la glande caudale du poursuivi. En ce qui concerne le specimen A, la première phase de poursuite commence 96 minutes après le début de l'expérience. Lors de cette phase, le specimen A est poursuivi par le specimen D. Par la suite, on observe 5 phases de copulation entrecoupées par des phases de poursuite relativement courtes. Lors de ces phases de poursuite, le specimen A est soit poursuivant, soit poursuivi. Ces copulations ont duré respectivement 28, 4, 44, 26 et 18 minutes. Après une interruption correspondant aux autres activités (nutrition, déplacement, repos), une nouvelle phase de poursuite intervient. Lors de celle-ci, le specimen A poursuit le specimen B et cette phase aboutit à une copulation de 36 minutes. Après une brève interruption, on assiste à une nouvelle phase de poursuite qui aboutit à une copulation, de 72 minutes cette fois, entre ces deux specimens. En ce qui concerne le specimen C, on observe dans un premier temps des phases de poursuite (dans lesquelles le specimen C est toujours poursuivant) entrecoupées par 3 phases de copulation avec le specimen D (12, 22 et 30 minutes). Les phases caractérisant le comportement précopulateur sont interrompues, puis, le specimen C poursuit à nouveau le specimen D. Cette dernière phase aboutit à une copulation beaucoup plus longue (70 minutes). Notons que lors de cette expérience, les phases caractérisant le comportement précopulateur des quatre specimens s'arrêtent presque en même temps.

Expérience du 27 novembre

Quatre *Arion distinctus* déjà utilisés les 24 et 25 novembre (A, B, C, D).

Lors de cette expérience, on observe pour le specimen B une première phase de poursuite au cours de laquelle il est poursuivi par le specimen D. Par la suite, ces

deux specimens copulent pendant 24 minutes. Trois phases de poursuite suivront, au cours desquelles le specimen B sera successivement poursuivi, poursuivant et à nouveau poursuivi. Après une interruption, le specimen B sera poursuivi par le specimen D. Cette phase aboutit à une seconde copulation plus longue que la première (54 minutes). Notons que les specimens A et C ne copulent pas au cours de cette expérience. Le specimen A n'est impliqué dans aucune phase de poursuite et le specimen C n'est poursuivi qu'à une seule reprise par le specimen D.

Expérience du 04 décembre

Quatre *Arion distinctus* maintenus un jour en captivité (I, J, K, L).

Dans ce cas, les quatre specimens (I, J, K, L) se poursuivent et copulent. Après avoir suivi la piste du specimen J sur une courte distance (Fig. 1a) le specimen I quitte la piste, se dirige directement vers le specimen J et entame avec lui une phase de poursuite. Après une interruption (autres activités), le specimen I est poursuivi par le specimen J et finalement ils adoptent très brièvement (2 minutes) la position typique caractérisant la copulation. Directement après cette phase, le specimen I poursuit le specimen K. et finalement copule avec lui. La copulation dure cette fois 138 minutes. Après une longue interruption dans les activités précopulatrices, le specimen I poursuit le specimen K. Cette phase est suivie à nouveau d'une interruption. Par la suite, on observe une phase de poursuite (I poursuivant L) à laquelle succède une copulation de 50 minutes entre ces deux specimens. Une nouvelle phase de poursuite intervient (I poursuivi par L), suivie par une copulation de 40 minutes. Enfin, après une dernière interruption, le specimen L poursuit le specimen I et ils copulent pour la troisième fois (72 minutes). Pendant l'interruption entre les deux phases de poursuite intéressant les specimens I et J, le specimen J poursuit à deux reprises le specimen K. Par la suite, le specimen J sera poursuivi par le specimen K et ces deux specimens finiront par copuler pendant 106 minutes. Après les phases déjà décrites pour le specimen K, celui-ci sera poursuivi par le specimen I.

Expérience du 09 décembre

Deux *Arion distinctus* maintenus un jour en captivité (M et N) et deux *Arion distinctus* utilisés les 24, 25, 27 et 28 novembre (A et B).

Dans cette expérience, tous les specimens se poursuivent et copulent (A, B, M, N). Pendant que les specimens M et B se poursuivent et finalement copulent durant 142 minutes, le specimen A poursuit à deux reprises le specimen N. La troisième phase de poursuite (A poursuivi) aboutit à une copulation de 32 minutes. Après une interruption (autres activités), le specimen A est poursuivi par le specimen N et ils copulent pour la deuxième fois (86 minutes). On observe ensuite quatre nouvelles interruptions de durée variable. A chacune d'entre elles succède une phase de poursuite aboutissant à la copulation (10, 10, 34 et 96 minutes).

Expérience du 15 décembre

Deux *Arion distinctus* utilisés les 24, 25, 27, 28 novembre ainsi que les 9 et 10 décembre (A, B) et deux *Arions distinctus* utilisés les 9 et 10 décembre (M, N).

Lors de cette expérience, les spécimens A et N n'ont pas copulé. Les phases de poursuite et de copulation ont à nouveau été observées chez les spécimens B et M. Dans ce cas, la première phase de poursuite débute une heure après le début de l'expérience. Dans un premier temps, le spécimen M est poursuivi par le spécimen B pendant 6 minutes. Par la suite, les deux spécimens copulent (34 minutes), se poursuivent et copulent à nouveau (30 minutes).

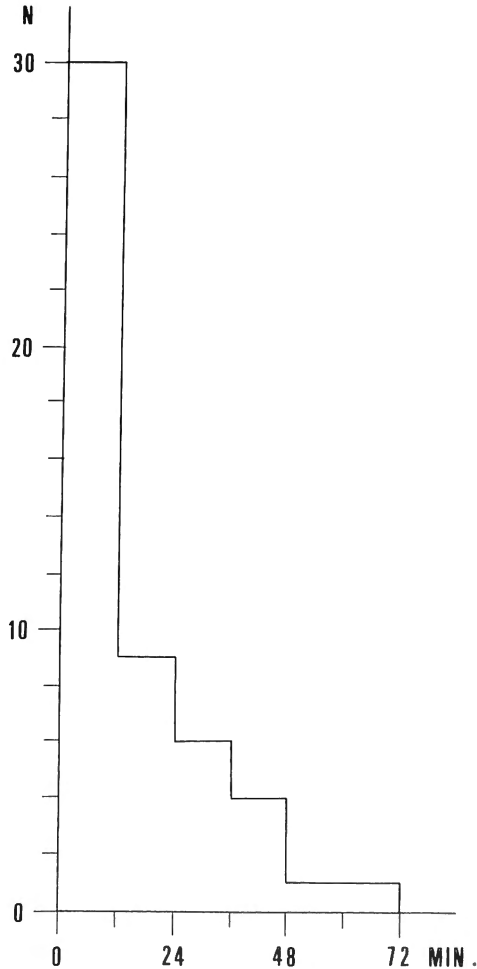


Fig. 2. — Durées (en minutes) des phases de poursuite (histogramme).

2. Expériences avec une ou plusieurs phases de poursuite.

Lors de ces expériences (25 novembre : A, B, C, D ; 28 novembre : A, B, C, D ; 10 décembre : A, B, M, N) nous avons observé uniquement des phases de poursuite sans phase de copulation.

Tous les specimens avaient déjà été utilisés. Ils avaient tous copulé le 24 novembre, le 27 novembre ou le 09 décembre. Signalons que c'est lors de l'expérience du 10 décembre que le specimen A a suivi la piste du specimen N (Fig. 1b).

3. Expériences sans phases de poursuite et sans copulation.

Lors de ces expériences (2 décembre : E, F, G, H ; 8 décembre : I, J, K, L ; 11 décembre : O, P, Q, R), nous n'avons observé aucune phase de poursuite et aucune copulation. Les specimens ont présenté leurs diverses activités telles qu'elles se déroulent en temps normal, à savoir : le repos, le déplacement et la nutrition. Pour l'expérience du 2 décembre et du 11 décembre, les specimens utilisés avaient été capturés un jour avant leur expérimentation. En ce qui concerne l'expérience du 8 décembre, les quatre specimens avaient déjà été utilisés le 4 de ce mois et avaient tous copulé.

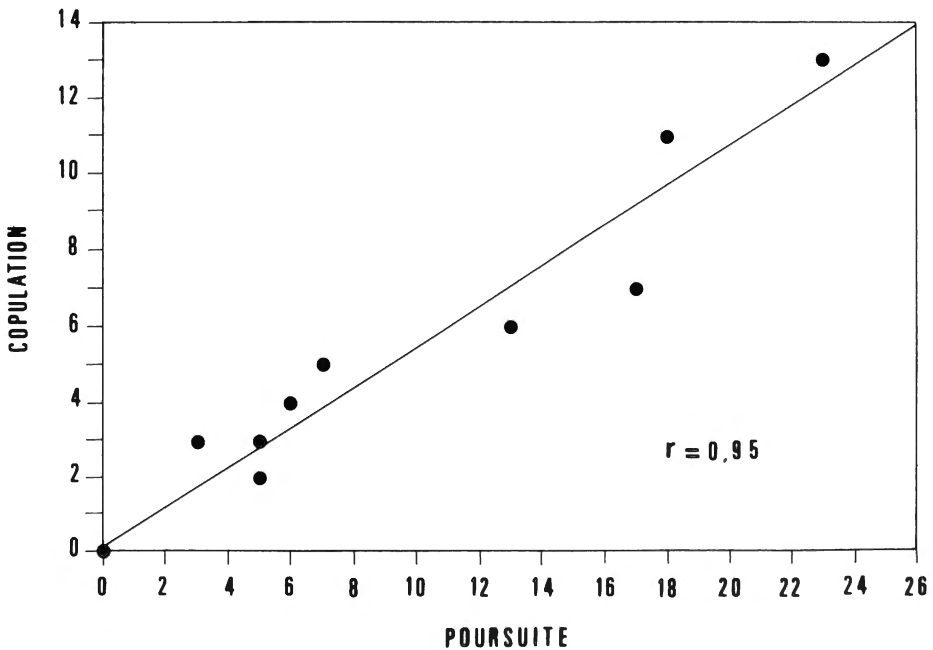


Fig. 3. — Relation entre le nombre de copulations et de poursuites observées pour chaque individu. Les *Arion* qui n'ont pas copulé (8 specimens) n'ont participé à aucune poursuite.

En résumé, 28 copulations ont pu être observées au cours de ces 11 expériences. Parfois extrêmement brèves (2 minutes), ces copulations peuvent aussi se prolonger pendant plus de 2 heures (142 minutes). En moyenne, elles durent 47 minutes ($\sigma = 37$). Les phases de poursuite sont au contraire extrêmement brèves (Fig. 2). Sur un total de 51 poursuites, 22 d'entre elles ont duré moins de 6 minutes, la plus longue a duré une heure. D'une phase de poursuite à l'autre, les individus peuvent être indifféremment poursuivants ou poursuivis. Certains individus se poursuivent et copulent une seule fois au cours d'une nuit, d'autres au contraire se poursuivent et copulent à maintes reprises. Il semble exister une corrélation très étroite entre ces deux activités ($r = 0,95$; $P < 0.001$) (Fig. 3).

Analyse histologique.

Tous les animaux expérimentés ont été soumis à un examen histologique. Au cours de cette analyse, nous avons examiné successivement : le développement de l'ovotestis ainsi que son contenu (spermatozoïdes différenciés et oocytes), le canal hermaphrodite (pour y constater l'éventuelle présence de spermatozoïdes), la glande à albumen, le degré de développement du spermoviducte ainsi que le contenu de la bourse copulatrice.

Nous n'avons jamais observé ni spermatophore ni spermatozoïde dans la bourse copulatrice, mais, l'ovotestis était toujours développé et contenait des spermatozoïdes matures ainsi que des oocytes. Le canal hermaphrodite était très distendu par les spermatozoïdes. La glande à albumen et le spermoviducte étaient également bien développés. Tous les spécimens utilisés, y compris ceux qui n'ont pas copulé au cours de nos expériences, présentaient par conséquent les caractéristiques d'individus sexuellement matures.

DISCUSSION

C'est en 1966, que NEWELL a mis au point un système expérimental destiné à l'étude d'un Pulmoné Stylommatophore, *Deroceras reticulatum*. Ce dispositif lui a permis de préciser le comportement précopulateur chez cette espèce. NEWELL a pu montrer qu'un spécimen prêt à copuler peut croiser plusieurs pistes par hasard pour ne s'intéresser finalement qu'à la piste de son futur partenaire sexuel qu'il suivra jusqu'à la rencontre précédant l'accouplement. BINDER (1976) signale chez *Gymnarrion coronatus* que la première manifestation d'une activité sexuelle est l'apparition d'un individu se déplaçant rapidement, organe frontal déployé, en suivant la trace d'un congénère et en léchant la traînée de mucus déposée sur le substrat. Enfin, COOK (1985) montre qu'*Euglandina rosea* (FÉRUSAC, 1821) est capable également de suivre la piste de son futur partenaire avant la copulation proprement dite.

L'ensemble de ces observations suggère la présence au niveau de la piste muqueuse d'une substance attractante favorisant le rapprochement des individus en période de reproduction. Il est toutefois indéniable qu'en dehors de cette période, les individus de certaines espèces sont sensibles à la piste laissée sur le substrat par

des congénères ou par eux-mêmes. Cela a été démontré chez diverses espèces de Gastéropodes (FUNKE, 1968 ; WELLS and BUCKLEY, 1972 ; TOWNSEND, 1974 ; COOK, 1977, 1980, 1985 ; CHASE and BOULANGER, 1978 ; CHASE *et al.*, 1978, 1980 ; CHASE and CROLL, 1981 ; TROTT and DIMOCK, 1978 ; MC FARLANE, 1980 ; USHADEVI and KRISHNAMOORTHY, 1980 ; BRETZ and DIMOCK, 1983). Aussi, il est raisonnable d'admettre qu'une substance attractante ne pourra être considérée comme « attractant sexuel » que dans la mesure où elle n'attire que les individus sexuellement mûrs et en quête d'un partenaire. Cette substance attractante, présente dans la piste, servirait à renseigner les autres limaces sur l'état de maturité sexuelle du specimen.

Dans ce travail, nous avons pu montrer qu'*Arion distinctus* a un comportement précopulateur caractérisé par une phase de poursuite au cours de laquelle le poursuivant broute le globule muqueux du poursuivi. Ce comportement de poursuite semble être un préliminaire indispensable à la copulation puisqu'il n'a jamais été possible d'observer des individus en copulation qui ne s'étaient pas poursuivis préalablement. D'autre part, s'il nous a parfois été possible de relever des phases de poursuite sans phase de copulation, il s'agissait toujours d'individus qui s'étaient déjà accouplés au cours d'expériences précédentes. Il existe une corrélation très étroite entre ces deux comportements ($P < 0,001$) et l'observation de ce phénomène de poursuite pourrait bien être considérée comme un indicateur facilement perceptible de la maturité sexuelle du poursuivant aussi bien que du poursuivi.

Les copulations que nous avons pu observer, sont d'une durée extrêmement variable. Elles se sont échelonnées de 2 à 142 minutes. Les copulations de 2, 4 et 10 minutes ne sont probablement que de simples tentatives puisque ce délai est trop court pour permettre l'échange de spermatophores. Nos résultats sont néanmoins en opposition avec le travail de DAVIES (1977). En effet, cet auteur signale qu'il faut de 20 à 30 minutes pour qu'il y ait échange de spermatophores chez *A. distinctus*, mais que cet intervalle est de 80 à 105 minutes et parfois plus pour *A. hortensis*. Rappelons cependant que tous les individus (sans exception) qui ont copulé au cours de nos expériences, ont copulé indifféremment pendant des temps supérieurs à 80 minutes, inférieurs à 30 minutes ou encore intermédiaires, que ce soit ou non avec le même partenaire, au cours de la même nuit ou lors de nuits différentes. Nous pouvons donc exclure une hétérogénéité spécifique éventuelle de notre matériel expérimental. Contrairement à DAVIES (*op. cit.*), les données que nous rapportons ont été obtenues en laboratoire à l'aide d'une caméra vidéo ; il est par conséquent possible que l'absence totale d'éléments perturbateurs (y compris la présence éventuelle d'un observateur) entraîne parfois un allongement de phénomènes normalement plus courts en milieu naturel.

Les phases de poursuite ont toujours débuté après que le poursuivant se soit dirigé directement vers le globule muqueux du poursuivi ou après qu'il ait suivi la piste de ce dernier sur une certaine distance. Par conséquent, nos expériences laissent sous-entendre qu'il y a dans le mucus d'*Arion distinctus* présence d'un attractant sexuel. Chez cette espèce, le « suivi de piste » est cependant assez rare, et si nos expériences montrent que le poursuivant est capable non seulement de suivre une piste mais aussi d'en percevoir le sens, elles montrent aussi que dans la majorité des cas, les *Arion* se dirigent directement vers le globule muqueux. Chez *Arion distinc-*

tus, l'attractant sexuel serait donc non seulement présent au niveau de la piste mais encore et surtout au niveau du globule muqueux comme l'avaient déjà supposé BARR (1928) et ADAM (1933).

L'origine et la fonction de ce globule ont été longtemps discutées. Selon SAINT SIMON (1852) et ANDRÉ (1898), le globule muqueux serait sécrété uniquement par la glande caudale. Pour BARR (1928), il proviendrait d'une part de la glande caudale et d'autre part des glandes intertégumentaires dorsales et de la frange pédieuse. Plus récemment, VAN MOL *et al.* (1970) ont pu mettre en évidence l'origine du globule muqueux en saupoudrant de talc un *Arion rufus*. Cette expérience a montré clairement que le mucus synthétisé par la glande pédieuse migre vers l'arrière au cours du déplacement. Il glisse le long de la frange pédieuse et vient s'accumuler finalement au niveau de la glande caudale. La formation du globule muqueux sera d'autant plus rapide que l'animal effectue de grands déplacements. A partir d'un certain moment, le globule devenu trop important restera collé au substrat. Le globule a plusieurs origines mais c'est probablement le mucus de la glande pédieuse qui en constitue la plus grande partie. Par conséquent, la ou les substances attractantes se trouvant initialement dans le mucus de piste se retrouveront également au niveau de la glande caudale et on peut supposer que le plus grand pouvoir attractant du globule est lié tout simplement à la présence, à son niveau, d'une plus grande quantité d'attractant.

Il est raisonnable de supposer que la présence dans la piste d'une substance attractante favorise le rapprochement d'individus fort éloignés les uns des autres. Par contre, dès qu'ils seraient suffisamment proches, le plus grand pouvoir attractant du globule muqueux permettrait au poursuivant de « prendre un raccourci » et de se diriger directement vers son partenaire potentiel, sans plus devoir se préoccuper de la piste. La rareté des « suivis de piste » observés au cours de nos expériences, pourrait toutefois être liée à nos conditions expérimentales et l'étroitesse de l'arène a peut-être favorisé plus particulièrement le deuxième comportement au détriment du premier. L'utilisation d'une arène de plus grandes dimensions devrait confirmer ou infirmer cette hypothèse. Il serait aussi très intéressant de pouvoir tester la spécificité de cette substance sur d'autres espèces d'*Arion* faisant ou non partie du même complexe. Dans l'affirmative, cet attractant serait dès lors considéré comme une véritable phéromone. Elle pourrait peut-être jouer un rôle en tant que facteur de ségrégation entre les différentes espèces, comme l'avait déjà suggéré DAVIES (1977) à propos des différences touchant la structure des organes génitaux ou la durée des copulations.

RÉFÉRENCES

- ADAM, W. (1933) — Recherches sur les glandes des Mollusques terrestres, *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **9**, 1-91.
- ADAMS, L.E. (1898) — Observations on the pairing of *Limax maximus* L., *J. Conch.*, *Lond.*, **9**, 92-95.
- ADAMS, L.E. (1910) — Observations on the pairing of *Arion ater* (L.), *J. Conch.*, *Lond.*, **13**, 116-119.

- ANDRÉ, E. (1898) — La fossette triangulaire caudale de l'*Arion rufus*, *Rev. Suisse Zool.*, **5**, 179.
- BARR, R.A. (1928) — Some notes on the mucous and skin glands of *Arion ater*, *Quart. J. Micro. Sc.*, **71**, 503-525.
- BRETZ, D.D. and R.V. DIMOCK, Jr. (1983) — Behaviorally important characteristics of the mucous trail of the marine gastropod *Ilyanassa obsoleta* (SAY), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **71**, 181-191.
- BINDER, E. (1976) — La pariade chez le genre *Gymnarion*, PILSBRY 1919 (Pulmonata, Urocyclidae); rôle de l'organe frontal, *Arch. Moll.*, **107**, 249-255.
- CHACE, L.M. (1952) — The aerial mating of the great slug, *Discovery*, **13**, 356-359.
- CHASE, R. and C.M. BOULANGER (1978) — Attraction of the snail *Achatina fulica* to extracts of conspecific pedal glands, *Behav. Biol.*, **23**, 107-111.
- CHASE, R. and R.P. CROLL (1981) — Tentacular function in snail olfactory orientation, *J. Comp. Physiol.*, **143**, 357-362.
- CHASE, R., R.P. CROLL and L.L. ZEICHNER (1980) — Aggregation in snails, *Achatina fulica*, *Behav. Neur. Biol.*, **30**, 218-230.
- CHASE, R., K. PRYER, R. BAKER and D. MADISON (1978) — Responses to conspecific chemical stimuli in the terrestrial snail *Achatina fulica* (Pulmonata : Sigmurethra), *Behav. Biol.*, **22**, 302-315.
- COOK, A. (1977) — Mucus trail following by the slug *Limax grossui* LUPU, *Anim. Behav.*, **25**, 774-781.
- COOK, A. (1980) — Field studies of homing in the pulmonate slug *Limax pseudoflavus* (EVANS), *J. Moll. Stud.*, **46**, 100-105.
- COOK, A. (1985) — The courtship of *Euglandina rosea* FÉRUSAC, *J. Moll. Stud.*, **51**, 211-214.
- DAVIES, S.M. (1977) — The *Arion hortensis* complex, with notes on *A. intermedius* NORMAND (Pulmonata : Arionidae), *J. Conch.*, *Lond.*, **29**, 173-187.
- DAVIES, S.M. (1979) — Segregates of the *Arion hortensis* complex (Pulmonata : Arionidae), with the description of a new species, *Arion owenii*, *J. Conch.*, *Lond.*, **30**, 123-127.
- DE WILDE, J.J. (1983) — Notes on the *Arion hortensis* complex in Belgium (Mollusca, Pulmonata : Arionidae), *Annls. Soc. r. zool. Belg.*, **113**, 87-96.
- FUNKE, W. (1968) — Heimfindevermögen und ortstreue bei *Patella* L. (Gastropoda, Prosobranchia), *Oecologia (Berl.)*, **2**, 19-142.
- GERHARDT, U. (1933) — Zur kopulation der Limaciden I Mitteilung, *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **27**, 401-450.
- GERHARDT, U. (1935) — Weitere untersuchungen zur kopulation der nacktschnecken, *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **30**, 297-332.
- GERHARDT, U. (1940) Neue biologische nacktschneckenstudien, *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **36**, 557-580.
- MC FARLANE, I.D. (1980) — Trail-following and trail-searching behaviour in homing of the intertidal Gastropod Mollusc *Onchidium verruculatum*, *Mar. Behav. Physiol.*, **7**, 95-108.
- NEWELL, P.F. (1966) — The nocturnal behaviour of slugs, *Med. Biol. Illustration*, **16**, 146-159.
- QUICK, H.E. (1946) — The mating process in *Arion hortensis* FÉRUSAC and in *Arion subfuscus* DRAPARNAUD, *J. Conch.*, *Lond.*, **22**, 178-182.
- RICHTER, K.O. (1980) — Movement, reproduction, defence and nutrition as functions of the caudal mucus in *Ariolimax columbianus*, *Veliger*, **23**, 43-47.
- RUNHAM, N.W. and P.J. HUNTER (1970) — *Terrestrial Slugs*, Hutchinson University Library, London, 184 pp.
- SAINT-SIMON, M. de (1852) — Observations sur la glande caudale de l'*Arion rufus*, *J. Conch.*, *Paris*, **3**, 278.

- SHERIDAN, R. et L. DE VOS (1983) — Etude en microscopie électronique à balayage de la glande caudale d'*Arion hortensis*, *Annls. Soc. r. zool. Belg.*, **113**, 209.
- TOWNSEND, C.R. (1974) — Mucus trail following by the snail *Biomphalaria glabrata* (SAY), *Anim. Behav.*, **22**, 170-177.
- TROTT, T.J. and R.V. DIMOCK, Jr. (1978) — Intraspecific trail following by the Mud snail *Ilyanassa obsoleta*, *Mar. Behav. Physiol.*, **5**, 91-101.
- USHADEVI, S.V. and R.V. KRISHNAMOORTHY (1980) — Do slugs have silver-track pheromone?, *Indian J. Exp. Biol.*, **18**, 1502-1504.
- VAN MOLL, J.J., R. SHERIDAN et J. BOUILLON (1970) — Contribution à l'étude de la glande caudale des Pulmonés Stylommatophores, I., *Arion rufus* (L.) : morphologie, histologie, histochimie, *Annls. Soc. r. zool. Belg.*, **100**, 61-83.
- WAREING, D.R. (1986) — Directional trail following in *Deroceras reticulatum* (MÜLLER), *J. Moll. Stud.*, **52**, 256-258.
- WEBB, G.R. (1950) — Comparative study of mating in two species of Arionid mollusks, *J. Ent. Zool.*, **42**, 28-37.
- WELLS, M.J. and S.K.L. BUCKLEY (1972) — Snails and Trails, *Anim. Behav.*, **20**, 345-355.