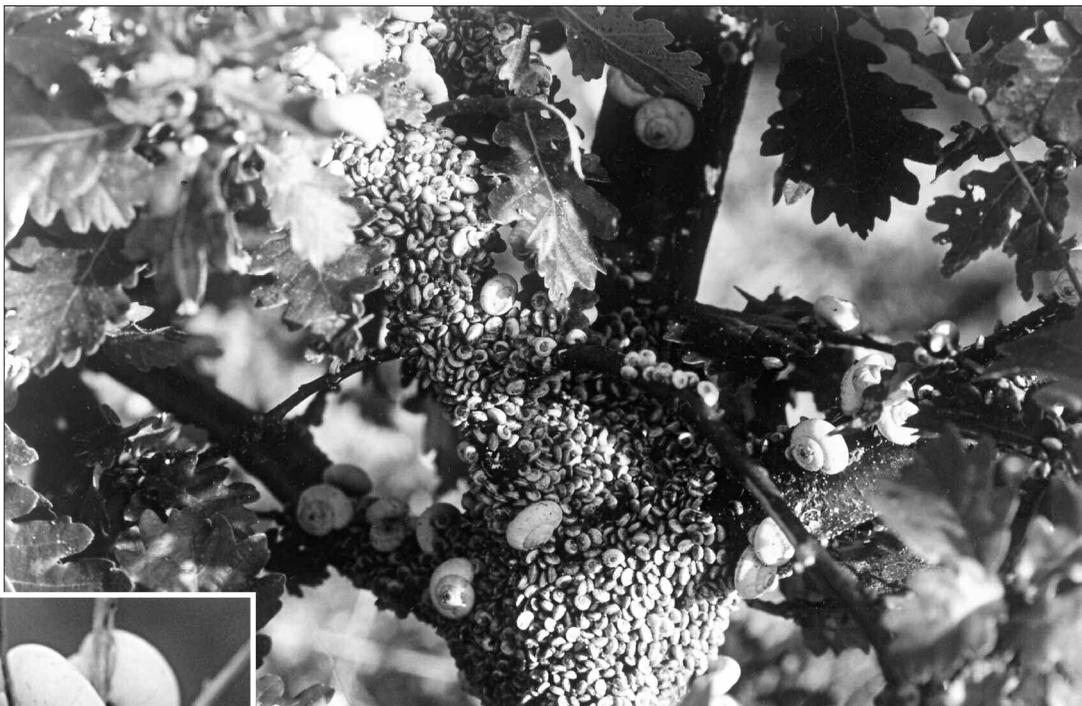


Photos : Frédéric Magnin.



Estivation en « grappe » de X. Derbentina (jeunes et adultes) sur un chêne blanc truffier.



Estivation en « grappe » de X. Derbentina.

UN ESCARGOT NOUVEAU VENU DANS LE LUBERON ET EN PROVENCE : *XEROPICTA DERBENTINA* (KRYNICKI, 1836)

Corinne LABAUNE et Frédéric MAGNIN*

Chaque été le phénomène semble prendre plus d'importance : les herbes sèches des friches, des pâturages et des bords de chemins se couvrent de myriades d'escargots blancs plus ou moins agglomérés. Il s'agit généralement de *Xeropicta derbentina*, escargot de taille moyenne introduit en Provence dans les années 1940. Longtemps limitée à la région d'Aix-en-Provence, l'invasion concerne aujourd'hui l'ensemble de la Provence occidentale. Aussi le Parc naturel régional du Luberon est-il largement concerné. Un programme de recherche financé par le Conseil régional Provence-Alpes-Côte-d'Azur associe le PNR du Luberon et l'Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie de Marseille. Il s'agit de faire un bilan de la distribution actuelle de *Xeropicta derbentina*, d'identifier les facteurs biologiques et écologiques qui sont à l'origine du succès de l'invasion, et d'évaluer les conséquences écologiques et agronomiques de celle-ci. Nous présentons ici quelques résultats préliminaires d'un travail de recherche qui doit s'achever en 2001.

HISTOIRE DE *XEROPICTA DERBENTINA* EN PROVENCE

Escargot des steppes et des milieux semi-désertiques, *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) se trouve en Croatie, dans le nord de la Grèce, en Bulgarie, en Roumanie, dans le Caucase (dont Derbent, le site éponyme), sur la côte sud de la Crimée et en Turquie (fig. 1). On peut être certain qu'il ne faisait pas partie de la faune française en 1931 (Germain, 1930-1931). Les premiers individus récoltés en Provence l'ont été au Tholonet, près d'Aix, en juin 1949. Ils

ont ensuite été oubliés quelque temps au Muséum d'histoire naturelle de Leyde. Un peu plus tard, Cherbonnier (1953) signalait la présence en France de l'escargot *Helicella arenosa*. Il s'agissait en réalité de *Xeropicta derbentina* récolté par Timon-David en 1952, toujours au Tholonet. En 1958, Kuiper récoltait à nouveau cette espèce au Luc et à Rousset. Elle était si abondante dans cette dernière localité que certains prés semblaient couverts de fleurs blanches. Ce sont ces dernières récoltes qui ont permis à Regteren Altena (1960) d'identifier avec certitude *X. derbentina*, et de préciser qu'il s'agissait de la sous-espèce *homoleuca* (Brusina, 1870) originaire de Croatie et d'Istrie. A. Bonavita (1965), qui ignorait cette publication, a étudié le cycle biologique « d'*Helicella arenosa* » en Provence, tout en rejoignant Regteren Altena sur le rattachement de cette espèce au genre *Xeropicta*. Elle écrivait alors : « Elle est très commune dans le bassin d'Aix-Gardanne. Je ne l'ai jamais rencontrée en dehors de cette région ». Il semble donc que les populations de *X. derbentina* se soient multipliées dans les Bouches-du-Rhône, le Var, le Vaucluse puis les Alpes-de-Haute-Provence depuis les années 1970. À Saint-Michel-l'Observatoire, par exemple, *X. derbentina* est beaucoup plus abondante aujourd'hui qu'au début des années 1990, lorsque Bigot et Favet travaillaient à l'inventaire des invertébrés des Craux (Bigot & Favet, 1994).

Le succès de l'invasion de la Provence par *X. derbentina* est d'autant plus remarquable qu'il n'existe apparemment aucune population en Italie susceptible de faire la jonction entre le Midi de la France et l'aire d'origine de l'espèce. L'introduction de *Xeropicta*

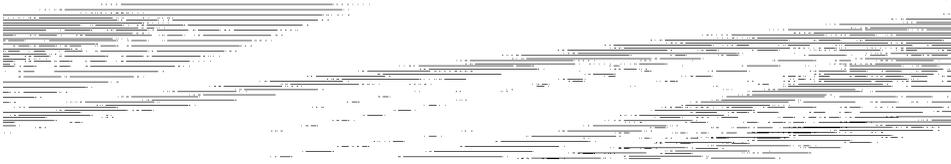
* IMEP (Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, ESA 6116 du CNRS, case 461, Faculté des sciences Saint-Jérôme 13397 Marseille CEDEX 20. E-mail : frederic.magnin@botmed.u-3mrs.fr



Fig. 1 :
Répartition du genre *Xeropicta* et de
Xeropicta derbentina homoleuca
(Brusina, 1870).

dans la région d'Aix est probablement accidentelle : en période estivale, cet escargot (comme d'autres escargots xérophiles) peut en effet se fixer solidement sur tout objet posé à terre qui, transporté sur une distance plus ou moins grande, devient un redoutable vecteur de dispersion. *X. derbentina* fait ainsi partie des espèces jugées indésirables aux États-Unis : retrouvée sur des cargos en provenance de France, elle compte parmi les vingt espèces d'escargots les plus fréquentes sur les cargos militaires américains de retour d'opérations en Méditerranée (Armed forces pest management board, 1990). Mais les conditions exactes de l'introduction de *Xeropicta* en Provence resteront sans doute à jamais obscures.

Fig. 2 :
Coquille de *Xeropicta derbentina* (x 1,8)
(dessin M. Geniez).



COMMENT RECONNAÎTRE *XEROPICTA DERBENTINA*?

Xeropicta derbentina est une Hélicelle, c'est-à-dire une Hélice de petite taille, « Hélice » (ou *Helix* en latin) étant le nom attribué autrefois à de très nombreux escargots terrestres dont la coquille est plus ou moins globuleuse. Dans la nomenclature actuelle, elle appartient à la sous-famille des *Hygromiinae*. Plusieurs *Hygromiinae* ont des coquilles très semblables; par ailleurs, certaines espèces sont extrêmement polymorphes. *Xeropicta derbentina*, enfin, n'est pas le seul élément de cette famille à estiver en grappes sur les herbes sèches. Il est donc nécessaire de donner quelques éléments de diagnose permettant de l'identifier avec certitude.

La coquille de *X. derbentina* est subconique (fig. 2), avec une spire peu élevée comprenant 5 à 5 1/2 tours; elle est généralement blanche, mais certains individus portent des bandes brunes, souvent discontinues, parfois presque effacées. On observe des stries d'accroissement transverses, fines, irrégulières, et des stries spirales onduleuses microscopiques. L'ouverture, obliquement subcirculaire, est renforcée par un bourrelet interne blanc. Le sommet de la coquille est peu saillant et d'aspect brillant, corné marron clair. L'ombilic est profond; sa largeur représente 1/5 du diamètre de la coquille. Le diamètre de la coquille varie de 12 à 20 mm.

L'animal est de couleur claire. Le pied est beige, en particulier la sole sur laquelle rampe l'escargot. Les tentacules et la zone dorsale du pied sont couverts de tubercules grisâtres qui donnent un aspect plus foncé à cette partie.

L'anatomie de l'appareil génital est un des critères les plus importants pour la classification des mollusques terrestres. Celui de *Xeropicta* est caractérisé par la présence de quatre sacs du dard dont deux seulement renferment un dard¹. Le dard est un stylet calcaire très dur qui est piqué dans le corps du partenaire lors de l'accouplement, mais dont la fonction reste imparfaitement connue.

CYCLE DE VIE

Bonavita (1965) avait étudié le cycle de vie de *X. derbentina* (= « *Helicella arenosa* ») en Provence. Elle indique qu'il s'agit d'une espèce bisannuelle qui se reproduit à la fin de l'automne et dont la durée de vie n'excède pas 30 mois dans les conditions naturelles. Elle décrit trois stades de croissance :

- le stade infantile qui dure 15 mois, de la naissance au début du printemps de la deuxième année;
- le stade juvénile qui dure 7 mois et qui correspond au développement de l'appareil génital;
- le stade adulte, qui dure de 1 à 7 mois, et pendant lequel les individus se reproduisent une seule fois en novembre-décembre.

Nos observations, faites mensuellement, pendant un an, sur 6 placettes de 25 m² ne confirment pas totalement cette analyse (fig. 3). Il y a deux périodes d'éclosion, une à l'automne, l'autre au printemps. Les individus nés au printemps sont juvéniles trois mois plus tard, et adultes (donc aptes à se reproduire) dès août ou septembre. Par ailleurs, toutes les classes d'âge sont affectées par une très forte mortalité pendant l'hiver (jusqu'à 90 %).

1. Contrairement aux indications de Kerney, Cameron & Bertrand, 1999, p. 276.

Les principaux prédateurs sont les lampyres (« vers-luisants »), en juin-juillet surtout puis en septembre, et le coléoptère silphidé *Abblataria laevigata* (en septembre). Dans une friche les effectifs de *Xeropicta* ont été considérablement réduits, sans doute par des sauterelles prédatrices (*Decticus albifrons*) qui pullulaient dans la station d'étude en été : les escargots étaient grignotés sur place, les coquilles restant fixées aux herbes sèches par leur épiphragme. Il semble que la prédation par les oiseaux soit faible. Le seul cas spectaculaire que nous ayons observé est celui d'une très petite population isolée à 1 030 m d'altitude sur les pelouses du Grand Luberon, donc dans un contexte très différent de l'habitat habituel de *Xeropicta*, et qui a été décimée en 1997 par des oiseaux dont les coups de bec étaient nettement visibles sur les coquilles.

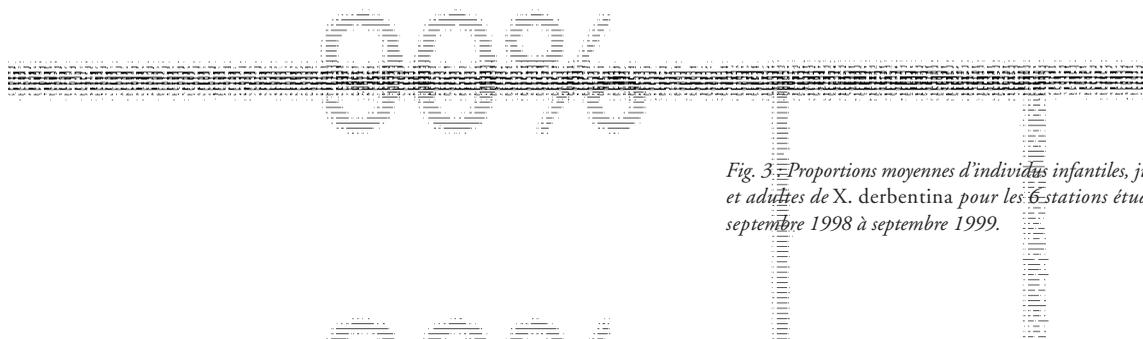


Fig. 3. Proportions moyennes d'individus infantiles, juvéniles et adultes de *X. derbentina* pour les 6 stations étudiées de septembre 1998 à septembre 1999.

COMPORTEMENT

Deux aspects du comportement de *X. derbentina* méritent d'être évoqués compte tenu de leur importance pour expliquer le succès de l'invasion en Provence. Il s'agit de la dispersion active et de la constitution des grappes pendant la période d'estivation.

Une de nos hypothèses de travail était que la dispersion active de *X. derbentina* était négligeable et que les activités humaines (parcours des troupeaux, déplacement de véhicules, transports de marchandises ou de matériaux etc.) étaient le principal vecteur d'une dispersion essentiellement passive. En effet, pour des

escargots de plus grande taille, comme *Arianta arbustorum*, la distance moyenne parcourue pendant une période d'activité de trois mois varie entre 2 et 5 m, la distance maximum atteinte étant de 14 m (Baur & Baur, 1990). Pour *Trochoidea geyeri*, hélicelle de taille inférieure à *X. derbentina*, la distance parcourue pendant un cycle de vie complet est en moyenne de 3 m (Pfenninger *et al.*, 1997). Pour évaluer cette dispersion active, cent individus, jeunes et adultes, ont été mesurés, repérés par des coordonnées, puis marqués sur deux stations fixes de 25 m². Les deux placettes expérimentales

tales ont été équipées d'enregistreurs d'humidité et de température, au ras du sol et à 40 cm au dessus du sol, destinés à relier l'activité de *X. derbentina* aux conditions microclimatiques. Chaque mois on a noté les coordonnées des individus marqués retrouvés, ainsi que leur taille. On constate que la dispersion active de *X. derbentina* est beaucoup plus importante que ce qui était envisagé. Sur une période de six mois, on observe une distance maximum parcourue de 42 m et une distance moyenne parcourue de 27, 2 m. Il y a en outre une bonne corrélation entre l'évolution des données microclimatiques et les variations mensuelles des distances parcourues. En effet la diminution des déplacements jusqu'au mois de juillet est liée à la baisse de l'humidité relative et à l'augmentation des températures avec un minimum pendant la période de sécheresse estivale, l'évolution étant inverse du mois d'août au mois d'octobre.

Si la dispersion active de *Xeropicta* s'effectue principalement pendant ses périodes d'activité, sa dispersion passive est surtout une conséquence de son comportement en période d'estivation. Un travail de terrain réalisé en été, nous avait permis d'observer que les escargots tombés de leur perchoir après le passage d'un véhicule (bord de route), d'un troupeau, ou de promeneurs, devenaient très rapidement actifs au contact du sol et se reperchaient aussitôt pour échapper aux fortes températures. Il nous a paru nécessaire d'étudier plus précisément ce comportement. Pour cela nous avons étudié la réaction d'un grand nombre d'escargots (390) pris sur leur perchoir et posé sur le sol à côté d'un perchoir artificiel, et ceci dans plusieurs conditions microclimatiques différentes. Nous avons mesuré le temps qu'il fallait à chaque escargot pour sortir de sa coquille et se percher, ainsi que la hauteur à laquelle il se reperchait. La température et l'humidité relative de l'air ont été mesurées au sol, à 2 cm, à 6 cm, à 12 cm, à 24 cm et à 48 cm au dessus du sol.

Les résultats montrent que plus la température du sol est élevée et plus la réaction de l'escargot est rapide pour sortir de sa coquille et se repercher. Le temps de perchage qui correspond en fait au temps passé par l'escargot en dehors de sa coquille ne diminue pas significativement lorsque la chaleur augmente, mais la hauteur moyenne de perchage étant plus importante, on peut en déduire que les escargots se déplacent d'autant plus rapidement que la température du sol est élevée.

En moyenne, il ne faut que 3 à 4 minutes pour qu'un escargot se perche sur l'objet ou le véhicule qui l'a fait tombé et qui le transportera peut-être des dizaines ou des centaines de kilomètres plus loin.

L. Bigot (1967) avait déjà travaillé sur la constitution des grappes chez *X. derbentina* (= « *H. arenosa* »). Il indiquait que le mécanisme qui déclenche le groupement doit être climatique (augmentation de la température surtout) mais qu'à ce facteur écologique doit se superposer un facteur d'ordre social. Nous avons conduit plusieurs expérimentations qui confirment parfaitement le rôle des températures. Mais le facteur « social » est beaucoup plus difficile à mettre en évidence, et nos observations révèlent plutôt un comportement de type opportuniste, la sélection des perchoirs, par exemple, étant parfaitement aléatoire.

HABITAT

Une première étude concernant l'habitat de *X. derbentina* a été réalisée sur le plateau des Craux de Saint-Michel-l'Observatoire. Pour cela, 140 stations reparties sur la totalité du site, c'est-à-dire à la fois dans les milieux ouverts pâturés ou cultivés, les milieux en voie de fermeture et les forêts, ont été étudiées. Sur chaque station, un inventaire des différentes espèces d'escargots a été effectué. Cet inventaire était à chaque fois accompagné d'une description fine de l'habitat comprenant :

- la description du recouvrement de la surface du sol par les pierres, la végétation, la litière, la terre nue,
- une description de la végétation avec le pourcentage de recouvrement des différentes strates, les espèces végétales dominantes, et l'intensité du pâturage.

L'analyse globale de ces relevés par des méthodes statistiques montre nettement que *X. derbentina* est absente des milieux forestiers et des milieux en voie de fermeture comme les fruticées. Elle est aussi absente des relevés effectués dans les champs cultivés et dans les zones humides des fonds de vallons. Au contraire, la présence de populations de *X. derbentina* correspond :

- aux milieux ouverts à forte pression de pâturage, c'est-à-dire avec un recouvrement du sol essentiellement composé d'une strate herbacée n'excédant pas 5 cm de hauteur et de pierres;
- aux friches, c'est à dire aux milieux ouverts peu ou pas pâturés avec un recouvrement herbacé impor-

tant, composé principalement par les strates d'une hauteur de 5 à 15 cm et de 15 à 25 cm.

Par ailleurs, les premières données d'une analyse de la distribution de *Xeropicta* sur les Craux montrent une corrélation significative entre la présence de cet escargot et des éléments de l'occupation humaine comme les voies de communication (route nationale 100, chemins, sentiers), les habitations et le parcours du troupeau. Les mêmes observations peuvent être faites partout en Provence : *X. derbentina* étant largement dispersée par l'homme, par les véhicules automobiles, et par les moutons, on la trouve très souvent le long des voies de communications ou dans les lieux très fréquentés. Dans les habitats les moins favorables (garrigues, pelouses d'altitude etc.) des populations pionnières sont strictement localisées dans les sites fortement anthropisés. La montagne du Luberon n'échappe pas à cette règle puisqu'on trouve de petites populations de *Xeropicta* aux deux extrémités de la route des crêtes du Petit Luberon, et dans les zones de stationnement des voitures de chasseurs, sur les pelouses du Grand Luberon, jusqu'à 940 mètres d'altitude.

CONSÉQUENCES ÉCOLOGIQUES ET AGRONOMIQUES DE L'INVASION

Les conséquences proprement écologiques de l'invasion par *Xeropicta* sont en cours d'étude. L'impact sur la malacofaune indigène de Provence serait assez considérable : il semble en effet que la diversité des communautés d'escargots indigènes soit nettement affectée par la présence d'abondantes populations de *Xeropicta*. Mais cette diminution de la diversité malacologique n'est peut-être significative qu'au niveau local. Au niveau du paysage, ou au niveau régional, l'introduction de *Xeropicta* pourrait même représenter un enrichissement en terme de biodiversité. La faune malacologique provençale comporte déjà, en effet, un nombre considérable d'espèces introduites accidentellement ou volontairement depuis le Néolithique, et surtout au cours de l'époque historique, et qui contribuent à sa richesse.

Contrairement à ce qu'on pourrait imaginer, les dégâts occasionnés aux plantes et aux cultures sont faibles, en particulier parce que cet escargot consomme très peu de végétation fraîche. Les seuls dommages importants que nous avons pu observer sont liés à

l'abondance même des animaux en phase d'estivation sur la végétation. Ceux-ci bloquent alors le développement des bourgeons qui peuvent être plus ou moins nécrosés, comme d'ailleurs les feuilles. Ce phénomène touche en particulier les vergers, les truffières et les vignes bordés par des champs en friche.

Étant donné l'extrême abondance de *X. derbentina* dans les friches et les parcours utilisés par les ovins, nous nous sommes intéressés de très près au rôle de cet escargot dans la transmission de nématodes, ou vers ronds, parasites de ces animaux. Les nématodes protostrongylidés, parasites des poumons des petits ruminants, utilisent les mollusques terrestres comme hôtes intermédiaires. Les protostrongles adultes vivent dans les poumons des brebis. Lorsque celles-ci toussent, les larves passent dans la bouche, transitent dans l'appareil digestif, et sont finalement libérées avec les fèces. Les escargots peuvent alors ramper sur ces fèces, en particulier pour consommer des débris végétaux, et les larves de nématodes s'introduisent dans leur pied où elles continuent leur développement. À la mort de l'escargot, les larves sont libérées dans le pâturage, et disponibles pour infester les brebis. Toutes les « hélicelles », comme *X. derbentina*, sont particulièrement réceptives à l'infestation par les protostrongles et jouent donc un rôle important dans la transmission de la pneumonie vermineuse des petits ruminants. Lorsque l'infestation est forte, ce qui est généralement le cas en région méditerranéenne, l'impact sur la production ovine n'est pas négligeable (Berrag & Cabaret, 1997), avec particulièrement une diminution de taux de survie des agneaux, et une surmortalité des brebis (Cabaret, 1986). Ces nématodes ont en plus une incidence marquée sur la capacité respiratoire des brebis et les échanges gazeux. L'objectif de notre travail a été d'étudier l'efficacité de *X. derbentina* dans l'infestation des brebis, en particulier par rapport à une autre espèce, *Cernuella virgata*, présente dans la région depuis les débuts du pastoralisme, au Néolithique, et qui a déjà fait l'objet d'études dans ce domaine.

Nous avons étudié, chaque mois, pendant un an, l'infestation d'un troupeau sur les Craux de Saint-Michel-l'Observatoire, en relation avec l'infestation des escargots. Le degré d'infestation des moutons a été mesuré par examen coprologique (élimination des larves de nématodes), et celui des escargots par dissection (comptage des larves dans le pied).

Voici comment évolue l'infestation au cours de l'année, en fonction de l'activité du troupeau et des escargots. L'infestation reste faible pendant tout l'été, c'est-à-dire pendant la période d'estive, parce que les brebis ont été vermifugées, et parce qu'il y a moins d'escargots « hôtes intermédiaires » dans les pâturages d'altitude. À la fin du mois de septembre les moutons sont ramenés dans leur bergerie. Dès le mois d'octobre, on constate une augmentation de l'élimination larvaire qui reste stable jusqu'au mois de janvier. Ensuite, au mois de février, un pic d'élimination très important apparaît, suivi par une très forte augmentation de l'infestation des escargots. Ceci correspond avec la période de mise bas des brebis. En effet les femelles gestantes, à proximité du part et durant le début de la lactation, présentent généralement une élimination larvaire très accrue (Cabaret, 1981). Un traitement antiparasitaire au mois d'avril permet à nouveau de réduire fortement l'élimination larvaire.

Des infestations expérimentales nous ont montré que *Xeropicta derbentina* est moins sensible à l'infestation que *Ceratomyxa virgata*. Cette légère infériorité est cependant largement compensée, en conditions naturelles, par l'abondance des populations de *X. derbentina* qui est sans commune mesure avec celle de *C. virgata*.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier l'entreprise GIRERD (Le Thor) pour sa collaboration. Cette étude a reçu le soutien de l'Agence régionale Pour l'environnement. C. Labaune bénéficie d'une Bourse doctorale régionale attribuée par le Conseil régional PACA. Nos remerciements vont également à Louis Maurin et Bruno Salles, éleveurs, pour leur aide constante et leur accueil amical.

BIBLIOGRAPHIE

ARMED FORCES PEST MANAGEMENT BOARD, 1990, *Technical information memorandum N° 5, Land Snails*, Defence pest management information analysis center, Washington.

BAUR A. & BAUR B., 1990, Are road barriers to dispersal in the land snail *Arianta arbustorum*?, *Canadian journal of zoology*, n° 68, p. 613-617.

BERRAG B. & CABARET J., 1997, Assesment of the severity of natural infections of kids and adult goats by small lung-worms (*Protostrongylidae*, *Nematoda*) using macroscopic lesion scores, *Veterinary research*, N° 28, p. 143-148.

BIGOT L., 1967, Recherches sur les groupements de gastéropodes terrestres : la constitution des « grappes », *Vie et Milieu*, Série C, N° 18, p. 1-27.

BIGOT L. & FAVET C., 1994, *Craux de Saint-Michel-l'Observatoire : Inventaire des invertébrés*, Parc naturel régional du Luberon, Apt.

BONAVITA A., 1965, Révision et répartition des espèces provençales d'Helicellinés, *Annales de la Faculté des sciences de Marseille*, N° 38, p. 85-107.

CABARET J., 1981, *Réceptivité des mollusques terrestres de la région de Rabat à l'infestation par les protostrongles dans les conditions expérimentales et naturelles*, Thèse de doctorat ès-sciences, Paris, 214 p.

CABARET J., 1986, Répartition géographique des protostrongylidés des ovins - Fréquence et importance de cette parasitose pulmonaire en Europe et en Afrique du Nord, *Épidémiologie et santé animale*, N° 10, p. 61-72.

CHERBONNIER G., 1953, Sur la présence en France de l'*Helicella (Helicopsis) arenosa* (Ziegler) (Gastéropode), *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle de Paris*, N° 25, p. 495-500.

GERMAIN L., 1930-1931, *Faune de France - Mollusques terrestres fluviatiles*, 2 Volumes, Lechevalier, Paris.

KERNEY M.P., CAMERON R.A.D. & BERTRAND A., 1999, *Guide des escargots et limaces d'Europe*, Delachaux et Niestlé, Lausanne, Paris, 370 p.

PFENNINGER M., BAHL A. & STREI, B., 1996, Isolation by distance in a population of a small land snail *Trochoidea geyeri* : evidence from direct and indirect methods, *Proceedings of the Royal society of London*, Série B, N° 263, p. 1211-1217.

REGTEREN ALTENA C.O. van, 1960, On the occurrence of a species of *Xeropicta* in France, *Basteria*, n° 24, p. 21-26.