



HAL
open science

CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DE LA FORMATION DE L'ÉPIPHRAGME CHEZ QUELQUES HÉLICIDES DE PROVENCE

D Bonavita

► **To cite this version:**

D Bonavita. CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DE LA FORMATION DE L'ÉPIPHRAGME CHEZ QUELQUES HÉLICIDES DE PROVENCE. *Vie et Milieu*, 1964, pp.721-756. hal-02938828

HAL Id: hal-02938828

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02938828v1>

Submitted on 15 Sep 2020

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

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

CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DE LA FORMATION DE L'ÉPIPHRAGME CHEZ QUELQUES HÉLICIDES DE PROVENCE ⁽¹⁾

par D. BONAVIDA

Laboratoire d'Ecologie terrestre et limnique
Faculté des Sciences de Marseille

SOMMAIRE

INTRODUCTION	722
ESPÈCES ÉTUDIÉES	724
MÉTHODES DE TRAVAIL	726
a) Limites vitales de température et d'humidité	728
b) Température et humidité constantes	728
c) Variations de température et d'humidité	728
d) Exemple d'une dessiccation ménagée	729
ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA FORMATION DE L'ÉPIPHRAGME	731
I. Expériences sur <i>Helix aspersa</i> Müller	731
1) Expériences d'hiver	731
2) Expériences d'été	735
3) Cas d' <i>Helix pomatia</i> Linné	737
4) Conclusions	737
II. Expériences sur <i>Eobania vermiculata</i> Müller (espèce type) et <i>Helix melanostoma</i> Drap.	738
III. Expériences sur <i>Eobania vermiculata</i> Müller (forme de Camargue)	747
CONCLUSIONS	749
RÉSUMÉ	752
BIBLIOGRAPHIE	753

(1) Cette étude a fait l'objet d'une thèse de III^e Cycle d'Ecologie soutenue le 29 octobre 1961.

INTRODUCTION

Le comportement des Hélicidés vis-à-vis des facteurs climatiques a fait l'objet de nombreux travaux. Notamment, le déterminisme de la formation de l'épiphragme a été souvent envisagé et diversement interprété. Certains auteurs y voient une réaction de l'animal aux conditions défavorables (facteurs climatiques, nutrition). D'autres supposent que la sécrétion de l'épiphragme représente la manifestation de la phase hivernale d'un rythme physiologique interne calqué sur le cycle saisonnier.

Il faut tout d'abord remarquer que toutes les espèces de Gastéropodes ne forment pas un épiphragme. Cette formation est fréquente chez les Hélicidés, les Leucochroïdés, mais elle est plus rare chez les Hélicellinés et devient même exceptionnelle dans les autres familles.

De l'étude de la structure de l'épiphragme, effectuée par P.-H. FISCHER en 1930, on doit retenir la présence dans cette formation, de sphérules amorphes à stroma albumineux, de sphérolites provenant de la cristallisation des sphérules et de rhomboédres qui ont la forme de cristallisation de la calcite. D'autre part, il apparaît que la composition quantitative organo-minérale, étudiée par PORA (1956), varie au cours de la léthargie. Le poids total de l'épiphragme augmente de 40 % au cours de l'hiver. Cet accroissement représente le résultat d'une augmentation de la teneur en eau provenant de diverses réactions internes et de l'abaissement du taux de substances sèches. La diminution des substances sèches représente la différence entre l'accroissement en substances organiques provenant de différentes réactions chimico-énergétiques et la diminution en substances minérales. Ces variations montrent que l'épiphragme joue un double rôle d'organe de réserve de substances minérales et d'organe d'excrétion des résidus cataboliques. Enfin l'étude des propriétés physiques de l'épiphragme révèle qu'un épiphragme desséché devient poreux. Ces pores remplis d'eau sont le siège de l'absorption d'oxygène et de l'élimination de tous les déchets cataboliques.

Pendant la léthargie, le milieu intérieur d'un animal épiphragmé est soumis à des perturbations importantes. Le volume de l'hémolymphe diminue de moitié tandis que le rythme cardiaque s'abaisse à 10 pulsations à la minute. Le rythme respiratoire subit d'importantes modifications. Pendant l'hiver la densité, la viscosité, la pression colloïdo-osmotique et le taux de protéines de l'hémolymphe s'accroissent tandis que la tension superficielle diminue. Plusieurs auteurs ont mis en évidence les relations existant entre la viscosité

de l'hémolymphe qui croît de 41 % pendant l'hiver et le taux de protéines responsables de l'accroissement de cette viscosité, qui sont d'une part, des protéines de taille inférieure à l'hémocyanine servant de nourriture aux tissus pendant la léthargie et d'autre part, des protéines provenant de la dépolymérisation de l'hémocyanine et dont le rôle, étudié par SVEDBERG, serait celui de pigments respiratoires utilisés pendant l'hibernation, suppléant à une respiration pulmonaire insuffisante pendant cette période. La composition chimique de l'hémolymphe subit aussi d'importantes modifications; en effet, le taux de NaCl de l'hémolymphe d'*Helix pomatia* s'accroît en hiver tandis que le taux de protéines diminue.

Parallèlement aux variations de l'hémolymphe, la composition organo-minérale des tissus subit d'importantes modifications. Le poids sec de l'animal s'abaisse de 20 % du début de l'hiver au printemps, où il s'accroît de 40 % jusqu'au mois d'octobre suivant. La teneur en substances sèches s'accroît en hiver puis décroît et passe par un minimum au mois d'août. Le taux de substances organiques augmente à partir du mois de septembre. Pendant la léthargie, on assiste à une disparition corrélative des éléments minéraux dans tous les organes, à l'exception de la coquille qui accumule des produits minéraux résiduels. En conclusion de leurs travaux, les différents auteurs ont interprété la formation de l'épiphragme de diverses manières.

Pour certains, la formation de l'épiphragme constitue une réaction de défense des Gastéropodes aux variations climatiques défavorables. Un des premiers, A. GIARD (1894) estime qu'une déshydratation importante peut provoquer la sécrétion de l'épiphragme et assimile la léthargie des Gastéropodes à un phénomène d'anhydrobiose, tandis que GASPARD (1822) pense que de brusques abaissements de température favorisent cette sécrétion.

D'autres auteurs préfèrent envisager la formation de l'épiphragme comme le résultat de divers processus physiologiques dépendant d'un rythme interne en relation avec le cycle saisonnier. Cette hypothèse émise au début du siècle a été reprise par PORA (1945). En effet, cet auteur, se basant sur l'étude physiologique des constituants du milieu intérieur d'*Helix pomatia*, divise le cycle annuel de cet Hélicidé en deux périodes correspondant aux deux grandes périodes de l'année : la saison chaude et la saison froide. A la saison chaude correspondent les maxima de température, d'insolation et de précipitations atmosphériques. A la saison froide correspond le maximum d'humidité atmosphérique. En été, la température optimum de tous les organes et l'insolation, source d'énergie, déterminent une activité physiologique intense accompagnée d'une croissance pondérale maximum. Cette période se divise en deux sous-périodes : une sous-période de maturation des éléments

sexuels, qui s'étend du printemps à la fin du mois d'août, pendant laquelle le métabolisme de l'animal est tout entier soumis à des influences hormonales; une sous-période de préparation à la léthargie, soumise aux influences climatiques, débute après la reproduction et se termine avec la formation de l'épiphragme. En hiver, *Helix pomatia* enterré et épiphragmé, vit sur les réserves accumulées dans tous les organes et principalement dans l'hépatopancréas.

Le réveil des animaux au printemps est très rapide. Quelques contractions musculaires de la sole pédieuse précèdent le rejet de l'épiphragme. Celui-ci est alors abandonné par l'escargot qui devient immédiatement apte à une vie active. Du point de vue physiologique, le réveil est annoncé par des perturbations du milieu intérieur et notamment par une augmentation de la consommation d'oxygène. Il est indéniable que le déterminisme du rejet a des causes climatiques, mais il semble que le mécanisme de la réactivation ne soit pas une hydratation mais plutôt un effet de stimulations sensorielles. En 1955, F.S. BODENHEIMER range implicitement le sommeil hivernal des Gastéropodes dans le cas des phénomènes de diapause. En fait si l'état d'hibernation et la formation de l'épiphragme sont déclenchés par des conditions écologiques déterminées, la transformation est toujours immédiate et réversible lorsque les conditions favorables sont rétablies. En d'autres termes, il ne semble pas y avoir de mécanisme nécessaire à la réactivation comme dans le cas des diapauses proprement dites.

Toutes ces études qui ont porté uniquement sur des espèces nordiques, *Helix pomatia* ou *Helix aspersa*, laissent supposer un comportement uniforme des Hélicidés en fonction des conditions climatiques et ne tiennent pas compte de la nature et de l'écologie propres à chaque espèce. Cette constatation m'a suggéré d'étudier comparativement le rôle des conditions écologiques de la sécrétion de l'épiphragme chez des espèces de répartition géographique différente. Dans ce but, j'ai choisi tout d'abord un petit nombre d'espèces dont j'ai étudié expérimentalement l'influence de la température et de l'humidité sur le déterminisme de la formation de l'épiphragme en été et en hiver.

ESPÈCES ÉTUDIÉES

Parmi les Hélicidés de Provence, *Helix aspersa* Müller et *Eobania vermiculata* Müller sont les espèces les plus communes. *Helix melanostoma* Draparnaud est plus localisé, tandis qu'*Helix pomatia* Linné, qui n'est pas une espèce méditerranéenne, se trouve dans

quelques stations élevées des départements du Var et des Basses-Alpes.

a) *Helix aspersa* Müller et *Helix pomatia* Linné

Helix aspersa Müller appelé parfois « Petit Gris de Provence » est un animal nocturne, hygrophile, qu'on trouve généralement dans les endroits frais. Cette espèce est commune dans toute la Provence, principalement dans les jardins, les lieux cultivés, les vignes et les terrains nitrophiles meubles où elle s'enterre pour passer l'hiver. Les pierres, les souches ou les troncs d'arbres lui servent souvent de refuge. En bordure de mer, *Helix aspersa* Müller est rare. De même, la sécheresse et le sel empêchent son implantation sur les terrains sableux à *Salicornia herbacea* et *Arthrocnemum glaucum* de la Basse Camargue. J'ai cependant rencontré quelques spécimens localisés dans les ripisilves des anciens bras du Rhône et sur les bords du Grand Rhône. Enfin, il faut noter qu'*Helix aspersa* est rare en Crau.

Helix pomatia Linné n'est pas une espèce méditerranéenne. Pourtant, on peut en recueillir quelques spécimens localisés dans les premiers contreforts des Alpes (Var et Basses-Alpes). Les animaux que j'ai utilisé proviennent de la région d'Allos (Basses-Alpes) à 1 500 m d'altitude.

b) *Eobania vermiculata* Müller

C'est une espèce dont les exigences écologiques, moins étroites que celles d'*Helix aspersa*, permettent un répartition plus étendue. On trouve cette espèce dans tous les milieux, aussi dissemblables soient-ils, de la Provence. A l'intérieur des terres comme au bord de la mer, dans les jardins cultivés comme dans les garrigues les plus sèches, en Provence calcaire comme en Provence cristalline, *Eobania vermiculata* s'adapte à toutes les conditions que lui offre le milieu. Cette espèce est très polymorphe quant à son ornementation; le test épais, solide, chagriné, opaque, blanc-grisâtre ou jaunâtre unicolore avec 4 ou 5 bandes variables » (Faune de France, GERMAIN, 1931, pp. 190-192), présente de nombreuses variations. J'ai été conduit à distinguer deux formes de cette espèce nettement distinctes l'une de l'autre et correspondant à des milieux différents.

1°) La première forme que j'appellerai Forme A correspond à la description que GERMAIN donne de l'espèce. Elle est polymorphe quant à la couleur et à l'ornementation de son test et ses dimensions correspondent aux valeurs données par GERMAIN.

2°) La forme B se distingue de la forme précédente par les dimensions de la coquille. Les dimensions du test des individus appartenant à cette forme sont supérieures aux dimensions correspondantes de la forme A. Par ailleurs, les individus ne présentent pas le même polymorphisme accentué d'ornementation : leur test grisâtre est toujours orné de 4 ou 5 bandes brunes très nettes. La forme B est caractéristique des terrains halophiles sableux et sablonneux. On la trouve en Moyenne et Basse Camargue sur des terres sablonneuses salées formant des « Enganes à salicornes ». Une étude biométrique de ces diverses formes d'*Eobania vermiculata* fera l'objet d'une prochaine publication.

c) *Helix melanostoma* Draparnaud

Cette espèce forme de petits peuplements de quelques individus géographiquement isolés les uns des autres. *Helix melanostoma* fréquente aussi bien l'intérieur des terres que le bord de la mer. Je l'ai rencontré dans la garrigue à romarin du Plateau du Petit Arbois (B.-d.-Rh.), dans les champs de maïs de Cabriès (B.-d.-Rh.) aussi bien que dans les fonds de vallons de la côte rocheuse des environs de Marseille : les Goudes. Cette espèce disparaît avec le passage des terrains calcaires aux terrains cristallophylliens de la région de Six-Fours (Var).

Les animaux vivent la plupart du temps enterrés à quelques centimètres de profondeur sous les touffes. Très souvent même, ils sécrètent un épiphragme blanc, écailleux, épais et convexe. L'animal peut sécréter plusieurs épiphragmes mais ceux-ci ne sont pas bombés. A ce sujet, j'ai pu constater que les animaux recueillis en hiver possèdent un épiphragme bombé, alors qu'en été l'épiphragme est plat. Bien souvent en été, on peut retrouver autour de l'escargot plusieurs épiphragmes plats abandonnés. Ceci laisse supposer qu'*Helix melanostoma* dans la nature reste dans un état de permanente léthargie pendant tout l'hiver et garde son premier épiphragme, tandis qu'en été, il passe par des phases successives d'activité et de sommeil, à l'occasion desquelles il sécrète chaque fois un nouvel épiphragme plat.

MÉTHODES DE TRAVAIL

Les différentes températures ont été obtenues dans des enceintes thermiques et frigorifiques, tandis que les humidités ont été obtenues grâce à l'action déshydratante de solutions d'acide sulfurique

et d'eau agissant sur un air saturé d'humidité. Toutes les expériences ont été effectuées dans des dessiccateurs en verre rodés, vaselinsés, divisés en deux compartiments : le compartiment inférieur est destiné à recevoir l'eau ou diverses solutions hygroscopiques, tandis que le compartiment supérieur, séparé du précédent par un fin grillage métallique doublé d'une toile de nylon, est réservé aux animaux et à leur nourriture.

Les enceintes thermiques sont de deux types : des enceintes dites « enceintes à germination » qui sont utilisées pour les températures de 20, 25 et 30 °C, des « enceintes frigorifiques », qui permettent d'obtenir des températures de 5, 10 et 15 °C. Le degré de température est vérifié quotidiennement à l'aide de thermomètres sensibles au demi-degré et de thermomètres enregistreurs. Les enceintes à germination donnent une précision de l'ordre du degré, tandis que les enceintes frigorifiques dont l'inertie est plus grande, sont assez peu sensibles et ne permettent qu'une précision de l'ordre de deux degrés, dans les limites normales d'utilisation.

Pour obtenir ces différentes humidités, j'ai utilisé la méthode décrite par BUXTON et MELLANBY (1934) et par RAMSAY (1935). Cette méthode basée sur les propriétés hygroscopiques d'un mélange en diverses proportions d'acide sulfurique et d'eau, offre le triple avantage de ne présenter aucune toxicité pour les animaux et de pouvoir obtenir des humidités échelonnées de 10 en 10 % avec un amortissement minimum du pouvoir hygroscopique. A chaque solution de poids spécifique connu correspond une humidité recherchée. Le tableau ci-après montre les relations entre l'humidité désirée et le poids spécifique de la solution correspondante.

Humidité relative	Poids spécifique
20 %	1,486
30 %	1,41
40 %	1,38
50 %	1,33
60 %	1,295
70 %	1,25
80 %	1,19
90 %	1,125

Le poids spécifique des diverses solutions est évalué à l'aide d'un pèse-acide. Cette méthode ne permet cependant pas d'obtenir de basses humidités nécessaires aux dessiccations brusques. Dans ce cas, j'ai utilisé un sel très hygroscopique : l'anhydride phosphorique.

La précision de la méthode des dessiccations progressives peut être évaluée rapidement. Les erreurs commises sur les mesures densimétriques sont négligeables.

L'appréciation du degré hygrométrique par les différents appareils de mesure est une source d'erreurs. Les hygromètres à cheveux choisis pour leur faible encombrement ne sont précis qu'à 5 % près. Avant chaque expérience, les hygromètres ont été étalonnés par des psychromètres à aspiration, précis à 2 % d'humidité relative près.

Limites vitales de température et d'hygrométrie

Pour étudier l'influence des conditions climatiques sur la formation de l'épiphragme, j'ai observé la réaction de chaque espèce à des conditions thermiques et hygrométriques définies, constantes ou variables dans les limites compatibles avec la vie. L'expérience montre en effet que 5 et 30 °C sont des températures au-delà desquelles la mortalité est supérieure à 50 %. J'ai constaté cependant que ces limites de température sont fonction de l'hygrométrie et des saisons. Ainsi, en été, une exposition de 96 heures à 30 °C, en présence d'un air saturé d'humidité, est fatale à *Helix melanostoma*. Par contre, la survie est possible à cette même température lorsque l'hygrométrie de l'air est inférieure à 90 %. En hiver, la même espèce supporte cette température quelle que soit l'hygrométrie.

Expériences à température et hygrométrie constantes

Dans ce cas, j'ai étudié l'influence de différentes températures (5, 10, 15, 20, 25 et 30 °C) sur le déterminisme de la formation de l'épiphragme des quatre espèces d'Hélicidés maintenues dans une atmosphère saturée d'humidité.

Variations de la température et de l'humidité

Dans ce cas, l'un des deux facteurs varie tandis que l'autre reste constant.

Les variations de l'humidité à température constante peuvent être brusques ou progressives. La dessiccation brusque consiste en une déshydratation complète d'un air saturé d'humidité, par un sel hygroscopique. Les dessiccations progressives sont fonction du temps. Pour cela j'ai provoqué l'abaissement du degré hygrométrique de l'air de 10 en 10 % à des intervalles de temps réguliers. La vitesse de dessiccation est le temps nécessaire à l'abaissement du degré

hygrométrique de 10 %. Pour étudier l'influence de la variation de l'hygrométrie, j'ai utilisé plusieurs vitesses de dessiccations, en pratiquant un abaissement de 10 % de l'humidité relative tous les 7, 4 et 2 jours.

Enfin, par des variations corrélatives de la température et de l'hygrométrie, j'ai reconstitué des rythmes journaliers basés sur l'alternance de températures élevées (25 °C) et de faibles humidités (40 %) pendant la journée, suivies de températures basses (10 °C) et d'une hygrométrie élevée pendant la nuit. Ces dernières expériences n'ont donné aucun résultat démonstratif. Ces rythmes journaliers n'ont pas entraîné la formation de l'épiphragme.

La description ci-dessous d'une expérience de dessiccation progressive illustre le processus général d'expérimentation.

Cas d'une dessiccation ménagée d'Eobania vermiculata Müller « d'hiver » de vitesse 10 % tous les 7 jours, à une température constante de 5 °C. Les animaux recueillis, pour la plupart épiphragmés dans la nature, sont triés au laboratoire. Seuls sont utilisés les individus adultes qui se distinguent par un rebord au péristome de leur coquille. Dix individus sont alors pris au hasard, marqués et pesés. Ces animaux sont placés dans un dessiccateur et soumis à la température de l'expérience, en présence d'une humidité saturante. Leur nourriture se compose de son qui présente une faible teneur en eau. Pendant cette période, neuf des dix escargots perdent spontanément leur épiphragme, demeurent actifs et s'alimentent normalement. Au bout de 7 jours, les escargots sont extraits du dessiccateur, rapidement nettoyés de leurs souillures, essuyés et pesés. Le dessiccateur est brossé à sec, l'eau est remplacée dans le compartiment inférieur par une solution d'acide sulfurique et d'eau de

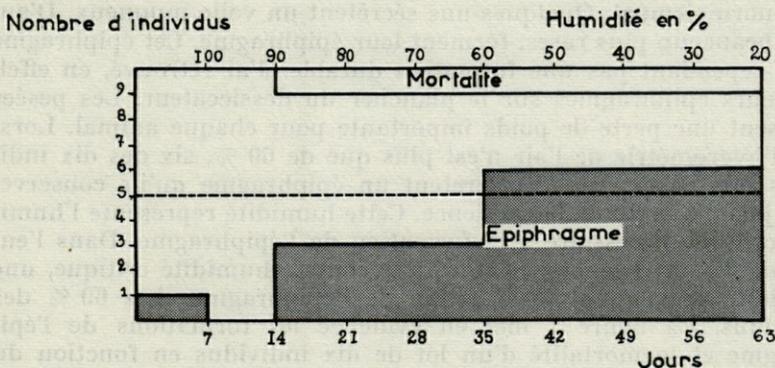


FIG. 1. — Expérience de dessiccation progressive d'*Eobonia vermiculata* M. Hiver, à 5°; vitesse de dessiccation : 10 % tous les 7 jours.

densité connue qui déterminera une humidité relative de 90 % de l'air du dessiccateur. Cette opération est ainsi renouvelée tous les 7 jours et la solution d'acide sulfurique remplacée par une solution de densité supérieure, provoquant successivement des humidités de 80, 70 %, etc... Au bout de 63 jours, l'air du dessiccateur est desséché à 20 %.

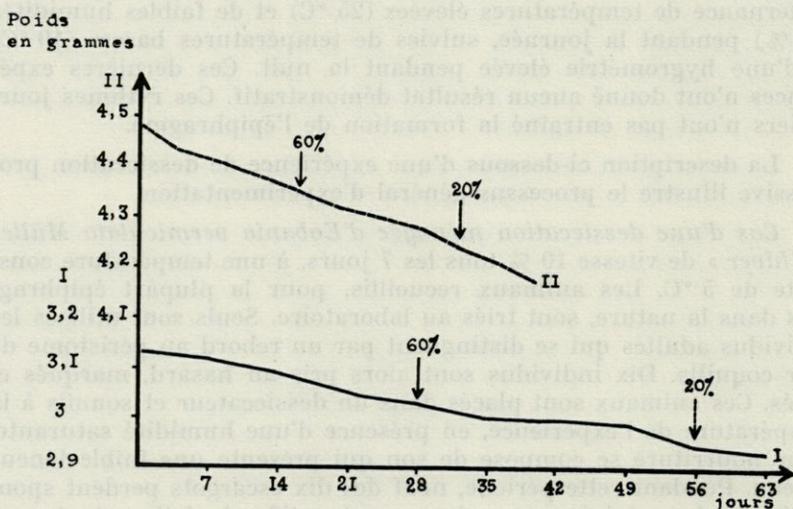


FIG. 2. — Courbes pondérales. Dessiccation progressive d'*Eobania vermiculata* M. Hiver, à 5°. Vitesses de dessiccation : courbe I, 10 % tous les 7 jours, courbe II, 10 % tous les 4 jours. X %, état hygrométrique critique nécessaire à la formation de l'épiphragme.

De 90 à 70 % d'humidité, les animaux sont actifs et se nourrissent normalement. Quelques-uns sécrètent un voile muqueux. D'autres, beaucoup plus rares, forment leur épiphragme. Cet épiphragme n'est cependant pas une formation durable. J'ai retrouvé, en effet, plusieurs épiphragmes sur le plancher du dessiccateur. Les pesées accusent une perte de poids importante pour chaque animal. Lorsque l'hygrométrie de l'air n'est plus que de 60 %, six des dix individus mis en expérience sécrètent un épiphragme qu'ils conserveront jusqu'à la fin de l'expérience. Cette humidité représente l'humidité critique nécessaire à la formation de l'épiphragme. Dans l'ensemble des expériences, je considère comme humidité critique, une humidité provoquant la sécrétion de l'épiphragme chez 60 % des individus. La figure 1 met en évidence les formations de l'épiphragme et la mortalité d'un lot de dix individus en fonction du temps et de l'abaissement du degré d'humidité relative. Par ailleurs, la courbe II inscrite sur la figure 2 représente la variation des

moyennes de poids du lot des animaux, en fonction du temps et de la dessiccation. Cette courbe montre que la perte de poids d'un individu diminue après la sécrétion de l'épiphragme. Enfin, sur cette courbe, l'humidité critique nécessaire à la formation de l'épiphragme est figurée par une flèche en trait plein, tandis que l'humidité relative minimum (20 %) atteinte pendant l'expérience est figurée par une flèche en trait pointillé. Sur cette même planche est représentée la courbe pondérale d'un autre lot d'*Eobania vermiculata* soumis à une dessiccation progressive de vitesse différente. La courbe II résulte d'une expérience de dessiccation progressive de 10 % tous les quatre jours tandis que la courbe I illustre une expérience de dessiccation progressive de 10 % tous les 7 jours.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA FORMATION DE L'ÉPIPHRAGME

I. EXPÉRIENCES SUR *Helix aspersa* Müller

1°) *Expériences d'hiver*

Les expériences portent sur les hivers 1959 et 1960, 1960 et 1961. Du point de vue climatique, il faut noter que l'hiver 1960-61 a été moins rigoureux que le précédent. Le tableau ci-dessous représente les moyennes mensuelles des températures maxima et minima des trois hivers, enregistrées à la station météorologique de Marignane.

1959	Températures		1960	Températures		1961	Températures	
	Min.	Max.		Min.	Max.		Min.	Max.
Janv.	2°2	10°4	Janv.	1°5	9°4	Janv.	2°1	9°7
Févr.	2°8	14°3	Févr.	4°	13°	Févr.	5°6	14°8
Mars	8°3	16°1	Mars	7°2	15°4	Mars	5°2	17°
Avril	7°8	17°5	Avril	7°6	17°9	Avril	10°9	20°5
Mai	11°7	21°7	Mai	11°5	23°2	Mai	12°4	21°4

a) *Influence de la température en atmosphère saturée*

En soumettant plusieurs lots d'*Helix aspersa* Müller, à différentes températures en atmosphère saturée d'humidité, j'ai constaté que, seule, une température de 5 °C détermine la formation de l'épiphragme, après 16 jours d'exposition. A toutes les autres tempéra-

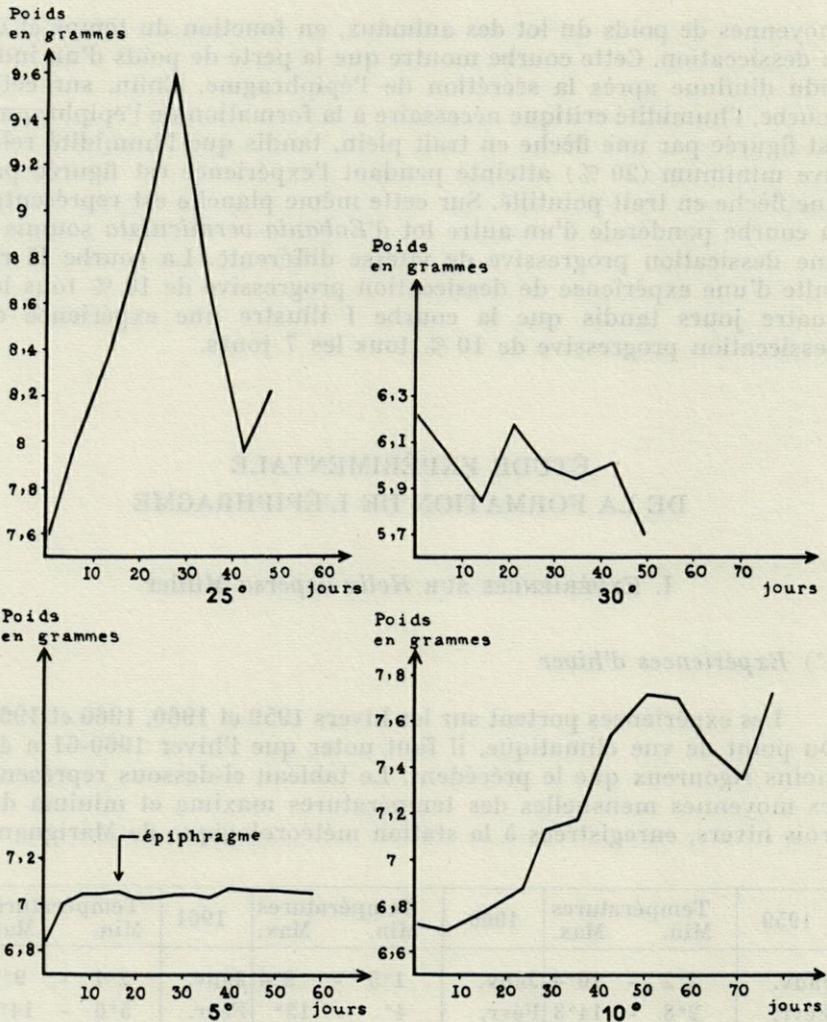


FIG. 3. — Courbes pondérales d'*Helix aspersa* M. Hiver à 100 % d'hygrométrie.

tures les animaux passent par des périodes successives d'activité et d'inactivité correspondant, selon WELLS, à des phases d'hydratation et de déshydratation. A l'occasion de ces périodes d'activité, les animaux s'alimentent normalement. Ces périodes « d'anabolisme et de catabolisme » (WELLS) correspondant aux phases d'activité sont responsables des oscillations de poids illustrées par les courbes de la figure 3. L'activité est d'autant plus grande que les conditions de

température se rapprochent de l'optimum thermique de l'espèce. J'ai étudié les variations de poids des escargots pesés à intervalles de temps réguliers. Pour une température de 5° C, le poids moyen du lot oscille autour d'une valeur constante qui représente le poids d'équilibre. Pour 10° C, le poids présente au bout de 60 jours un accroissement très net de 14,5 % du poids initial. Cet accroissement n'est plus que de 9,6 % à 25° C. Enfin à 30° C, on note une perte de poids de 8,2 % (fig. 3).

Par ailleurs, j'ai étudié le taux de mortalité d'*Helix aspersa* soumis aux différentes températures. Cette mortalité faible à 5° (10 % en 50 jours) s'élève jusqu'à 20 % à 10° C, pour atteindre 60 % aux températures de 25 et 30° C.

En conclusion, les basses températures inférieures ou égales à 5° C, sont capables de déterminer, en hiver, la formation de l'épiphragme chez *Helix aspersa*. De plus la température de 10° C, responsable d'un accroissement de poids de 14,5 % en 48 jours représente l'optimum thermique de l'espèce. Il faut enfin noter que, si en hiver, seul un abaissement de température provoque la formation de l'épiphragme d'*Helix aspersa*, les températures de 25 et 30° C sont mal supportées par cette espèce, car elles entraînent des pertes de poids considérables et un taux de mortalité très élevé.

b) Influence de l'humidité aux différentes températures

Pour préciser l'influence de l'hygrométrie sur la formation de l'épiphragme d'*Helix aspersa*, j'ai soumis des lots d'animaux à différentes humidités, en partant des humidités les plus fortes et en abaissant le degré d'humidité relative de 10 % tous les 7 jours. En répétant ces expériences aux différentes températures, j'ai constaté que la dessiccation provoque la formation de l'épiphragme. Cette sécrétion qui est toujours précédée d'une période d'inactivité, est fonction de la température et de la dessiccation.

La dessiccation doit être d'autant plus importante que la température a une valeur élevée. Ainsi, à 5° C, une humidité relative de 80 % suffit après 14 jours d'expérience à provoquer la formation de l'épiphragme. A 10° C, 60 % d'humidité et 21 jours d'exposition sont déjà nécessaires pour atteindre ce résultat. A 25 et 30° C, il faut provoquer une dessiccation à 20 % d'humidité relative pour que les animaux sécrètent leur épiphragme après 102 jours d'expérience. Dans la figure 4, j'ai représenté graphiquement les variations de l'humidité critique nécessaire à la formation de l'épiphragme, aux différentes températures.

L'étude des variations pondérales révèle deux phases séparées par la formation de l'épiphragme. D'une part, une perte de poids importante, précédant la formation de l'épiphragme, représente la

période d'activité ou d'inactivité sans épiphragme; d'autre part, une perte de poids faible, caractérise la période de léthargie après la sécrétion de l'épiphragme. Le tableau ci-dessous met en évidence

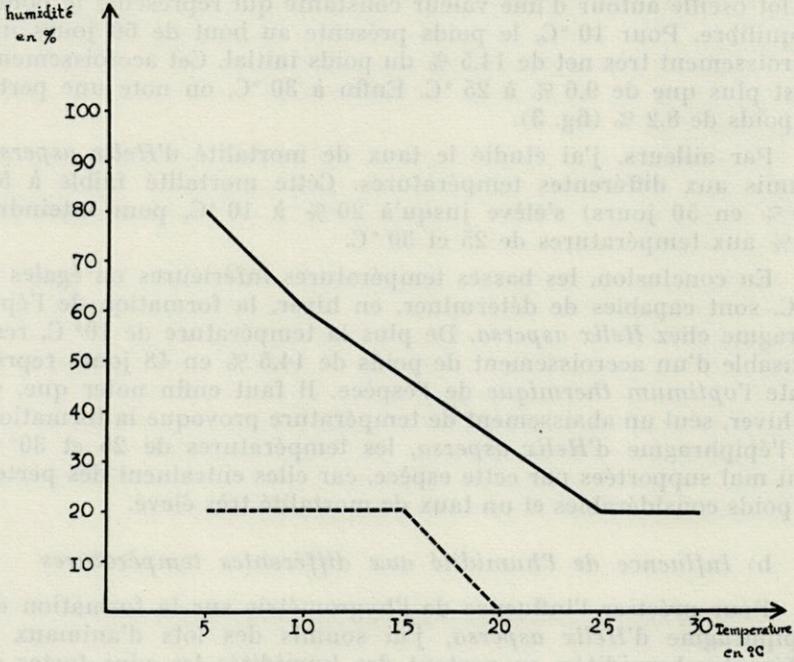


FIG. 4. — Variations de l'humidité critique déterminant la formation de l'épiphragme en fonction de la température chez *Helix aspersa*. Vitesse de dessiccation : 10 % tous les 7 jours. — Hiver, ---- Été.

les pertes de poids de lots d'escargots soumis à une dessiccation progressive pour différentes températures et les variations de poids subies en 50 jours, par des lots témoins à ces mêmes températures.

Températures	Pertes de poids par dessiccation	Variations de poids des témoins
5 °C	— 2,3 %	0
10 °C	— 9,7 %	+ 14,5 %
25 °C	— 21,1 %	+ 9,6 %
30 °C	— 14,5 %	— 8,2 %

On peut constater que la perte de poids augmente avec la température jusqu'à 25° C. Enfin le taux de mortalité qui est de 32,5 % pour l'ensemble des témoins, est plus élevé que celui

des escargots soumis aux expériences de dessiccation progressive (12,5 %).

Après avoir étudié l'influence de la température et de l'humidité, j'ai voulu envisager l'influence du temps d'exposition aux conditions climatiques défavorables et préciser le temps minimum nécessaire à la réaction de l'animal. Pour cela j'ai utilisé des vitesses de dessiccation plus rapides. Un abaissement du degré d'humidité relative de 10 % tous les 4 jours ne favorise pas, aux basses températures, une formation plus précoce de l'épiphragme. En effet, à 5° C, 20 % d'humidité sont encore nécessaires pour provoquer la sécrétion de l'épiphragme.

Le tableau ci-dessous met en évidence les temps nécessaires à la formation de l'épiphragme d'*Helix aspersa* soumis aux différentes températures pour les trois vitesses de dessiccation utilisées.

T °C	10 % / 2 J	10 % / 4 J	10 % / 7 J
5 °C	20 jours	35 jours	14 jours
10 °C	24 jours	28 jours	21 jours
25 °C	35 jours		102 jours
30 °C	20 jours		102 jours

Il est à remarquer que les dessiccations lentes sont plus efficaces aux basses températures, tandis que les dessiccations plus rapides sont plus efficaces aux températures élevées. Par ailleurs l'étude des variations pondérales des sujets mis en expérience montre que la perte de poids est fonction de la vitesse de la dessiccation et croît avec elle.

On peut conclure qu'*Helix aspersa* « d'hiver » forme plus facilement son épiphragme aux basses températures et que cette sécrétion est fonction de la température, du degré d'humidité relative et de la vitesse de variation de ce dernier.

2°) Expériences d'été

a) Influence de la température en atmosphère saturée

En été l'abaissement de la température n'est pas capable, en atmosphère saturée, de provoquer la formation d'un épiphragme durable chez *Helix aspersa*. Toutefois, à 5° C, j'ai noté la persistance de l'épiphragme pendant une quinzaine de jours chez de nombreux sujets. Pendant la durée des expériences, les valeurs du poids de chaque individu oscillent autour d'une valeur constante. Le taux de mortalité ne dépasse jamais 10 % quelle que soit la température.

b) Influence de l'hygrométrie aux différentes températures

Le comportement d'*Helix aspersa* en été, est caractérisé par une sensibilité moins importante qu'en hiver vis-à-vis des conditions climatiques. Quelle que soit la température à laquelle elle est soumise, cette espèce ne sécrète son épiphragme que très difficilement. J'ai constaté que cette sécrétion n'est possible que pour des températures inférieures à 20° C. A ces températures, seule une dessiccation importante permet cette sécrétion. Ainsi en abaissant le degré d'humidité relative de l'air tous les 7 jours, j'ai observé la formation de l'épiphragme à 5° C, pour une hygrométrie critique de 20 %, après 91 jours d'expérience. A 10° C, cette humidité et 56 jours d'expérience déterminent le même résultat. A 25° C, quelques escargots ont formé leur épiphragme après 79 jours d'expérience. Les pertes de poids et la mortalité sont supérieures aux valeurs obtenues en hiver. Le tableau comparatif ci-dessous indique les différentes valeurs de la perte de poids et de la mortalité pendant les expériences de dessiccation progressive en hiver et en été.

Températures	HIVER		ÉTÉ	
	Pertes de poids	Mortalité	Pertes de poids	Mortalité
5 °C	2,3 %	13,3 %	23,2 %	5 %
10 °C	9,7 %	23,3 %	24 %	7 %
15 °C			16,6 %	0 %
20 °C			22,3 %	40 %
25 °C	21,1 %	10 %	24,2 %	23 %
30 °C	14,5 %	13,3 %	26,2 %	40 %

On peut constater pendant la période d'été, que les températures de 10 et 15° C, provoquent une perte de poids minimum. Par ailleurs, j'ai pu constater que la mortalité, qui est fonction de la température, croît avec la vitesse de dessiccation.

Les dessiccations plus rapides confirment les résultats obtenus précédemment. Pour une vitesse de dessiccation de 10 % tous les 4 jours, 30 % d'humidité et 28 jours d'expérience sont nécessaires à la sécrétion de l'épiphragme à 10° C, tandis que 20 % d'humidité et 45 jours d'exposition permettent à la moitié des individus, soumis à 15° C, de s'épiphragmer. Pour des dessiccations brutales, opérées sur des animaux préalablement placés pendant une dizaine de jours dans des conditions optima d'humidité, j'ai remarqué que la formation de l'épiphragme en été, se produit à toutes les températures, souvent même au bout d'un temps relativement bref. A 5° C, la formation de l'épiphragme apparaît après 20 jours d'exposition.

Pour des températures élevées, cette formation a lieu au bout de 24 jours à 20° C, de 32 jours à 25° C et de 21 jours à 30° C.

En comparant les résultats obtenus par dessiccation progressive et ceux obtenus par dessiccation brusque, on constate qu'en été *Helix aspersa*, à toutes les températures, réagit plus rapidement lorsqu'il est sollicité par des variations hygrométriques brutales.

3°) Cas d'*Helix pomatia* Linné

Avec quelques spécimens recueillis dans les Basses-Alpes, j'ai comparé le comportement d'*Helix pomatia*, soumis à des dessiccations progressives, à celui d'*Helix aspersa*. En été, je n'ai pu observer la sécrétion de l'épiphragme que pour des animaux maintenus à une température de 5° C et soumis à une dessiccation lente de vitesse 10 % tous les 7 jours. Ce résultat a été obtenu en présence d'une humidité de 20 %, après 66 jours d'expérience.

Helix pomatia reste actif tant que le degré d'humidité relative de l'air est supérieur à 40 %, quelle que soit la température. Les températures élevées sont léthales à cette espèce. En présence d'un air saturé d'humidité, j'ai constaté qu'une température de 30° C provoque en quelques jours la mort de la totalité des animaux mis en expérience. Pour les températures inférieures à 30° C, le taux de mortalité décroît avec la température : de 90 % à 25° C, il devient nul à 5 et 10° C. D'autre part, les pertes de poids, très importantes, augmentent avec la température. A 5° C, la perte de poids moyenne d'un individu atteint 21,9 % au bout de 60 jours. A 10° C, elle passe à 23,2 % et atteint 40 % pour une température de 25° C. De ces observations, il apparaît qu'en été l'optimum thermique d'*Helix pomatia* est plus bas que celui d'*Helix aspersa*.

4°) Conclusion

La formation de l'épiphragme se présente chez *Helix aspersa* comme une réaction de défense aux basses températures, plus facile à déclencher en hiver qu'en été. L'état hygrométrique critique déclenchant la sécrétion de l'épiphragme à une température donnée varie en sens inverse de cette température. Les variations pondérales et la mortalité sont fonction de la température. Elles sont cependant plus importantes en été qu'en hiver. L'étude d'*Helix pomatia* montre que le comportement de cette espèce est comparable à celui d'*Helix aspersa*.

II. EXPÉRIENCES SUR *Eobania vermiculata* Müller (ESPÈCE TYPE) ET *Helix melanostoma* Draparnaud

A) *Eobania vermiculata* Müller (espèce type)

1°) *Expériences d'hiver*

Les animaux utilisés pour les expériences d'hiver ont été recueillis épiphragmés et enterrés.

Influence de la température en atmosphère saturée d'humidité

Les expériences effectuées sur *Eobania vermiculata*, mettent en évidence l'importance de la température sur la formation de l'épiphragme de cette espèce. Après avoir soumis des lots de 10 individus à différentes températures, j'ai constaté que les animaux sécrètent leur épiphragme à 5° C, après 21 jours d'expérience et à 30° C, après 22 jours d'exposition. Aux températures intermédiaires *Eobania vermiculata* passe alternativement par des phases d'activité et d'inactivité. Ces phases d'activité, le plus souvent nocturnes, permettent aux animaux de se nourrir et de se déplacer. A l'occasion d'une période d'inactivité l'escargot peut sécréter un ou plusieurs épiphragmes temporaires. Les variations pondérales moyennes subies par les animaux en 60 jours, sont inférieures à 1 %, quelle que soit la température. Par ailleurs, le taux de mortalité, inférieur à 10 % pour l'ensemble des températures, atteint un maximum à 25° C (50 %). Cette température, incapable de provoquer la sécrétion de l'épiphragme, est cependant défavorable à cette espèce.

Influence de l'humidité aux différentes températures

Les résultats obtenus par dessiccation progressive confirment la sensibilité de cette espèce aux températures extrêmes. En effet, j'ai constaté qu'en abaissant le degré d'humidité relative de 10 % tous les 7 jours, les individus sécrètent leur épiphragme à 5° C, pour une humidité de 60 %, après 28 jours d'expérience et à 30° C pour 70 % d'humidité relative après 21 jours d'exposition.

Entre ces températures extrêmes, une dessiccation progressive favorise la sécrétion de l'épiphragme, mais ce résultat est d'autant plus difficile à obtenir que la température est voisine de 10° C. A 10° C en effet, une humidité critique de 30 % est nécessaire pour que 60 % des sujets mis en expérience forment leur épiphragme, après 49 jours d'expérience. De cette constatation on peut conclure

qu'une température de 10° C représente l'*optimum thermique* d'*Eobania vermiculata* en hiver. Entre les deux températures extrêmes défavorables et l'*optimum thermique*, la formation de l'épiphragme s'effectue pour des humidités relatives comprises entre 30 et 70 %. A 15° C par exemple, 40 % d'humidité relative et 42 jours d'expérience sont nécessaires à la sécrétion de l'épiphragme, tandis que 50 % d'humidité et 35 jours d'exposition permettent ce résultat à 25° C. Dans la figure 5 j'ai représenté par une courbe les variations de l'humidité critique nécessaire à la sécrétion de l'épiphragme en fonction de la température. On remarque que cette courbe relevée à ses extrémités, présente un minimum à 10° C.

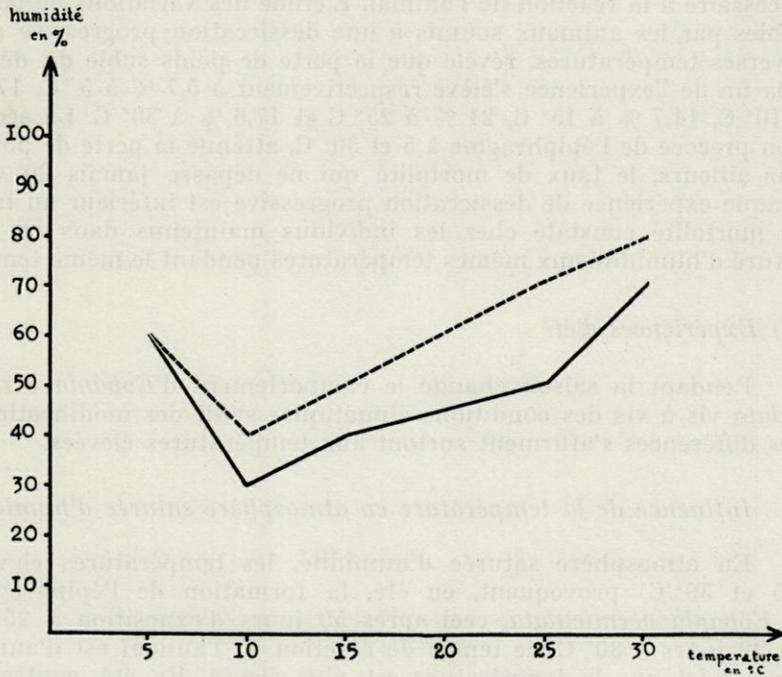


FIG. 5. — Variations de l'humidité critique déterminant la formation de l'épiphragme en fonction de la température chez *Eobania vermiculata* M. (var. A & B). Hiver. Vitesses de dessiccation : — 10 % tous les 7 jours, --- 10 % tous les 4 jours.

Pour confirmer ces résultats, j'ai pratiqué des dessiccations progressives en utilisant des vitesses de dessiccation plus rapides. Des vitesses de dessiccation de 10 % tous les 4 jours, favorisent une sécrétion précoce de l'épiphragme pour une humidité critique plus

élevée. Ainsi à 5° C, une humidité critique de 60 % et 16 jours d'expérience provoquent la formation de l'épiphragme d'*Eobania vermiculata*. A 10° C, 40 % d'humidité et 36 jours d'exposition favorisent cette formation. Enfin à 25° C, 70 % d'humidité et 12 jours d'expérience suffisent pour obtenir ce résultat. La courbe représentée dans la figure 5 montre que la formation de l'épiphragme est fonction de la vitesse de dessiccation. J'ai vérifié ce résultat en abaissant le degré d'humidité relative de 10 % tous les 2 jours. Les animaux sécrètent alors leur épiphragme après 8 jours d'expérience, en présence d'une humidité de 60 %. Dans ce cas, il ne semble pas que la formation de l'épiphragme soit fonction d'une humidité donnée mais plutôt d'un temps d'exposition minimum, nécessaire à la réaction de l'animal. L'étude des variations de poids subies par les animaux soumis à une dessiccation progressive aux diverses températures, révèle que la perte de poids subie du début à la fin de l'expérience s'élève respectivement à 5,7 % à 5° C, 17 % à 10° C, 14,7 % à 15° C, 21 % à 25° C et 17,6 % à 30° C. La sécrétion précoce de l'épiphragme à 5 et 30° C, atténue la perte de poids. Par ailleurs, le taux de mortalité qui ne dépasse jamais 20 % à chaque expérience de dessiccation progressive est inférieur au taux de mortalité constaté chez les individus maintenus dans un air saturé d'humidité aux mêmes températures pendant le même temps.

2°) Expériences d'été

Pendant la saison chaude le comportement d'*Eobania vermiculata* vis à vis des conditions climatiques subit des modifications. Ces différences s'affirment surtout aux températures élevées.

Influence de la température en atmosphère saturée d'humidité

En atmosphère saturée d'humidité, les températures élevées (25 et 30° C) provoquent, en été, la formation de l'épiphragme d'*Eobania vermiculata*, ceci après 50 jours d'exposition à 25° C, ou 22 jours à 30° C; le temps de réaction de l'animal est d'autant plus court que la température est plus élevée. En été, contrairement à ce qui a été observé pour « les individus d'hiver », les basses températures n'ont pas d'influence sur la formation de l'épiphragme. Les pertes de poids constatées à la fin des expériences augmentent avec la température lorsque celle-ci est comprise entre 5 et 25° C. Par contre, la formation précoce de l'épiphragme à 30° C atténue cette perte de poids. Le tableau ci-dessous montre les pertes de poids des individus « d'hiver » et des individus « d'été », maintenus dans un air saturé d'humidité, à différentes températures après 60 jours d'expérience.

Températures	Pertes de poids en %	
	HIVER	ÉTÉ
5 °C	Inférieur à 1 %	2,7 %
10 °C		7,8 %
15 °C		
25 °C		14,8 %
30 °C		1,1 %

Par ailleurs le taux de mortalité qui ne dépasse pas 10 % à 5° C, s'élève à 20 % à 10° C, puis s'abaisse à 10 % à 25° C et devient nul à 30° C. L'accroissement parallèle de la perte de poids et du taux de mortalité à 10° C, sont les conséquences de l'activité des animaux à cette température.

Influence de l'humidité aux différentes températures

Les expériences de dessiccation progressive montrent, que la réaction rapide d'*Eobania vermiculata* aux températures extrêmes constatées en hiver, persiste en été et même s'accroît pour les températures élevées. En prenant comme vitesse de dessiccation de référence un abaissement de 10 % d'humidité tous les 7 jours, on constate qu'à 5° C, la formation de l'épiphragme a lieu au bout de 28 jours, en présence de 60 % d'humidité. A 30°, cette sécrétion est encore plus précoce puisque 90 % d'humidité et 7 jours d'expérience suffisent à déterminer ce phénomène. En été, l'*optimum thermique* d'*Eobania vermiculata* se situe à 15° C; en effet, à cette température, une hygrométrie critique de 30 % et 49 jours d'expérience sont nécessaires à la sécrétion de l'épiphragme. Pour les températures intermédiaires de 10 et 25° C, l'épiphragme apparaît respectivement au bout de 28 et 14 jours, en présence de 60 et 80 % d'humidité. Des dessiccations plus rapides montrent qu'aux températures supérieures à 15° C, la réaction d'*Eobania vermiculata* est fonction du degré d'humidité relative plutôt que du temps d'exposition. Quelle que soit la vitesse de dessiccation, à une température donnée, les animaux sécrètent leur épiphragme à des hygrométries sensiblement égales. Le tableau ci-dessous met en évidence les relations entre l'humidité critique et la vitesse de dessiccation, à une température donnée.

Températures	Hygrométrie critique à $v =$		
	10 % / 2 j.	10 % / 4 j.	10 % / 7 j.
15°		30 %	30 %
25°	60 %	50 %	
30°	70 %	80 %	90 %

Aux températures inférieures à 15° C, l'hygrométrie déclenchant la formation de l'épiphragme varie avec la vitesse de dessiccation. A 5° C, pour des vitesses de dessiccation de 2, 4 et 7 jours, l'hygrométrie critique est respectivement de 60, 60 et 20 %. J'ai constaté que, pour des températures inférieures à 15° C, la formation de l'épiphragme s'effectue plus en fonction du temps d'exposition que d'une humidité donnée. Le tableau ci-dessous, met en évidence les relations entre le temps nécessaire à la réaction des animaux à une température donnée et la vitesse de dessiccation utilisée.

Températures	Temps de réaction à $v =$		
	10 % / 2 j.	10 % / 4 j.	10 % / 7 j.
25°	18 j.	21 j.	28 j.
30°	28 j.	32 j.	28 j.

Afin de préciser l'influence des vitesses de dessiccation sur les temps de réaction des animaux aux variations des facteurs climatiques, j'ai placé brusquement des lots d'*Eobania vermiculata* préalablement soumis à des conditions de température et d'hygrométrie optimales, dans un air desséché par de l'anhydride phosphorique. Ces expériences ont été effectuées à différentes températures. Dans tous les cas, les animaux ont sécrété leur épiphragme au bout d'un temps souvent très court. Aux basses températures (5, 10 et 15° C) le temps de réaction est de 6 à 8 jours. Aux températures élevées, les animaux sécrètent leur épiphragme encore plus rapidement (2 jours à 25° C, 3 jours à 30° C).

3°) Conclusion

En atmosphère saturée d'humidité, les individus « d'hiver » sécrètent leur épiphragme aux températures extrêmes (5 et 30° C), tandis que les individus « d'été » réagissent aux températures élevées (25 et 30° C). La dessiccation progressive permet cependant d'obtenir cette sécrétion à toutes les températures lorsque l'état hygrométrique atteint une valeur critique qui est fonction de la température. Les courbes représentatives des variations de l'hygrométrie critique en fonction de la température présentent, en été comme en hiver, un minimum aux températures moyennes (fig. 6). La production de l'épiphragme doit être considérée, chez *Eobania vermiculata* de forme A et B, comme une réaction de défense aux températures extrêmes d'hiver et d'été.

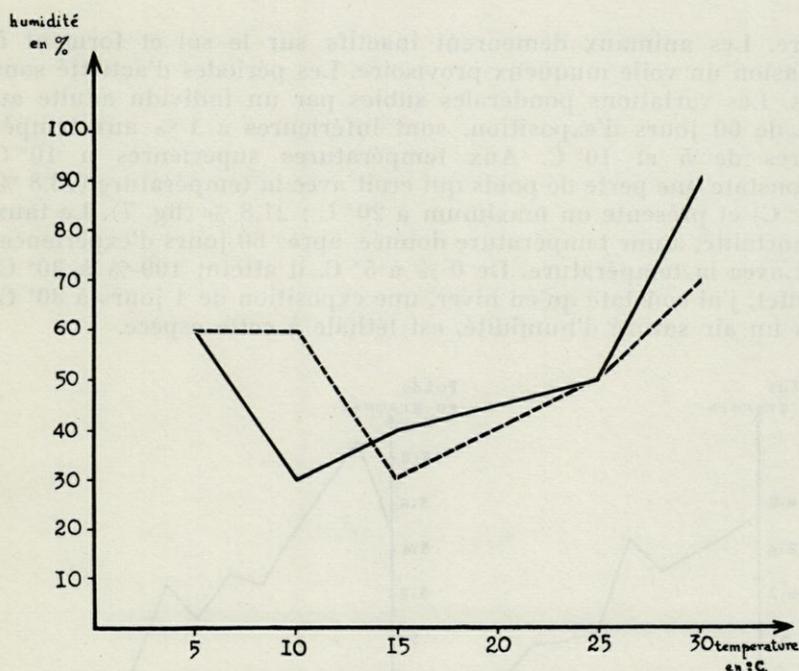


FIG. 6. — Variations de l'humidité critique déterminant la formation de l'épiphragme en fonction de la température chez *Eobania vermiculata* M. (var. A & B). Vitesse de dessiccation : 10 % tous les 7 jours. — Hiver, - - - - Été.

B) *Helix melanostoma* Draparnaud

L'étude du comportement d'*Helix melanostoma* face aux variations des facteurs climatiques, a été effectuée en hiver et en été, quoique la rareté de cette espèce ne m'ait pas permis une étude systématique pendant la saison chaude.

1°) Expériences d'hiver

Dans la nature cette espèce passe l'hiver sous des touffes de végétation, parfois même enterrée à quelques centimètres de profondeur. Au début de sa léthargie, elle sécrète un épiphragme bombé, épais, blanc et d'aspect écailleux, qu'elle conserve souvent pendant tout l'hiver.

Influence de la température en atmosphère saturée d'humidité

Helix melanostoma maintenu dans une atmosphère saturée d'humidité ne sécrète pas d'épiphragme quelle que soit la tempé-

rature. Les animaux demeurent inactifs sur le sol et forment à l'occasion un voile muqueux provisoire. Les périodes d'activité sont rares. Les variations pondérales subies par un individu adulte au bout de 60 jours d'exposition, sont inférieures à 1 % aux températures de 5 et 10° C. Aux températures supérieures à 10° C on constate une perte de poids qui croît avec la température (13,8 % à 15° C) et présente un maximum à 20° C : 21,8 % (fig. 7). Le taux de mortalité, à une température donnée, après 60 jours d'expérience, croît avec la température. De 0 % à 5° C, il atteint 100 % à 30° C. En effet, j'ai constaté qu'en hiver, une exposition de 4 jours à 30° C, dans un air saturé d'humidité, est létale à cette espèce.

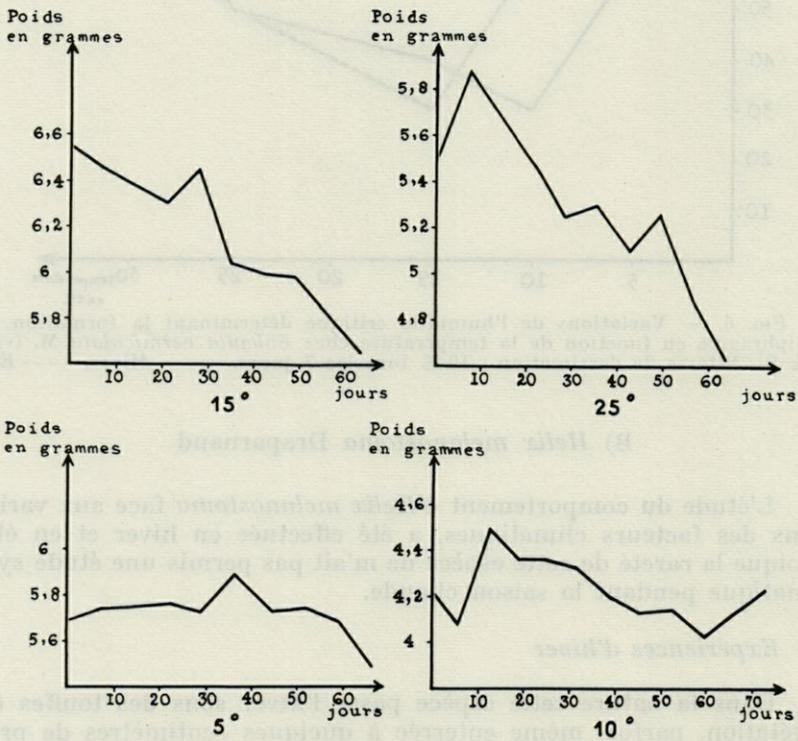


FIG. 7. — Courbes pondérales d'*Helix melanostoma* Draparnaud. Hiver à 100 % d'hygrométrie.

Influence de l'humidité à différentes températures

La dessiccation progressive de l'air favorise la formation de l'épiphragme chez les individus soumis aux températures extrêmes

de 5 à 30° C. A 5° C, une humidité critique de 40 % provoque la sécrétion de l'épiphragme après 42 jours d'expérience. D'autre part, à 30° C, la formation de l'épiphragme a lieu après 24 jours d'exposition en présence de 60 % d'humidité, lorsque la vitesse de dessiccation est de 10 % tous les 4 jours. A cette température, seules les dessiccations rapides permettent la survie des animaux, en leur évitant une exposition prolongée aux humidités élevées. Aux températures intermédiaires *Helix melanostoma* sécrète difficilement son épiphragme. A 10 et 25° C une dessiccation intense (5 %) et prolongée (respectivement 109 et 104 jours) est nécessaire à la sécrétion de l'épiphragme. A 15° C, cette sécrétion a lieu au bout de 56 jours d'expérience, en présence de 20 % d'humidité. La courbe représentative des variations de l'humidité critique nécessaire à la formation de l'épiphragme d'*Helix melanostoma* en fonction de la température met en évidence la sensibilité de cette espèce aux températures extrêmes, pendant la saison chaude (figure 8). Les pertes de poids subies par les animaux en 63 jours de dessiccation, sont fonction de la température et peuvent atteindre 18 % du poids total d'un individu. Par ailleurs, le taux de mortalité en 63 jours d'expérience, croît avec la température. Inférieur à 10 %, à 5 et 10° C, il atteint 20 % à 15 et 20° C. A 30° C la mortalité est fonction de la vitesse de dessiccation. En effet, les dessiccations rapides permettent une survie de 50 % des animaux mis en expérience tandis que les dessiccations lentes, qui entraînent un séjour prolongé aux fortes humidités, sont léthales à cette espèce en hiver. Pour étudier l'influence de la vitesse des variations de l'humidité sur la formation de l'épiphragme d'*Helix melanostoma*, en hiver, j'ai utilisé des vitesses de dessiccation de 10 % tous les 2 et 4 jours. Les dessiccations de 10 % tous les 4 jours confirment les résultats obtenus par des dessiccations lentes. Ainsi à 5° C, une humidité critique de 40 % favorise la sécrétion de l'épiphragme après 28 jours d'expérience. A 10 et 25° C, *Helix melanostoma* sécrète son épiphragme pour une humidité inférieure à 20 %, après 115 et 152 jours d'expérience. D'autre part, j'ai constaté que les dessiccations trop rapides retardent la formation de l'épiphragme. C'est ainsi qu'à 5° C, 20 % d'humidité et 35 jours d'exposition sont nécessaires à cette sécrétion lorsque la dessiccation est de 10 % tous les 2 jours. De même, les dessiccations brusques ne provoquent pas, en hiver, la formation de l'épiphragme, quelle que soit la température.

2°) Expériences d'été

En été, les variations de température, en atmosphère saturée d'humidité, ne provoquent pas la formation de l'épiphragme d'*Helix melanostoma*. Les animaux maintenus dans un air saturé d'humidi-

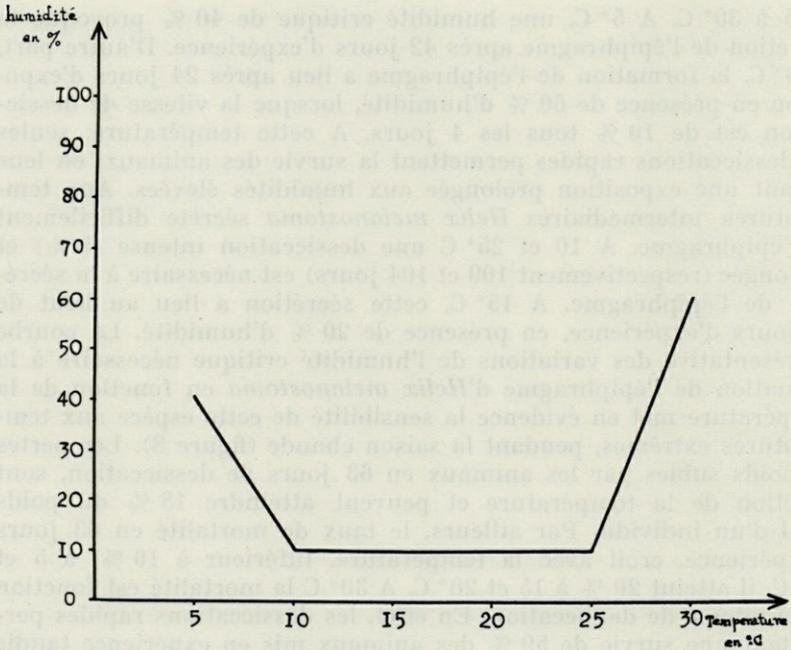


FIG. 8. — Variations de l'humidité critique déterminant la formation de l'épiphragme en fonction de la température chez *Helix melanostoma*. Hiver.

dité, aux différentes températures, y compris 30° C, sont actifs et se nourrissent normalement. A toutes les températures, cette activité se traduit par un accroissement de poids (5,6 % à 5° C; 6 % à 30° C) en 24 jours (fig. 9). La température de 30° C, léthale à

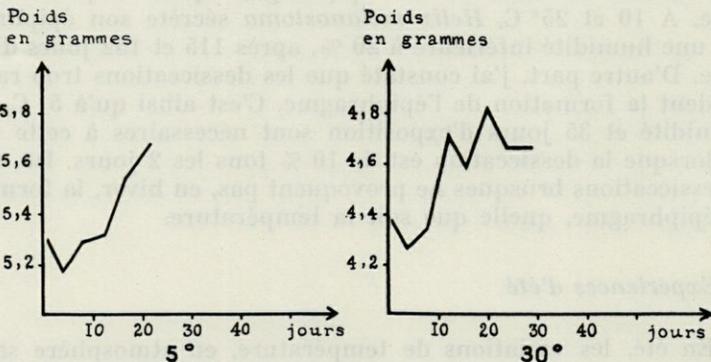


FIG. 9. — Courbes pondérales d'*Helix melanostoma*. Été à 100 % d'hygrométrie.

cette espèce en hiver, est supportée par 90 % des individus, en été, quel que soit le degré d'humidité.

CONCLUSIONS

Le comportement d'*Helix melanostoma* en fonction des variations des facteurs climatiques, s'apparente à celui d'*Eobania vermiculata*. Cette similitude est vérifiée par la comparaison des courbes représentatives des variations de l'humidité critique nécessaire à la formation de l'épiphragme en fonction de la température pour ces deux espèces, en été et en hiver (figs. 6 et 8). En hiver comme en été, la dessiccation progressive favorise la sécrétion de l'épiphragme de ces deux espèces. L'humidité critique responsable de la formation de l'épiphragme est fonction de la température. La formation de l'épiphragme doit être considérée, chez ces deux espèces, comme une réaction aux températures extrêmes d'hiver comme d'été.

III. EXPÉRIENCES SUR *Eobania vermiculata* Müller FORME DE CAMARGUE

1°) Expériences d'hiver

Influence de la température en atmosphère saturée d'humidité

En atmosphère saturée d'humidité, la formation de l'épiphragme n'a pas lieu, quelle que soit la température. La perte de poids des animaux, soumis pendant 60 jours à une température donnée, varie en sens inverse de la température. Cette perte de poids, qui atteint 12,5 % à 5° C, est nulle à 30° C. La mortalité en fin d'expérience ne dépasse pas 5 %.

Influence de l'humidité aux différentes températures constantes

Le comportement de la forme camarguaise d'*Eobania vermiculata* soumise à une dessiccation progressive diffère du comportement de l'espèce type. Cette forme est particulièrement sensible à un abaissement du degré d'humidité de l'air, lorsque la température est égale ou supérieure à 25° C. A 25° comme à 30° C, un simple abaissement de 10 % du degré d'humidité suffit à provoquer la sécrétion de l'épiphragme chez la totalité des animaux, après 14 jours d'expérience. Aux basses températures, par contre, les animaux supportent des dessiccations importantes, sans sécréter leur épiphragme. A 5° comme à 10° C, seule une dessiccation à 20 %

d'humidité permet la formation de l'épiphragme, après 56 jours d'expérience. Ces résultats ont été vérifiés avec des vitesses de dessiccation différentes. Les dessiccations rapides (10 % tous les 2 jours) mettent en évidence l'existence d'un temps minimum nécessaire à la réaction des animaux. A 30° C par exemple, ce minimum de temps est de 10 jours, quelles que soient l'humidité et la vitesse de dessiccation. Au cours des expériences je n'ai jamais observé d'animaux actifs. La perte de poids moyenne subie par un individu garde une valeur à peu près constante pour les températures inférieures à 30° C (8,6 % à 5° C; 11,2 % à 10° C et 9,2 % à 25° C). A 30° C, la formation précoce de l'épiphragme réduit cette perte de poids à 4,9 %. En fin d'expérience, la mortalité de la forme camarguaise d'*Eobania vermiculata* est faible et ne dépasse jamais 3 %, quelle que soit la température. La courbe représentative de l'humidité critique déterminant la sécrétion de l'épiphragme de cette forme, en hiver, est différente de celle de l'espèce type. Cette courbe présente un maximum aux températures de 25 et 30° C (fig. 10).

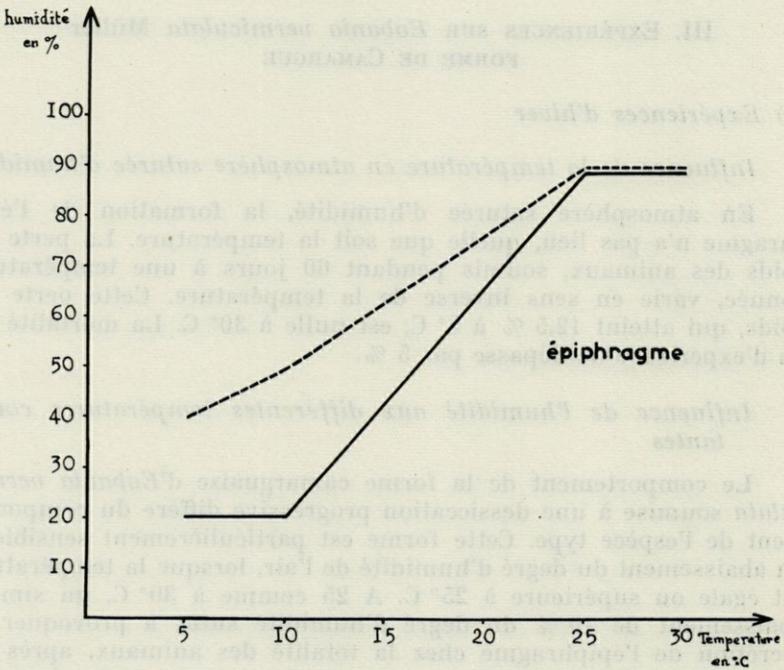


FIG. 10. — Variations de l'humidité critique déterminant la formation de l'épiphragme, en fonction de la température chez *Eobania vermiculata* (Camargue). Vitesse de dessiccation 10 % tous les 7 jours. — Hiver, --- Été.

2°) Expériences d'été

Influence de la température en atmosphère saturée d'humidité

En atmosphère saturée d'humidité, les températures comprises entre 5 et 30° C, ne déterminent pas, en été, la formation de l'épiphragme. Au cours des expériences, je n'ai jamais observé d'animaux actifs pendant la journée. Les variations de poids subies par les animaux pendant les expériences sont faibles et la mortalité ne dépasse jamais 10 %.

Influence de l'humidité aux différentes températures constantes

Les dessiccations progressives ne révèlent pas de différences de réactions aux facteurs physiques défavorables, entre les individus « d'hiver » et ceux « d'été ». Toutefois, on observe, en été, une réaction plus rapide des animaux aux températures de 5 et 10° C. A 5° C, les animaux sécrètent leur épiphragme, après 33 jours d'expérience, en présence de 40 % d'humidité relative, tandis qu'à 10° C, ce résultat est obtenu après 21 jours d'exposition, pour une humidité critique de 50 %. Aux températures élevées (25 et 30° C) les résultats sont identiques à ceux obtenus en hiver. Les pertes de poids subies par les animaux au cours des expériences, sont du même ordre, en été comme en hiver (10 %). Le taux de mortalité, par contre, plus élevé en été qu'en hiver, passe de 3 % (hiver) à 6,6 % (été).

3°) Conclusions

La forme camarguaise d'*Eobania vermiculata* en été comme en hiver n'est pas sensible aux abaissements de température en atmosphère saturée. La dessiccation progressive, par contre, provoque la sécrétion de l'épiphragme à toutes les températures, d'autant plus facilement que la température est plus élevée. L'état hygrométrique critique pour la formation de l'épiphragme augmente avec la température. Cette espèce méditerranéenne très xérophile, réagit aux températures élevées et plus facilement en été qu'en hiver.

CONCLUSIONS

Dans la faune malacologique de Provence, des espèces typiquement méditerranéennes voisinent souvent avec des espèces septentrionales. Les quatre espèces étudiées sont caractéristiques de milieux différents.

— *Helix pomatia* Linné, est une espèce nordique dont la limite méridionale de répartition se situe aux environs d'Orange. On peut cependant la retrouver, plus au Sud, dans les localités élevées des Basses-Alpes et même du Var.

— *Helix aspersa* Müller, commun dans toute la France, est abondant dans le midi.

— *Helix melanostoma* Draparnaud et *Eobania vermiculata* Müller sont des espèces méditerranéennes. La limite septentrionale d'*Eobania vermiculata* se situe dans le département de la Drôme, tandis que celle d'*Helix melanostoma* ne dépasse pas les départements riverains de la mer Méditerranée.

Dans une même espèce, des variétés peuvent présenter des répartitions différentes; c'est le cas de la forme « major » d'*Eobania vermiculata* localisée aux plages et terrains sableux de la Basse-Camargue.

L'étude des conditions écologiques de la formation de l'épiphragme, révèle que cette formation est fonction de la température et de l'humidité de l'air. Cette sécrétion, possible aussi bien en été qu'en hiver, doit être considérée comme une réaction à terme vis à vis des conditions climatiques défavorables. Cependant les variations de comportement saisonnier sont vraisemblablement en relation avec une modification de l'état physiologique des individus.

De plus l'étude comparative des conditions écologiques de la formation de l'épiphragme met en évidence des différences de comportement entre ces quatre espèces et permet de les ranger en trois groupes :

1°) Cas d'*Helix aspersa* Müller. Les individus capturés en Provence de fin octobre à fin mai et maintenus à 100 % d'humidité ne forment leur épiphragme qu'au-dessous d'une température de 5° C après deux semaines d'exposition. Mais une dessiccation ménagée est efficace à toutes températures. Ainsi, les individus soumis à température constante, à un abaissement progressif de l'état hygrométrique, sécrètent leur épiphragme lorsque l'état hygrométrique atteint une valeur critique, d'autant plus basse que la température est plus élevée (80 % à 5° C, 70 % à 10° C et 20 % à 25° C) et au bout d'un temps qui varie dans le même sens que la température (20 jours à 10° C, 100 jours à 25° C). Chez les individus « d'été », capturés de mars à octobre, la formation d'un épiphragme stable ne peut être déclenchée par un simple abaissement de température en atmosphère saturée d'humidité. Par contre, elle peut être obtenue, entre 5 et 20° C, par une dessiccation ménagée jusqu'à la valeur critique de 20 %.

L'état hygrométrique critique déclenchant la sécrétion de l'épiphragme varie donc en sens inverse de la température. La formation de l'épiphragme par dessiccation ménagée se présente donc, chez *Helix aspersa*, comme une réaction de défense aux basses températures, plus facile à déclencher en hiver qu'en été. Un comportement analogue a été observé chez *Helix pomatia*.

2° groupe : Cas d'*Eobania vermiculata* (forme type). En atmosphère saturée, l'épiphragme ne peut être obtenu chez cette espèce qu'aux températures extrêmes de 5° C et 30° C, chez les individus « d'hiver » et seulement à 25 - 30° C chez les individus « d'été ». La dessiccation progressive permet cependant de l'obtenir à toutes les températures intermédiaires, lorsque l'état hygrométrique atteint une valeur critique qui, en fonction de la température, varie en passant par un minimum. La production de l'épiphragme se présente donc chez cette forme comme une réaction de défense vis à vis des températures extrêmes d'hiver ou d'été. *Helix melanostoma* offre un comportement analogue.

3° groupe : Cas d'*Eobania vermiculata* de Camargue. Chez cette forme distincte de la précédente par sa taille et son ornementation et localisée dans la zone sub-littorale autour de la Basse-Camargue, en atmosphère saturée, en été comme en hiver, l'abaissement de température ne détermine aucune réaction. La dessiccation progressive, par contre, provoque l'apparition de l'épiphragme à toute température, d'autant plus facilement que la température est plus élevée : 90 % d'humidité à 25 - 30° C; 20 % à 5 - 10° C, chez les individus « d'hiver », 40 - 50 % à 5 - 10° C chez les individus « d'été ». L'état hygrométrique critique augmente donc avec la température dans toute la marge des températures. Cette forme réagit aux températures élevées et plus facilement en été qu'en hiver.

Les trois figures ci-dessous (fig. 11, A, B, C) représentant les variations de l'humidité critique nécessaire à la formation de l'épiphragme en fonction de la température, montrent que ces trois groupes de formes, dont les habitats naturels sont bien distincts, forment donc leur épiphragme dans des conditions de température et d'humidité très différentes, sous leur état hivernal ou estival. A la dessiccation progressive, *Helix aspersa* et *Helix pomatia*, espèces hygrophiles et septentrionales, réagissent aux basses températures et plus facilement en hiver qu'en été (fig. A). *Eobania vermiculata* et *Helix melanostoma*, espèces xérophiles et méditerranéennes, réagissent aux basses températures comme aux températures élevées (fig. B), aussi bien en hiver qu'en été. *Eobania vermiculata* de Camargue, forme littorale très xérophile, réagit aux températures élevées et plus facilement en été (fig. C).

Il existe donc un parallélisme remarquable entre la répartition géographique de ces espèces et leur comportement physiologique en présence des conditions climatiques défavorables. Pour les espèces nordiques, la sécrétion de l'épiphragme représente une réaction de défense contre les basses températures, tandis que cette

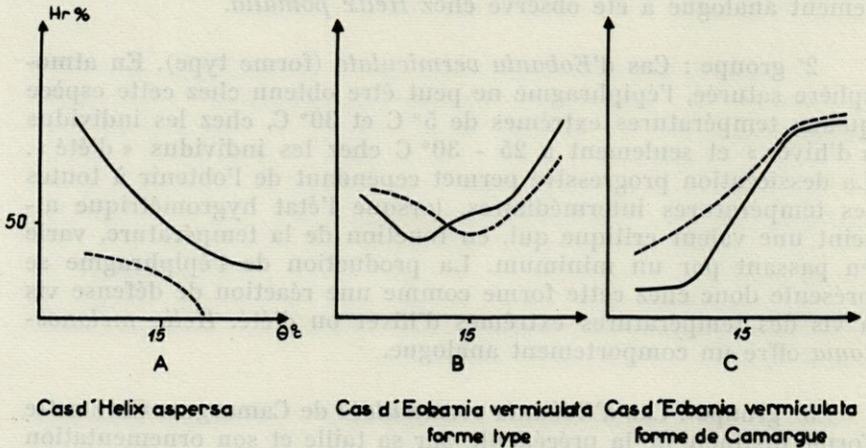


FIG. 11. — Variations de l'humidité critique déterminant la formation de l'épiphragme en fonction de la température. — Hiver, - - - - Eté.

sécrétion est une réaction de défense aux températures élevées chez les espèces méditerranéennes xérophiles. Entre ces deux cas, le comportement d'*Eobania vermiculata* de forme type et celui d'*Helix melanostoma* représente un cas intermédiaire pour lequel la sécrétion de l'épiphragme joue un rôle de défense, en été comme en hiver contre les températures extrêmes.

RÉSUMÉ

La production de l'épiphragme dans les cinq espèces ou formes étudiées se présente comme une réaction à terme à une combinaison définie des conditions de températures et d'états hygrométriques de l'air. Lorsque les individus sont soumis, à température constante, à un abaissement progressif de l'état hygrométrique, l'épiphragme apparaît lorsque l'état hygrométrique atteint une valeur critique qui est fonction de la température.

La réaction de chaque espèce varie en outre régulièrement selon la saison.

Le mode de variation de l'état hygrométrique critique en fonc-

tion de la température permet de répartir les espèces en trois groupes :

- 1°) Groupe comprenant *Helix aspersa* Müller et *Helix pomatia* Linné.
- 2°) Groupe comprenant *Eobania vermiculata* Müller (forme type) et *Helix melanostoma* Draparnaud.
- 3°) Groupe comprenant *Eobania vermiculata* Müller (forme de Camargue).

Ces trois groupes correspondent à des répartitions géographiques différentes.

BIBLIOGRAPHIE

- ARVANITAKI, A., 1932. Sur les variations de la concentration du milieu intérieur chez les Mollusques terrestres. *Journal Physiol. Patho. Géné.*, 30 : 577-592.
- ADAM, 1947. Notes sur les Gastéropodes. Recherches sur la faune malacologique des dunes littorales de la Belgique. *Bull. Mus. Hist. Nat. Belg.*, 23, 27 : 1-26.
- BELLION, M., 1907. *Thèse Sci. Nat.* Lyon.
- BERNARD, A., 1930. Sur la composition minérale de différents *Helix*. *C.R. Soc. Biol.*, 106 : 183-184.
- BLAZKA, 1955. Temperaturadaptation des Gesamtmetabolism bei der Weinbergschnecke *Helix pomatia*. *Zool. Physiol. Tiere*, 65 (4) : 430-438.
- BONAVITA, A. et D. BONAVITA, 1961. Contribution à l'étude écologique d'*Euparypha pisana* Müller des rivages méditerranéens de la Provence. Colloque International d'Ecologie de Naples, juillet 1961.
- BRAND, Th. von, 1934. Der Jahreszyklus von sloffbesland der Weinberg schnecke *Helix pomatia*. *Z. vgl. Physiol.*, 14 : 200-264.
- CLEMENTI, A., 1924. Contributi alla conescenza della pressione osmotica nel organismo invertebrati terrestri. *Atti. R. Acad. dei Lincei*, 33 : 462.
- DAHR, E., 1927. Studien über die Respiration der Landpulmonaten. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd.*, 23 : Nr 10.
- DAMBROVICEANU, 1923. Recherches sur quelques constituants physico-chimiques du sang d'*Helix pomatica*. *C.R. Soc. Biol.*, 89 : 2-10.
- DHERE, Ch. et O. VECEZZI, 1917. Recherches sur l'hélicorubine. *Jour. phys. pathol. gén.*, 17 : 44.
- DUVAL, M., 1927. Sur la concentration moléculaire du sang de l'escargot. Influence de l'état d'activité de l'animal. *C.R. Acad. Sc.*,
- ENGEL, H., 1959. Oekologisch faunistische Studien in Rhône Delta unter besonderer Berücksichtigung der Mollusken. *Bonn. Zool. Beitr.*, 8 : 5-55.
- FISCHER, P., 1853-1854. De l'épiphragme et de sa formation. *Journal Conchy*, IV : 397-403.
- FISCHER, P., 1853-1854. De la respiration chez les Gastéropodes pulmonés terrestres. *Journal Conchy*, : 101.

- FISCHER, P.-H., 1930. Influence des basses températures sur la vie d'*Helix pomatia* L. *C.R. Soc. Biol.*, 105 : 369-371.
- FISCHER, P.-H., 1930. *Thèse de Sc. nat.* Paris.
- FREDERICQ, L., 1931. La distribution géographique d'*Helix aspersa* Müller en Belgique. *Ann. Soc. Roy. Zoo. Bel.*, 62 : 25-29.
- GEBHARDT et E. DUNKEL, 1953. Die Trockenresistenz bei Gehäuseschnecken. *Zool. Jahr.*, 64 (5) : 235.
- GERMAIN, L., 1931. La répartition des Mollusques pulmonés terrestres de la faune française. *C.R. Soc. Biol. géographie*, 8 (65) : 29-33.
- GIARD, A., 1894. L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive. *C.R. Soc. Biol.*, 46 : 497.
- HADDEN, N.G., 1917 : Hibernation of *Succinea elegans*. *Journal Conchy Leeds*, XV : 216.
- HORA, S.L., 1927. Hibernation and aestivation in Gasteropod Molluscs. Introduction pp. 49-50. On the habits of a hibernating species of gasteropod Molluscs from Pashok (Eastern Himalaya). *Rec. Indian Museum*, XXIX : 56-62.
- HOWES, N.-H. et G.-P. WELLES, 1934. The water relations of snails and slugs. I. Weight. rhythms in *Helix pomatia*. *J. Exp. Biol.*, II : 327-343.
- JULLIEN, A. et J. RIPPLINGER, 1953. Action de certains ions sur le maintien ou l'arrêt de l'hibernation chez *Helix pomatia* et extériorisation de l'automatisme cardiaque chez cette même espèce. *Bull. Soc. Hist. Nat. Doubs*, 55 : 34-36.
- KUNKEL, R., 1916. Zur Biologie der Lungenschnecken. *Heidelberg. Carl. Winter*,
- LAWSON, A.-K., 1926. Aestivation of *Helix hortensis*. *Journal Conchy. Leeds*, XVIII : 10.
- LECOQ, 1851. Note sur les mœurs de l'*Helix tristis* Pfeiffer. *Journal de Conchy*, 2 : 146.
- LUSTIG, B., T. ERNST, et E. REUSS, 1937. Blood magnesium, hibernating *Helix*. *Biochem. Ztsch.*, 290 : 95-98.
- MEYER, P. et M.-A. THIBAUDET, 1937. Les modifications du milieu intérieur pendant l'hibernation et l'estivation des Hélicides. *C.R. Soc. Biol.*, 124 : 185-187.
- MEYER, P. et M.-A. THIBAUDET, 1937. Les variations de poids pendant l'hibernation et l'estivation des Hélicides. *C.R. Soc. Biol.*, 124 : 182-185.
- NITZESCU, I.-I. et I. COSMA, 1927. La courbe de dissociation du CO₂ dans le liquide circulant d'*Helix pomatia*. *C.R. Soc. de Biol.* : 1100.
- PORA, E., 1945. Contribuții la Studiul Chimismului intern de la *Helix pomatia* L. în timpul unui an și legătura acestuia cu factorii climatici Externi. *Analele Academiei Române Mem. Sect. Științ.* (III), XX (9).
- PRASHAD, B., 1925. Respiration of Gasteropod Molluscs. *Proc. Twelfth Indian Sci. Congr.* : 126-143.
- PRENANT, M., 1924. Contribution à l'étude cytologique du calcaire. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 58 : 3.
- PUSSWALD, A.-W., 1948. Beiträge zum Wasserhaushalt der Pulmonaten. *Z. Vgl. Physiol.*, 31 : 227-248.
- SACCHI, C.F., 1954. Contributo alla conoscenza dei popolamenti delle piccole isole mediterranee. *Boll. Zool.*, XXI (I) : 1-40.

- SACCHI, C.F., 1957. Relazioni tra superficie insulare e mole corporea in *Eobania vermiculata* (Müll.) dell'Archipelago Toscano. *Boll. Zool.*, 24 : 1-8.
- SHELFORD, V.E., 1913. Modification of the behaviour of land animals by contact with air of high evaporation power. *Journ. Animal Behav.*, Boston, IV : 31-49.
- SOLOMON, M.-E., 1945. The use of cobalt salts as indicators of humidity and moisture. *Ann. Appl. Biol.*, 32 : 75-85.
- SOLOMON, M.-E., 1951. Control of humidity with potassium hydroxyde, sulfuric acid or other solutions. *Bull. ent. Res.*, 42 : 553-554.
- SOYER, B., 1957. Etude statistique des groupements d'animaux dans les associations végétales des environs de Marseille. III. Les Gastéropodes exceptés les Arionidés et les Limacidés. *Vie et Milieu*, 8 : 235-242.
- STEPENS, T.C., 1918. Concerted behaviour of terrestrial molluscs. *Science N.-Y.*, LXVII : 271.
- WAGGE, L.-E., 1952. Quantitative studies of calcium metabolism in *Helix aspersa*. *Journal Exp. Zool.*, 120 : 311-342.
- WAELE, A. DE, 1929. Influence de l'anhydride carbonique sur le réveil printanier de l'escargot. *Bull. Acad. Roy. de Belgique, Cl. des Sc.*, (15), 5 : 448.

