Le comportement des Limnées tronquées
Lymnaea (Galba) truncatula Müller
saines ou infestées par *Fasciola hepatica* L.
en présence de leurs prédateurs

par D. RONDELAUD

Laboratoire de Biologie animale (P^r R. SOURIE), Faculté des Sciences,
F 87060 Limoges Cedex

et Laboratoire d'Histologie-Embryologie-Cytogénétique (P^r D. BARTHE),
Faculté de Médecine, F 87032 Limoges Cedex.

Résumé.

Etude expérimentale du comportement des Limnées tronquées en présence de prédateurs terrestres et aquatiques.

La présence des prédateurs modifie le rythme journalier lié à l'amphibiose des Limnées saines. Dans le cas d'habitats semi-immergés, *Zonitoides nitidus*, prédateur terrestre, provoque une immersion progressive des Limnées survivantes ; par contre ces dernières présentent une fuite vers des zones plus sèches lorsqu'il s'agit des mêmes prédateurs dans des habitats en dessèchement ou encore de prédateurs aquatiques.

Les Mollusques parasités (phase E 1) présentent les mêmes réactions de comportement en présence des prédateurs, mais ces dernières sont plus limitées dans l'amplitude des déplacements.

Summary.

The behaviour of *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller non- or infested by *Fasciola hepatica* L. in the presence of predators.

Experimental study of behaviour of *Lymnaea truncatula* in the presence of terrestrial or aquatic predators.

Reçu le 26 juillet 1977.

The presence of predators disturbs the daily rhythm connected with amphibious condition of non-infested snails. In half-immersed habitats, *Zonitoides nitidus*, terrestrial predator, produces a progressive immersion of surviving snails; but the latter run away to dry zones in drying habitats or with aquatic predators.

The infested snails (phasis E1) present the same reactions of behaviour in presence of predators, but the reactions are more limited.

La généralisation d'une technique de lutte biologique par prédation nécessite une connaissance précise des réactions des proies en présence de leurs prédateurs.

Dans plusieurs notes antérieures (1974 c et d), nous avons décrit le comportement amphibie quotidien de Limnées tronquées saines ou infestées par les formes larvaires de *Fasciola hepatica*.

Le travail présent porte sur les modifications de comportement de ces mêmes Limnées en présence de prédateurs, soit terrestres : *Zonitoides nitidus*, soit aquatiques : Physes, Dytiques adultes.

Les observations et les résultats proviennent d'expériences de laboratoire et de l'application des divers procédés de lutte biologique sur le terrain (1975, 1976, 1977 a et b).

Résumé des résultats antérieurs (1974 c et d)

Les Limnées tronquées saines présentent au laboratoire des migrations quotidiennes caractérisées par une courte période d'immersion diurne et par des déplacements en zone émergée pour le reste de la journée. Dans la nature, ce phénomène migratoire se poursuit jusqu'au dessèchement estival des habitats. Lors de leur remise en eau, les Limnées effectuent pendant quelques jours les migrations en sens inverse, c'est-à-dire ne présentent qu'une courte période d'émersion diurne. Le retour à des conditions normales de déplacements journaliers se produit entre 3 et 11 jours en moyenne.

A l'approche de l'hiver, les Mollusques — tout en conservant la même amplitude de migrations — s'immergent de plus en plus. La fin de l'hibernation est caractérisée par une reprise des migrations en sens inverse comme précédemment, mais avec un retour aux conditions normales très lent.

Ces migrations sont passagèrement interrompues par des périodes de repos. Ces dernières correspondent à une immobilité complète avec le pied rétracté ou à un simple changement d'orientation sur place ou à de très faibles déplacements (moins de 2 mm en 30 minutes). Dans les conditions standard du laboratoire, les périodes de repos sont surtout nocturnes avec une durée allant de 2 à 4 heures.

Les Limnées parasitées en phase E1 (1974 a) présentent des migrations d'amplitude plus faible. Les cycles d'activité journalière sont identiques, mais avec des durées de repos plus longues ; les distances moyennes parcourues par jour sont plus réduites.

Le comportement de *Lymnaea truncatula* en présence d'un prédateur terrestre : *Zonitoides nitidus*. Étude expérimentale

I. — Protocole expérimental.

Les expériences se déroulent dans des bacs d'élevage (1974 b). Chaque bac présente une surface de 0,5 m² avec de nombreuses buttes de 4-5 cm de hauteur et une rigole centrale. Les conditions d'élevage sont les suivantes : température de 20° ± 1 °C, éclairage artificiel de 12 heures diurnes avec une intensité de 3 000 lux permettant la pousse des algues, oxygénation artificielle lorsque les habitats sont semi-immergés.

Les Limnées récoltées dans la nature sont mises en stabulation pendant 8 jours afin de faciliter l'adaptation des Mollusques aux conditions constantes du laboratoire à 20 °C. Au premier jour d'expérience, les Limnées de 4 à 6 mm de hauteur sont mises en place à raison de 25 par bac. Chaque expérience porte sur 5 bacs d'élevage ; l'un d'entre eux sert de témoin et ne reçoit donc pas de prédateurs.

Les expériences ont porté séparément sur des contingents de Limnées saines et de Limnées parasitées. Ces dernières, préalablement infestées par 1 à 3 miracidiums, sont utilisées en phase parasitaire E1, c'est-à-dire au bout de 42 jours d'infestation.

Les prédateurs sont introduits à raison de 5 par bac. Dès que l'effectif des proies est réduit de 80 % environ, tous les prédateurs sont retirés.

Les observations ont concerné :

— des milieux semi-immergés avec rigole médiane à niveau d'eau maintenue constante ;

— des milieux en voie de dessèchement.

Nous avons noté :

— les positions individuelles permettant de déterminer l'amplitude et le sens des migrations sur 3 zones définies comme suit :

- zone I : émergée humide,
- zone II : boueuse avec une largeur de 2 cm dans le cas de nos bacs,
- zone III : immergée.

— les durées d'immersion dans le cas des habitats semi-immergés ;

— les lieux et durées des repos nocturnes.

II. — Réactions des Limnées à l'attaque des prédateurs.

Les observations au laboratoire et sur le terrain de 1973 à 1976 révèlent divers types de réactions chez les Limnées convoitées par *Zonitoides* :

— une rétraction du corps dans la coquille pour 61 % d'entre elles. Cette réaction est fréquente sur les zones émergées humides ;

— une obstruction brusque de la coquille par adhérence au substrat pour 22 % des proies. Si le prédateur persiste, les 3/4 d'entre elles sont consommées ;

— un mouvement brusque de déplacement dans 14 % des cas. La distance parcourue est faible (0,5-5 mm) ;

— des déplacements longs atteignant parfois 12 cm en 5 minutes sur sol boueux pour 3 % des Limnées.

Ces deux derniers types de réactions s'observent en zone boueuse.

Les Limnées fixées au sol — en immobilité permanente — ne sont pas inquiétées par *Zonitoides nitidus*.

Les investigations récentes permettent de préciser ces mêmes résultats.

III. — Cas des habitats semi-immergés (fig. 1 et 2).

1. — *Limnées saines*.

— L'introduction de *Zonitoides* provoque une perturbation du phénomène migratoire ; cependant ce dernier persiste. La zone I est désertée à partir du 6^e jour d'expérience. La diminution plus lente des effectifs sur la zone II s'accompagne d'une augmentation de ceux-ci dans la rigole centrale (zone III).

— La suppression des prédateurs au 11^e jour se traduit par des effets inverses de ceux énumérés précédemment. Les Limnées survivantes colonisent préférentiellement la zone I ; puis il se produit un retour à des conditions normales de migrations à partir du 15^e jour (fig. 1 A).

— Sous l'influence des *Zonitoides*, la durée moyenne d'immersion des Limnées augmente progressivement jusqu'à l'immersion totale (fig. 1 C). Dans le cadre de nos expériences, la plupart des survivantes présentent une durée totale d'immersion allant de 36 à 60 heures (fig. 2 A).

— Le repos nocturne des Limnées (fig. 2 B) s'effectue sur des lieux dont la hauteur par rapport au niveau de l'eau diminue régulièrement jusqu'au 11^e jour ; par la suite, nous retrouvons les conditions du départ de l'expérience.

— De même la durée de ces repos diminue jusqu'au 9^e jour ; mais la plupart des animaux observés durant les 7^e et 9^e jours présentent de brefs repos diurnes compensateurs (5 à 30 minutes). L'immersion totale des Limnées provoque un allongement net des durées. Après la disparition des prédateurs, les durées redeviennent normales, mais certains animaux situés en zone I présentent des repos nocturnes atteignant parfois 6 heures en durée (fig. 2 C).

FIG. 1. — Le comportement de Limnées tronquées saines en présence de *Zonitoides nitidus* dans des habitats semi-immergés.

— La distribution des Limnées sur les 3 zones après introduction (Intr.) et disparition (Disp.) des prédateurs (A).

— Les nombres de proies consommées (B).

— Les durées moyennes d'immersion (C). Les points isolés ne correspondent qu'à un seul individu.

Nous n'avons pas trouvé de variations nettes dans les distances journalières parcourues par les Limnées expérimentées.

2. — *Limnées parasitées.*

— Elles présentent des modifications d'amplitude migratoire et des durées d'immersion identiques à celle des Mollusques sains (résultats partiellement représentés).

FIG. 2. — Le comportement de *Limnées troncées* en présence de *Zonitoides nitidus* dans des habitats semi-immergés.

— Les durées d'immersion totale (A). Les durées inférieures ou égales à 24 heures ne sont pas indiquées.

— Les hauteurs des zones de repos nocturne (B) et les durées de ces repos (C). Les points isolés ne correspondent qu'à un seul individu.

— Les hauteurs des zones à repos nocturne suivent la même évolution que celles des animaux sains, avec cependant un décalage déjà signalé (1974 c) par rapport à ces derniers (fig. 2 B).

— Les résultats portant sur les durées de ces repos montrent une grande dispersion. Si 50 % des individus parasités suivent l'évolution décrite précédemment pour les Limnées saines, il persiste toujours des animaux à très longue durée de repos nocturne.

IV. — Cas des habitats en dessèchement.

Chaque bac est mis en dessèchement au premier jour d'expérience et les prédateurs ne sont introduits qu'au 3^e jour lorsque les Limnées abandonnent les buttes et se rassemblent au fond de la rigole. L'expérience s'arrête lors de la formation de la première fente de rétraction. De la figure 3 nous pouvons dégager les remarques suivantes :

1. — *Limnées saines.*

— L'impact de *Zonitoides* sur ces dernières se traduit par la fuite de certaines d'entre elles vers les zones II et I à partir du 4^e jour. Dès le 6^e jour, nous observons sur la zone I et les parois des bacs des Limnées en immobilité permanente avec rétraction du corps dans la coquille : ce phénomène est maximal entre les 7^e et 9^e jours d'expérience (fig. 3 A). Les bacs témoins dépourvus de prédateurs ne montrent pas l'existence d'un tel phénomène, toutes les Limnées restant rassemblées au fond des rigoles.

— Le dessèchement des rigoles permet cependant une certaine limitation de la prédation et par suite la survie de quelques Limnées (1 à 3 par expérience).

— Dans le cas des bacs avec prédateurs, les animaux en fuite effectuent leur repos nocturne sur des zones de plus en plus hautes (fig. 3 C).

— L'impact des prédateurs provoque une diminution nette des durées de ces repos au 5^e jour. À partir du 7^e jour, on note une dispersion des résultats due au fait que les repos augmentent en nombre et en durée lorsque les Limnées se déplacent sur des zones de plus en plus sèches (fig. 3 D).

Les Limnées en fuite se fixent parfois sur des tiges de plantes à des hauteurs variant entre 1 et 4 cm par rapport au niveau du sol.

2. — *Limnées parasitées.*

— Quelques-unes d'entre elles se rencontrent dans la zone II (fig. 3 A), mais nous ne notons pas la présence d'animaux en immobilité permanente sur les zones I et II après fuite des rigoles. Les seuls individus retrouvés vivants (5 sur 200 individus au départ) proviennent du dessèchement des rigoles, lequel stoppe l'action des prédateurs.

— Les zones où s'effectue le repos nocturne ne montrent pas de variations de hauteur (fig. 3 C).

— Les durées de ces repos montrent aussi une grande dispersion comme pour la figure 2 C. Nous retrouvons une réduction des temps de repos nocturne au 5^e jour d'expérience (fig. 3 D).

FIG. 3. — Le comportement de *Limnæa stagnalis* en présence de *Zonitoides nitidus* dans des habitats en dessèchement.

— La distribution des *Limnæa* sur les zones I et II après introduction des prédateurs (A) (*: animaux en immobilité permanente).

— Les nombres de proies consommées (B).

— Les hauteurs des zones de repos nocturne (C) et les durées de ces repos (D). Les points isolés ne correspondent qu'à un seul individu.

— LMH: limite maximale d'humidité.

Le comportement de *Lymnaea truncatula* en présence de prédateurs aquatiques.

Deux types de prédateurs ont été retenus :

— *Physa acuta* : ce Mollusque Pulmoné consomme en été des individus appartenant à sa propre espèce ou à d'autres espèces de Mollusques. Son action prédatrice est faible.

— *Dytiscus dimidiatus* et *D. marginalis* adultes (Insectes Coléoptères).

Les expériences ont lieu dans les bacs déjà décrits (1974 *b*) avec des rigoles remplies d'eau. Au premier jour d'expérience, 25 Limnées adultes récoltées dans leurs habitats naturels en estivation et 5 Physes ou un seul Dytique sont introduits dans chaque bac. Chaque expérience porte sur 5 bacs dont l'un est dépourvu de prédateurs et sert de témoin. Tous les prédateurs sont enlevés au 7^e jour.

Les observations portent :

— sur la position des Limnées au niveau des 3 zones définies antérieurement. Les relevés sont effectués toutes les 6 heures. Nous notons aussi les nombres de proies consommées ;

— sur les durées d'immersion après la consommation des premières proies par les prédateurs ainsi que celles après réimmersion forcée de Limnées déjà émergées.

Les résultats sont transcrits sur la figure 4 et ne concernent que des Limnées saines :

— La consommation de plusieurs proies par un Dytique est suivie de l'émergence rapide des Limnées survivantes qui gagnent les zones I et II et s'immobilisent en zone sèche avec rétraction du corps (fig. 4 *A*).

— Ce phénomène est moins net chez les Limnées soumises aux Physes. L'émergence est plus progressive et augmente quantitativement lorsqu'une deuxième proie est consommée (fig. 4 *B*).

— L'immersion renouvelée de Limnées déjà émergées s'accompagne d'une diminution des temps d'immersion (fig. 4 *C*).

L'émergence trop rapide des Limnées en présence de ces prédateurs ne permet pas de mesurer les durées de leurs repos nocturnes.

L'immersion de Limnées parasitées en phase E (1974 *a*) provoque la sortie journalière et régulière des cercaires (Euzéby, 1971). L'observation suivie du lot de Limnées a fourni les résultats suivants :

— 14 % des individus sont morts naturellement dans les trois premiers jours d'expérience (8 % d'entre eux ont servi de nourriture aux prédateurs) ;

— 11 % sont consommées en plus activement par les mêmes prédateurs durant le même laps de temps ;

— 16 % présentent le même comportement que celui des Limnées saines, c'est-à-dire une émergence assez rapide ;

FIG. 4. — Le comportement de Limnées tronquées saines en présence de prédateurs aquatiques.

— La distribution des Limnées sur les zones I et II pour un seul bac (A : avec un seul *Dytiscus* ; B : avec *Physa acuta*).

— Les durées d'immersion de Limnées s'émergeant pour la première fois et réimmergées 4 fois de suite (C). Les points isolés ne correspondent qu'à un seul individu.

— enfin 59 % présentent une émergence très lente, progressive et n'affectant les animaux qu'individuellement malgré la consommation de certains d'entre eux. Les durées d'immersion varient de 18 à 119 heures.

Nous n'avons pas noté de Limnées en immobilité permanente.

Si on enlève les prédateurs au 7^e jour, les Mollusques sains ou parasités présentent un retour très lent (entre 4 et 9 jours de durée) à une distribution normale des effectifs sur les 3 zones.

Discussion

L'ensemble des résultats présentés ci-dessus permet de dégager les conclusions suivantes :

— La présence de prédateurs modifie le rythme journalier lié à l'amphibiose des Limnées tronquées. Dans le cas d'habitats semi-immergés, l'impact de *Zonitoides* entraîne une immersion progressive des Mollusques survivants. Les proies présentent au contraire une fuite vers des zones plus sèches lorsqu'il s'agit des mêmes prédateurs dans des habitats en dessèchement ou encore de prédateurs aquatiques.

— En présence des prédateurs terrestres, la durée du repos nocturne des Limnées se réduit, mais se trouve en partie compensée.

— La disparition des prédateurs provoque — dans le cas des habitats semi-immergés — un retour à des conditions normales de migrations pour les Limnées survivantes.

— Les Limnées parasitées en phase E1 présentent les mêmes réactions de comportement que les Mollusques sains en présence des prédateurs, mais leurs réactions sont plus limitées.

En résumé, nous avancerons les propositions suivantes :

— Dans le cas de prédateurs terrestres, les modifications des migrations et de l'activité des Limnées survivantes témoignent d'une adaptation de comportement qui irait en augmentant au fur et à mesure de contacts répétés. Dans le cadre de nos expériences, cette adaptation serait générale et ne toucherait pas certains types privilégiés de Limnées saines ; par contre le parasitisme réduirait les effets de cette adaptation.

Cette dernière ne serait pas induite par la présence d'une espèce particulière de prédateur. En effet, les mêmes réactions de comportement se produisent avec *Oxychilus draparnaudi* et *Aegopinella epi. epipedostoma*.

— Dans le cas de prédateurs aquatiques, il faut invoquer la présence d'un facteur lié à l'immersion, puisque la réimmersion de Limnées déjà émergées entraîne une réduction nette des temps d'immersion. Ce facteur proviendrait certainement de la consommation des proies. Notons cependant qu'en eau légèrement courante, la répétition des expériences ne provoque que faiblement l'émersion des Limnées survivantes.

En présence de prédateurs aquatiques, certaines espèces de Lymnaeidae (*L. glabra*...) présentent le même comportement que celui décrit pour *Lymnaea truncatula*. La généralisation des résultats obtenus ne peut se faire sans une étude préalable de l'amphibiose plus ou moins développée de ces espèces. Nous nous proposons d'approfondir ces données dans un travail ultérieur.

Bibliographie

- EUZEBY (J.), 1971. — Les maladies vermineuses des animaux domestiques et leurs incidences sur la pathologie humaine. Tome II : *Maladies dues aux Plathelminthes Trematodes*. Livre 1. Vigot frères, édit., Paris, 798 p.
- RONDELAUD (D.), 1974 a. — L'évolution des rédies de *Fasciola hepatica* L. chez *Galba truncatula* Müller en Limousin. *Rev. Med. vet.*, 125, 237-250.
- RONDELAUD (D.), 1974 b. — Recherches sur l'influence de quelques facteurs physiques sur les migrations quotidiennes de *Galba truncatula* Müller. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 49, 417-425.
- RONDELAUD (D.), 1974 c. — Le cycle journalier d'activité de *Galba truncatula* Müller et sa relation avec le parasitisme. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 49, 427-434.
- RONDELAUD (D.), 1975. — La prédation de *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller par *Zonitoides nitidus* Müller, moyen de lutte biologique. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 50, 55-61.
- RONDELAUD (D.), 1976. — L'intérêt d'une association de Mollusques Zonitidae dans le contrôle biologique de *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller sur terrains siliceux et calcaires. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 51, 41-49.
- RONDELAUD (D.), 1977 a. — Les aptitudes malacophages de quelques Mollusques Zonitidae et leur intérêt dans le contrôle biologique de *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 52, 411-420.
- RONDELAUD (D.), 1977 b. — Résultats et problèmes posés par l'introduction de Mollusques Zonitidae dans quelques biotopes à Limnées tronquées en Indre et Haute-Vienne. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 52, 521-530.
- RONDELAUD (D.) et VINCENT (M.), 1974 d. — Etude des migrations quotidiennes chez les Limnées tronquées (*Galba truncatula* Müller) saines et parasitées par *Fasciola hepatica* L. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 49, 411-416.
-