

Drilus flavescens FOURCROY, *prédateur d'escargots*

(Coléoptère, Drilidae)

par Noël MAGIS

Les coquilles vides de Gastéropodes terrestres hébergent une faune très variée de petits invertébrés. Dans certaines biocoenoses, elles représentent une niche écologique de première importance. C'est ainsi qu'en Camargue, où les pierres sont particulièrement rares, ce sont les excréments desséchés des taureaux et les coquilles de Mollusques morts qui, principalement, sont utilisés comme refuge par les Arthropodes de ce milieu (BIGOT, 1957).

Certains insectes ne se contentent pas d'habiter ces coquilles vides mais peuvent également, soit au stade larvaire, soit à l'état adulte, faire leurs proies des Mollusques eux-mêmes. Parmi les Coléoptères, on cite le plus souvent divers adultes de la famille des Silphiidae (*Aclypea* REITTER, *Phosphuga* LEACH) ainsi que les larves de nombreux Lampyridae. Certaines de celles-ci, devenues secondairement aquatiques, ont néanmoins conservé les spécialisations alimentaires des Lampyridae terrestres et s'attaquent aux Mollusques d'eau douce (OKADA, 1928).

L'intérêt particulier qui s'attache aux larves de *Drilus flavescens* réside en ce que leur comportement réunit les deux tendances précédentes. Outre qu'elles attaquent et dévorent des escargots, elles colonisent simultanément les coquilles de leurs proies pour y muer et s'y métamorphoser. Aux particularités éthologiques du *Drilus* s'en ajoutent d'autres, intéressant des aspects importants de la biologie des Coléoptères.

1. — Le dimorphisme sexuel.

En décrivant sous le nom de *Cochleoctonus vorax* « un insecte dont la larve attaque *Helix nemoralis* », MIELZINSKY (1824) hésitait beaucoup sur la position qu'il devait lui attribuer dans la classification. LATREILLE (1824), à qui le mémoire fut soumis, y voyait un Coléoptère voisin des Lampyrides, mais conseillait à l'auteur de poursuivre ses recherches sur l'animal. DESMAREST (1824) répondit le premier

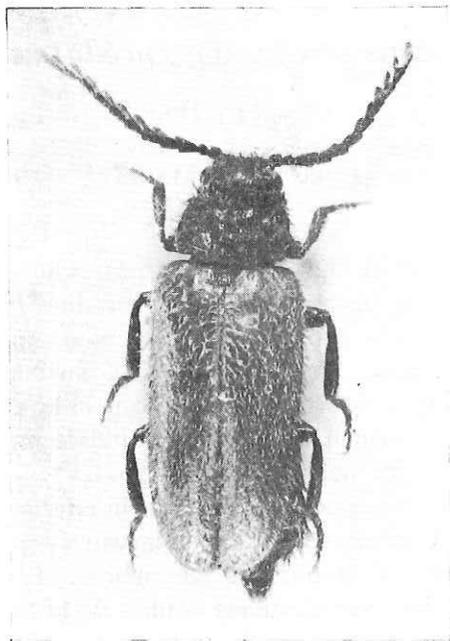


FIG. 1. — *Drilus flavescens* FOURCROY, mâle de 8 mm de long.

à ce souhait et donna réponse à plusieurs questions laissées initialement en suspens.

Par dissection, il acquit d'abord la preuve que tous les insectes auxquels s'appliquait la diagnose du *Cochleoctonus*, étaient des femelles. Ensuite, il observa « un Cochléoctone accouplé avec un Insecte d'un volume quinze fois moindre que le sien ». Frappé par les différences de taille et de forme, DESMAREST s'entoura de précautions remarquablement rigoureuses pour s'assurer de la spécificité de cet accouplement. Il dut se rendre à l'évidence : ce petit insecte, qu'il identifiait sans hésitation au *Drilus flavescens*, était bien le mâle du *Cochleoctonus vorax*. L'examen, même sommaire, des fig. 1 et 2, permet aisément de comprendre et d'excuser une méprise qui a dû se reproduire plus d'une fois dans l'incognito des cabinets d'entomologie.

La femelle mérite indiscutablement la qualification de larviforme puisque les signes extérieurs de la métamorphose se limitent presque exclusivement aux pattes et aux antennes. Les femelles de *Lampyris noctiluca* L. et de *Phausis splendidula* L. sont également larviformes. Le thorax de ces Lampyrides porte cependant des rudiments d'ély-

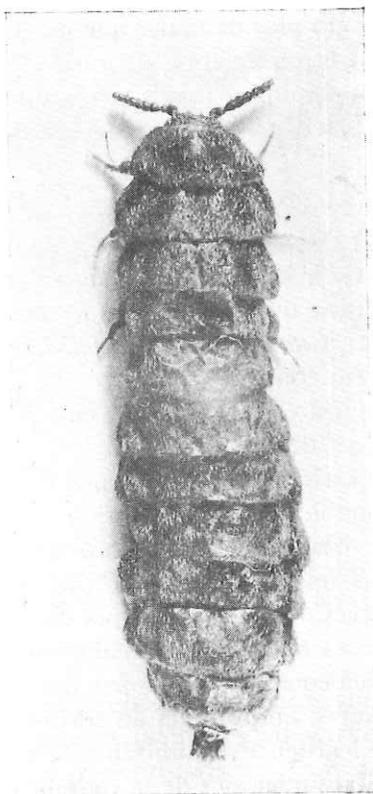


FIG. 2. — Femelle de la même espèce longue de 16 mm. Le segment génital légèrement sorti est partiellement visible à l'extrémité de l'abdomen.

tres et des moignons d'ailes dont on ne retrouve aucune trace chez *Drilus*. On peut dire, à ce titre, que la femelle du dernier est encore « plus larve » (ou « moins adulte ») que celle des Lampyrides. La convergence anatomique y est, par conséquent, encore plus achevée (1).

Le mâle, comme celui des Lampyridae, est un imago à part entière. Il est d'autant mieux l'image de son espèce que son activité diurne, sa faculté de vol et son attirance vers les fleurs, le rendent, beaucoup plus que la femelle rivée au sol, vulnérable aux filets des entomologistes. Le comportement très différent des deux sexes

(1) Les femelles des différents *Drilus*, comme celles d'autres Drilidae (*Malacogaster* BASSI, *Selasia* CASTELNAU) sont construites sur un plan morphologique absolument semblable.

explique pourquoi les collections, même spécialisées, renferment régulièrement beaucoup plus de mâles que de femelles et donnent une idée absolument erronée du « sex ratio » (1).

Les tableaux dichotomiques usuels permettent aisément d'identifier *Drilus flavescens*, en dépit d'une assez large variation de taille (2).

2. — Exigence ou tolérance vis-à-vis des proies?

D'après les renseignements bibliographiques, les larves de *D. flavescens* ont été trouvées dans les coquilles de divers *Helix* (dont l'Escargot de Bourgogne), *Cepea*, *Hyalina*, *Monacha*, *Hygromia* et *Helicella*. Cet éclectisme est entièrement corroboré par les observations de CRAWSHAY (1903) qui a élevé une larve en lui donnant successivement plusieurs espèces de Gastéropodes.

Cette tolérance n'exclurait pas l'existence de préférences alimentaires. Telle est, semble-t-il, la conclusion des travaux de CROS (1926) sur l'espèce voisine *D. mauritanicus*. Dans certaines régions d'Algérie, c'est dans les coquilles d'un *Cyclostoma* que l'auteur a trouvé le plus de larves. Dans les biotopes où ce mollusque fait défaut, *Drilus* s'attaque au *Rumina decollata* alors que les *Helix* abondent et, bien plus, sont facilement acceptés par des larves captives.

Les données suivantes, empruntées au travail déjà cité de CRAWSHAY, démontrent l'existence indubitable d'un rapport entre la taille de la larve et les dimensions de la coquille attaquée.

longueurs successives d'une même larve	plus grand diamètre des coquilles
± 8 mm	8 mm (<i>Helix virgata</i>)
± 10 mm (après hivernage)	8 mm (<i>H. aspersa</i>)
± 13 mm	28 mm (id.)
± 21 mm	25 mm (id.)

L'observation directe du comportement d'attaque des larves (cf. 3 ci-dessous) confirme entièrement le rapport entre la taille du prédateur et celle de sa proie.

En conclusion, les connaissances acquises montrent que la prédation des larves du *Drilus* n'implique aucune spécificité alimentaire. Cette tolérance n'exclut pourtant pas la possibilité d'un tri dans les populations disponibles. Ce choix dépendrait de plusieurs facteurs, les uns mécaniques (rapport entre la taille de la larve et du mollus-

(1) L'inventaire des matériaux conservés à l'Institut royal des Sciences Naturelles donne pour la Belgique, un total de 83 ♂♂ et 2 ♀♀ ! (MAGIS, 1954).

(2) J'émetts l'hypothèse que cette variabilité individuelle prononcée est d'origine trophique, corrélative des antécédents larvaires des individus (cf. 5° ci-après).

FIG. 3. —
La torsion céphalique

que), les tactisme) riteraien préciser

Le cor par MIE

La lar telle ren et à s'y culer pa conditio

Lorsq coquille de la p choix d quer qu et la ta quête d

renferment
et donnent

ent d'iden-
de taille ().

ies?

s de *D. fla-*
(dont l'Es-
et *Helicella*.
rvations de
successive-

ces alimen-
x de CROS
nes régions
l'auteur a
que fait dé-
ix abondent
otives.

é de CRAW-
rt entre la
e.

s coquilles

larves (cf.
ille du pré-

e la préda-
alimentaire.
tri dans les
rs facteurs,
du mollus-

ces Naturelles

d'origine tro-

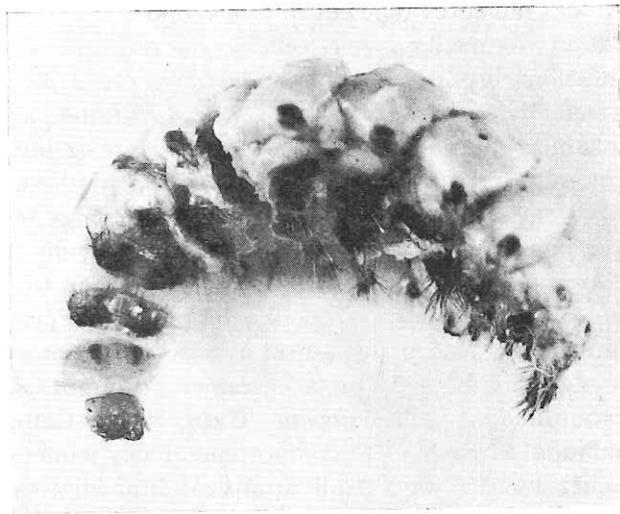


FIG. 3. — Larve active (long. 20 mm) extraite d'une coquille de *Cepaea nemoralis* (LINNÉ). La torsion de l'animal reflète sa position dans la coquille. Notez spécialement la capsule céphalique fortement scérifiée, les mandibules acérées ainsi que les pinceaux de poils latéro-dorsaux.

que), les autres physiologiques (préférences alimentaires et chimio-tactisme). Des expériences planifiées au sens de la statistique mériteraient cependant d'être entreprises dans le but de contrôler et de préciser les conditions de ce choix.

3. — La chasse proprement dite

Le comportement de chasse de la larve de *D. flavescens* a été décrit par MIELZINSKY (1824) et CRAWSHAY (1903). En voici l'essentiel.

La larve ne paraît pas attaquer un escargot errant. Lorsqu'une telle rencontre se produit, l'insecte se borne à grimper sur la coquille et à s'y fixer à l'aide de son pygopode, la larve se laisse ainsi véhiculer par l'escargot. L'inactivité du mollusque constituerait donc une condition indispensable et préalable au déclenchement de l'attaque.

Lorsqu'elle trouve un escargot au repos, la larve se hisse sur sa coquille et en inspecte soigneusement l'ouverture pour s'assurer de la présence d'un occupant. C'est ici qu'intervient la notion de choix dont il a déjà été question. CRAWSHAY fait en effet remarquer que s'il existe une disproportion entre l'ouverture de la coquille et la taille de la larve, cette dernière délaisse l'escargot et se met en quête d'une autre proie.

C'est par des morsures répétées que le *Drilus* tue l'escargot. Les réactions de la victime sont vives, elle secrète un mucus abondant et ses contorsions brutales peuvent forcer la larve à lâcher prise, parfois de façon définitive. La blessure subie n'entraîne pas automatiquement la mort du mollusque. En cas de réussite, la larve dévore entièrement sa proie en pénétrant progressivement dans la spire.

CRAWSHAY a également analysé les manœuvres employées par la larve pour amener l'escargot dans un endroit où elle puisse le cacher, lorsque la proie a été découverte en un lieu trop exposé. Dans ce but, à l'aide de son pygopode, elle prend solidement appui sur la coquille puis, s'agrippant au sol avec ses pattes et ses mandibules, elle s'arc-boute de façon à entraîner l'escargot. La même tactique est utilisée par *D. mauritanicus* (CROS, 1926). Cette réaction de dissimulation caractérise le comportement des jeunes larves et disparaît chez les plus âgées qui attaquent immédiatement leurs proies, quel que soit l'endroit où elles l'ont trouvées.

Pour être complet, on ajoutera que l'opercule ou l'épiphragme qui obture temporairement les coquilles ne constitue pas une protection absolue contre le prédateur. Par un travail de sape, qui peut s'étendre sur plusieurs journées, les larves sont capables d'y pratiquer une brèche à l'aide de leurs fortes mandibules.

4. — Ingestion et digestion de la nourriture

Comment la proie est-elle tuée ? Comment est-elle ensuite ingérée et digérée ? Les observations réalisées dans le but de répondre à ces questions n'ont pas été conduites de façon suffisamment ordonnée et objective. On a tenté très tôt de transposer au *Drilus* les notions qui se dégagent des travaux nombreux consacrés aux larves des Lampyrides.

On admet généralement que les « vers luisants » inoculent d'abord à leur victime un poison qui en accélère la mort. Les chairs sont ensuite réduites en « bouillon » par l'action d'enzymes contenues dans une bave que la larve secrète via un canal creusé dans les mandibules. Cette digestion « extra-intestinale » précède l'ingestion du bol alimentaire par la bouche.

Cette interprétation classique a reçu récemment les critiques de SCHWALD (1961).

D'après lui, la sécrétion abondante libérée par la larve de *Lampyris noctiluca* (manifestation observée également chez le *Drilus* par les auteurs précédemment cités) serait plutôt un moyen d'enrobage

argot. Les
s abondant
cher prise,
as automa-
rve dévore
s la spire.
employées
elle puisse
op exposé.
ment appui
ses mandi-
La même
te réaction
s larves et
ment leurs

piphragme
e pas une
e sape, qui
pables d'y

ite ingérée
ondre à ces
ordonnée
les notions
larves des

nt d'abord
chairs sont
contenues
as les man-
gestion du

critiques de

de *Lampyris*
us par les
l'enrobage

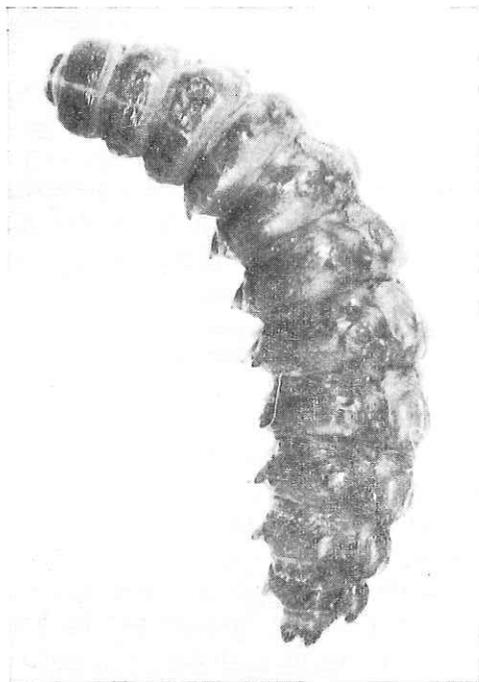


FIG. 4. — Larve glabre ayant sensiblement la même taille, trouvée également dans une coquille de la même espèce. Les protubérances latéro-dorsales visibles sur le cliché sont homologues de celles servant d'embase aux touffes de poils chez la forme active.

de l'aliment, destiné à faciliter son passage dans les voies digestives. Cette conception, opposée à la notion d'une digestion extra-intestinale telle qu'elle a été mise en évidence chez la larve du Dytique, s'appuie sur deux arguments. Le premier est la persistance de particules alimentaires volumineuses dans les contenus intestinaux. Le second résulte de l'existence, selon SCHWALB, d'une membrane péritrophique dans l'intestin moyen de la larve du Lampyre, membrane faisant défaut chez les insectes pratiquant une digestion extra-intestinale (1). SCHWALB confirme expérimentalement l'intervention

(1) Il s'agit une nouvelle fois d'une assertion qui se reproduit de traités en traités et qui repose sur des sources bibliographiques anciennes. Or cette structure est à peine visible à l'œil nu et son étude par les méthodes histologiques classiques s'avère fréquemment décevante.

La microscopie électronique est un auxiliaire plus précieux, mais ses techniques n'ont pas encore été appliquées aux espèces dont il est question ici.

préalable d'un venin. La qualification courante de « neurotoxine » reste toutefois prématurée, car la nature, l'origine pas plus que le mode d'action du principe toxique ne sont encore élucidés.

Ces considérations démontrent, s'il est encore nécessaire, les dangers des raisonnements analogiques et des généralisations hâtives.

Pour répondre objectivement aux questions posées au début du paragraphe, il conviendrait d'entreprendre corrélativement l'étude anatomique de l'appareil buccal des larves de *Drilus* et l'analyse des processus physiologiques de la digestion.

5. — Cycle larvaire

En brisant délicatement la coquille de l'escargot qui vient d'être dévoré, on isole une larve pratiquement inerte tant elle est gonflée par la masse du repas qu'elle vient d'absorber. Après une période de digestion, variant de 8 à 16 jours (CRAWSHAY), le *Drilus* entreprend alors le nettoyage de la coquille. Les déchets grossiers non consommés sont d'abord expulsés au moyen des mandibules, les parois de la spire sont ensuite brossées par les longs pinceaux de poils qui garnissent le dos de l'animal. Ces opérations précèdent de peu la mue qui s'effectue donc dans la coquille.

Chez *Drilus flavescens*, comme chez *D. mauritanicus*, le stade larvaire qui précède la nymphose, s'accompagne d'un changement radical d'aspect. Cette nouvelle larve (fig. 4) diffère des stades précédents (fig. 3) par son corps mou et surtout pratiquement glabre ; ses antennes, ses pièces buccales et ses pattes montrent également divers signes de régression. Cette larve, remarquablement peu sclérifiée, est tout à la fois inapte à se déplacer et incapable de se nourrir (1).

La signification de ce stade quiescent demeure assez obscure. Il arrive assez fréquemment, tout au moins chez *D. flavescens*, qu'à une larve glabre succède un nouveau stade actif, dont le comportement ne diffère nullement de ceux qui l'ont précédé. C'est respectivement en automne et au printemps suivant que CRAWSHAY voit se produire ces transformations, aussi considère-t-il la larve glabre comme une « forme d'hiver », tout en signalant l'existence de quelques exceptions à cette règle. RUSCHKAMP (1920) constate que les

(1) Il en est de même chez le *Malacogaster passerinii* BASSI, autre Drilidae du bassin méditerranéen occidental, étudié par CROS (1930).

larves glabres se rencontrent en été beaucoup plus souvent que l'escomptait son prédécesseur. Quelques expériences l'amènent à considérer l'importance de la sécheresse plutôt que de la température. Il conclut que les termes « forme de besoin » ou « de repos » seraient plus heureux pour qualifier la larve quiescente.

Chez *D. mauritanicus*, CROS signale avoir vu maintes fois des larves actives passer l'hiver méditerranéen en état d'immobilité complète. Cette observation permet de croire qu'il n'y a pas de liaison directe entre un arrêt momentané de la croissance larvaire et la formation d'un stade quiescent. Chez cette espèce, d'autre-part, l'intercalation de ce stade entre deux larves actives paraît beaucoup moins fréquent que chez le *Drilus* d'Europe. Sur 25 cas suivis par CROS, 2 seulement ont montré cette anomalie, mais ces 25 larves sont passées obligatoirement par la forme glabre avant la mue nymphale. Si l'on se base sur cette espèce et sur les résultats de CROS, la signification du stade larvaire inactif devient plus claire : avec l'auteur, on peut le considérer comme représentant le stade prénympgal. Il resterait à élucider le problème de son apparition précoce, cas d'hétérochronie particulièrement intéressant.

Chez les Coléoptères, les signes avant-coureurs de la nymphose s'expriment habituellement par une modification du comportement de la larve plutôt que par une transformation profonde de son aspect. Toutefois, chez les prédateurs spécialisés et les parasites, on constate très fréquemment une individualisation beaucoup plus accusée du stade prénympgal.

Ces rapports s'appliquent parfaitement aux *Drilus* et, dès lors, il paraît certain que ces insectes sont des prédateurs d'escargots bien plus hautement spécialisés que les Lampyridae hélicivores ⁽¹⁾.

BIBLIOGRAPHIE

- BIGOT, L. : Un micromilieu important de Camargue : les coquilles vides de Mollusques. *Terre et Vie* (Paris), 104 (1957), pp. 211-230.
- CRAWSHAY, L. R. : On the life history of *Drilus flavescens*, ROSSI. *Trans. ent. Soc. London*, (1903), part. I., pp. 39-51.
- CROS, A. : Mœurs et évolution du *Drilus mauritanicus* LUCAS. *Bull. Soc. hist. Nat. Afr. du N.*, 17 (1926), pp. 181-206.

(1) Tous les Lampyridae ne doivent pas obligatoirement des escargots. Dans la nature comme en élevage, *Lampyris noctiluca*, par exemple, peut attaquer des limaces qu'il dévore de la même façon (SCHWALB, 1961). Les différences de comportement se comprennent aisément puisque les mues et la nymphose du lampyre s'effectuent naturellement en dehors des coquilles.

- CROS, A. : *Malacogaster passerinii* BASSI. Mœurs, évolution. *Bull. soc. hist. nat. Afr. du N.*, 21 (1930), pp. 133-160.
- DESMAREST : Mémoire sur une espèce d'insectes des environs de Paris, dont le mâle et la femelle ont servi de types à deux genres différents. *Ann. Sc. nat.*, 1^{er} série, 2 (1824), pp. 257-270.
- LATREILLE : Note sur le mémoire de M. le Comte Ignace Mielzinsky, relatif à une larve qui dévore l'*Helix nemoralis*. *Ann. Sc. nat.*, 1^{er} série, 1 (1824), pp. 78-80.
- MAGIS, N. : Sur les Malacodermes paléarctiques (10-16). *Bull. Ann. Soc. ent. Belgique*, 90 (1954), pp. 199-214.
- MIELZINSKY, I. : Mémoire sur une larve qui dévore les *Helix nemoralis* et sur l'insecte auquel elle donne naissance. *Ann. Sc. Nat.*, 1^{er} série, 1 (1824), pp. 67-77.
- OKADA, Y. K. : Two japanese aquatic Glowworms. *Trans. ent. Soc. London*, (1928), Part. I, pp. 101-108.
- RUSCHKAMP, F. : Zur Biologie der Drilidae und Micromalthidae (Ins. Col.). *Biol. Zentralbl.*, 40 (1920), pp. 376-389.
- SCHWALB, H. H. : Beiträge der einheimischen Lampyriden *Lampyrus noctiluca*. Geoffr. und *Phausis splendidula* LEC. und experimentelle Analyse ihre Beutefang- und Sexualverhaltens. *Zool. Jahrb. (Syst. u. Oek.)*, 88, (1960-61), pp. 399-550.

Université de Liège,
Lab. d'Écologie et de Systématique animales.
22 Quai Ed. Van Beneden, Liège.