

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Second volume jubilaire
Tome 75, p. 1 à 20, pl. I.
15 Février 1933

NOTES ETHOLOGIQUES
SUR LES
GASTÉROPODES PERCEURS
ET LEUR COMPORTEMENT
Avec utilisation de méthodes statistiques

PAR

HENRI PIÉRON

Professeur au Collège de France

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	1
Données générales sur les perceurs et leurs victimes.....	2
Le percement par le <i>Murex</i>	8
Le percement par les Pourpres.....	10
Les <i>Donax</i> victimes des <i>Natica</i>	11
Les Mactres victimes des <i>Natica</i>	15
CONCLUSIONS	18

INTRODUCTION

Parmi les problèmes que posent les modalités du comportement instinctif, il en est de particulièrement curieux relatifs aux Gastéropodes perceurs.

Préoccupé des dégâts causés par le *Murex* aux Ostréiculteurs, P. FISCHER, en 1865, déclare que « chaque Carnivore choisit une victime appropriée à sa taille, à sa force et à son appétit », et, notant que la perforation, assez constante, se trouve vers le centre de la coquille ou entre l'impression musculaire et la charnière, il ajoute : « Jamais le *Murex* ne perce au bord ou au sommet des valves ; dans le premier cas, il n'atteindrait que le bord du manteau ; dans le second il aurait à traverser inutilement plusieurs couches de matière calcaire ou élastique. L'instinct pousse donc

8-5628

le carnassier à choisir une place qui corresponde, soit au muscle adducteur, soit aux viscères les plus essentiels de l'huître¹. »

Tout récemment, P. PELSENEER², comparant la répartition des orifices de percement chez des Lamellibranches victimes des *Natica*, comme la *Tellina balthica* ou le *Donax vittatus*, et chez les Moules, victimes des *Purpura*, met en relation la différence de cette répartition, plus ramassée chez *Tellina* et *Donax*, avec la situation des glandes génitales, la projection sur la coquille de cet organe « savoureux et nutritif » qui serait directement recherché par le Gastéropode perceur, étant en quelque sorte dessinée par le groupement des orifices repérés d'un assez grand nombre de valves perforées.

Cette prescience instinctive n'est pas cependant universellement admise, et on lui oppose des observations d'orifices mal placés, on invoque de simples facteurs de commodité pour rendre compte du lieu habituel de la perforation.

A ce débat, au milieu de bien d'autres que soulèvent les difficultés que nous rencontrons quand nous voulons comprendre les processus instinctifs, je pense qu'il peut être utile de verser quelques documents recueillis au cours de recherches, poursuivies par intermittences depuis vingt-cinq ans, sur des points variés des côtes de France, soit en suscitant et en tâchant d'observer le percement, avec des *Murex* et des *Purpura*, soit en recueillant des coquilles percées, en particulier celles de Lamellibranches victimes des *Natica*.

Mes observations ont été principalement poursuivies, avant la guerre, au Laboratoire maritime du Muséum, à Tatihou, et, depuis la guerre, à la Station biologique d'Arcachon.

Mais quelques observations ont été faites encore à Wimereux, dans le Boulonnais; à l'Arcouest, près de Paimpol; à Trestrignel, près de Perros-Guirec, et à Trébeurden, en Bretagne; à Pornichet, près de l'embouchure de la Loire; à Hendaye; et sur la Méditerranée à Palavas et au Canet-Plage, près de Perpignan.

I. — Données générales sur les perceurs et leurs victimes

Les principaux perceurs de nos côtes sont *Purpura lapillus*, *Murex erinaceus* et les *Natica*.

1. P. FISCHER. Faune conchyliologique marine du département de la Gironde. In-8, 1867, p. 26.

2. Paul PELSENEER. Comment mangent divers Gastropodes aquatiques. (*Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, LV, 1924, p. 31-45.)

Les Pourpres percent sur des rochers, et vivent principalement aux dépens des bancs de Moules ou des massifs de Patelles.

Les *Murex* abondent dans les bancs d'huîtres et font des ravages dans les parcs ostréicoles. Ils s'attaquent aussi, dans les faciès voisins, aux *Tapes*, *Cardium*, *Venus*, etc., quand ces Lamellibranches circulent à la surface.

Les *Natica*, au contraire, ne percent que dans le sable et s'attaquent particulièrement aux *Donax*, aux *Tellines* et aux *Mactres*.

On reconnaît, en général assez bien les trous des *Natica*, fortement tronconiques, avec une certaine abrasure intiale et à parois incurvées, les trous inachevés étant très caractéristiques, avec, au fond, une petite saillie à contour circulaire formant ombilic; les trous des Pourpres sont cylindriques et la surface de base est plane quand l'orifice n'est pas achevé, les trous de *Murex*, légèrement tronconiques, ont une ouverture très abrupte; la surface de base est plane également; les parois ne sont pas incurvées¹, mais, dans certains cas, pour des coquilles minces surtout, on peut rester dans le doute au sujet du perceur responsable. Et, exceptionnellement, telle ou telle espèce peut être la proie de l'un ou l'autre de ces Gastéropodes.

On ne peut prétendre faire un inventaire complet des espèces pouvant être victimes des perceurs; dans des circonstances accidentelles, il peut arriver que des Lamellibranches ou des Gastéropodes quelconques soient percés, et les perceurs eux-mêmes sont parfois victimes de leurs congénères, *Natica*, *Purpura* ou *Murex*.

Les *Trochus*, *Helcion*, *Littorina*, *Crepidula* ont été signalés comme des victimes occasionnelles des Pourpres.

Quant aux Patelles, considérées en général comme des victimes rares, j'en ai vu de percées en grand nombre par les Pourpres, à l'Arcouest, où les moules étaient rares. Quand les moules sont abondantes, ce sont elles qui sont percées systématiquement par les Pourpres. Dans l'émergence des basses mers, j'ai vu en très grand nombre les Pourpres en train d'effectuer leur percement, ou de se nourrir de leur victime, sur les rochers de la pointe de Trestrignel ou sur ceux de Sainte-Marguerite, à Pornichet.

L'observation du percement des huîtres par les *Murex*, surtout des *Ostrea*, plus rarement des *Gryphæa*, a été souvent faite. A défaut d'huîtres, les *Murex* percent des espèces variées, et en particulier le *Cardium edule*,

1. Voir des exemples de ces différents orifices achevés ou inachevés sur la planche jointe à ce travail.

dont le percement a été souvent considéré comme rare, soit parce que les *Murex* faisaient défaut, soit parce qu'ils avaient des huîtres à percer. Pour les *Natica*, on ne peut jamais observer le percement qui ne se fait que dans le sable.

Le nombre des coquilles percées que l'on peut ramasser dans les laisses de mer est de nature à fournir quelques indications, assez grossières, sur la fréquence des percements pour différentes espèces, fréquence évidemment très variable d'un point à l'autre des côtes.

Mais on ignore trop de données pour pouvoir tirer, de statistiques éparses, des conclusions bien précises.

PELSENEER (*loc. cit.*), sur les plages du Boulonnais, trouve de nombreuses valves de *Tellina balthica* et de *Donax vittatus*, il signale aussi les *Tellina fabula*, *Mactra subtruncata*, *Cardium edule* et *Tapes pullaster*, qui seraient des victimes de *Natica*. LOPPENS¹, sur les côtes belges, donne aussi comme très communes les coquilles de *Donax vittatus* et *Tellina balthica*, communes celles de *Mactra solida*, un peu moins celles de *M. subtruncata*, rares celles de *Tellina fabula* et *Dentalium entale*, très rares celles de *Cardium edule*.

Pour ma part, j'ai rencontré des coquilles percées de diverses Mactres, *Mactra solida*, le plus communément, *M. stultorum*, *M. subtruncata*, *M. glauca*, des *Donax trunculus*, très communs et *D. Politus*, des *Tellina*, plus rarement, sauf sur les plages de Pornichet-La Baule où les Tellines percées sont communes, *T. balthica*, *T. tenuis*, *T. fabula*, *T. depressa*, etc., des *Dosinia exoleta*, des *Venus gallina* (assez communes) et *V. verrucosa*, des *Tapes* (*T. pullaster*, *T. decussatus*, *T. virginicus* surtout), des *Chlamys varius* et *Pecten glaber*, des *Diplodonta rotundata* et *Lucina leucoma*, *Cytherea chione*, *Cardium edule* (fréquents sur les plages de Pornichet-La Baule) et *C. norvegicum*, *Dentalium entale*, *Anomya ephippium*, *Psammobia vespertina*, sans compter les moules, huîtres et patelles.

D'une manière générale, ce sont des coquilles relativement minces qui sont le plus souvent percées; toutefois la minceur n'est pas un facteur exclusif, car la *Mactra solida*, à tête assez épais, est, sur certaines côtes de l'Océan (au cap Ferret, en particulier), la plus souvent percée, bien plus que la *Tellina*. Son abondance, sans doute, dans le même habitat que les *Natica*, doit expliquer cette préférence apparente. Mais les coquilles très

1. K. LOPPENS. La perforation des Mollusques par des Gastropodes et des Eponges. (*Ann. de la Soc. royale zoologique de Belgique*, LVII, 1926, p. 14-18.)

épaisses, dans une même espèce, sont plus rarement percées, et les trous sont alors incomplets dans une forte proportion¹.

Les coquilles percées sont rares dans la région d'Hendaye et extrêmement communes au Cap Ferret, communes en Méditerranée.

C'est sur les plages de sable de l'Océan, à la sortie du Bassin d'Arcachon, que j'ai, plusieurs années de suite, fait des recherches systématiques.

Si nous envisageons les espèces recueillies, je noterai dans un cas, en dehors des *Mactres* et des *Donax*, 16 *Anomya*, 2 *Mytilus*, 1 *Cytherea chione*, 1 *Venus verrucosa*, 1 *Chlamys varius*.

Dans un autre cas, sur une longueur de 1.500 mètres, en observant sur 1 m. 50 de large environ, je trouve 76 *Mactra solida*, 1 *Donax trunculus*, 1 *Dosinia exoleta*, 2 *Cardium edule*, 1 *Venus gallina*.

Dans un troisième cas, je trouve 86 *M. solida*, 8 *Donax*, 3 *Dosinia exoleta*, 1 *Anomya ephippium*.

Les *Donax* percés sont, au Cap Ferret, plus nombreux sur les plages de l'Océan, que sur celles qui sont tournées du côté du Bassin.

Sur le Bassin, je trouve 2 valves percées sur 96 recueillies ; à la pointe même du cap, sur 300 recueillies, 9 valves percées ; face à l'Océan, 9 encore sur 200 recueillies. Le taux moyen croît de 2 à 4,5 p. 100 en passant du Bassin à l'Océan.

Comme une valve percée doit s'accoupler à une valve non percée pour représenter un individu, la proportion d'individus percés par rapport à ceux qui sont morts sans percement, et dont les valves sont venues échouer sur les plages, est double de celle qu'indique le rapport des valves percées aux valves recueillies, et va donc de 4 à 9 p. 100.

Le *Donax politus*, plus rare, est relativement percé davantage que le *D. trunculus* ; sur 35 valves recueillies, 4 étaient perforées, soit 22 p. 100 d'individus victimes de *Natica*.

Les *Mactres* percées se rencontrent en forte proportion, analogue à celle du *D. politus*. Je n'ai d'ailleurs jamais repéré directement l'habitat dans le sable de *Mactra solida*.

Dans les bancs du Bassin, aux grandes marées, on trouve, à côté des *Natica*, la *Mactra glauca*, quelques *Donax*, des *Venus gallina* ; à marée basse, sur la plage de l'Océan, on trouve la *Mactra stultorum* à côté de

1. L'épaisseur la plus grande correspondant à une perforation complète que j'aie rencontrée était d'environ 2 mm. 5 (valve de *Cytherea chione* de la Méditerranée, de 42 mm. de long). Il s'agissait incontestablement d'une grande *Natica*. LOPPENS signale comme épaisseur maxima percée par *Natica*, 1 mm. seulement. J'ai en outre trouvé au cap Ferret un *Cardium norvegicum* portant un orifice achevé de 3 mm. d'épaisseur (et 3 mm. 5 de diamètre extérieur), mais à parois trop abruptes pour être l'œuvre d'une *Natica*.

nombreux *Donax* que recherchent les pêcheurs; mais je pense que la *Mactra solida* doit rester dans une zone toujours recouverte, et riche aussi en *Natica* (bien que les coquilles du perceur ne soient pas très abondantes sur les laisses de mer).

Le *Donax trunculus*, à coquille plus mince, est moins souvent percé que la *Mactre* dans l'Océan, probablement parce que, dans ses principaux gisements, la *Natica* est moins commune. En Méditerranée c'est le *Donax* qui est percé de façon prédominante.

Voici, pour la *Mactra solida*, sur la plage de l'Océan, au Cap Ferret, la proportion de valves percées rencontrées, en ramassant systématiquement toutes les coquilles de cette espèce sur une laisse de mer, centaine par centaine : 5, 12, 11, 11, 9, 13 p. 100. Sur 600 valves, il y en avait 61 de percées, ou 61 individus ayant subi le percement sur 300 dont la coquille était venue échouer sur le sable, soit donc 20 p. 100.

En ce qui concerne la Méditerranée, ce sont les *Donax* percés qui prédominent nettement : Au Canet-Plage, près de Perpignan, l'exploration, sur une longueur de 1 kilomètre d'un cordon coquillier littoral d'un mètre de large, m'a fourni 397 valves percées de *Donax anatinum*, 7 de *Dosinia*, 1 de *Mactra*, 3 de *Tapes*, 2 de *Cardium* et 1 de *Venus*.

Dans les valves ainsi recueillies, on en rencontre portant deux ou plusieurs orifices, certains incomplets, mais parfois tous complets, les orifices étant parfois de taille inégale, ce qui indique le travail en général successif, mais parfois simultané (comme j'ai pu observer deux Pourpres attelées à une même Moule), de perceurs différents; et comme il doit arriver quelquefois que le percement se fasse sur les deux valves du même individu, la fréquence de ces percements multiples est plus grande que ne l'indique la proportion des valves à perforations multiples.

Sur les 397 valves de *Donax* recueillies au Canet-Plage, 4, soit environ 1 p. 100, avaient deux orifices, le second étant inachevé dans trois cas, et incomplètement percé dans le dernier. En outre, 6 valves (1,5 p. 100) avaient un trou unique non entièrement perforé. Sur 350 valves recueillies au Cap Ferret, 6 étaient incomplètement percées, soit 1,7 p. 100. Chez les Mactres du Cap Ferret, dans trois cas sur 33, et dans quatre sur 40 (soit environ 10 p. 100 des cas), les orifices étaient inachevés.

La proportion des perforations incomplètes paraît en corrélation étroite avec l'épaisseur des coquilles. Elle est plus grande chez les Mactres que chez les *Donax*, et, parmi les Mactres ou les *Donax*, je l'ai trouvée nettement plus grande pour les coquilles de plus grande taille.

Sans avoir de chiffres précis à fournir, j'ai nettement constaté la faible proportion de grandes valves de *Donax* percées, et c'est dans ces grandes valves que les trous incomplets sont particulièrement nombreux.

Dans une grande valve particulièrement épaisse, j'ai trouvé 3 trous incomplets (2 de 2 mm. 25 de diamètre et 1 de 1 mm. 75) et un trou achevé (de 2 mm. 25 de diamètre), comme si une *Natica* avait essayé et renoncé, et qu'une autre *Natica* ait réussi, après deux tentatives avortées, à aboutir enfin.

Pour les Mactres, une étude systématique comparativement faite de valves à orifices incomplets et de valves perforées entièrement nous montrera une différence très significative dans les dimensions des victimes. En outre, recueillant systématiquement les petites valves percées, je trouve 8 orifices incomplets sur 194, soit 4,1 p. 100 au lieu de 10 p. 100 en ramassant les valves de toutes tailles.

Chez *Cytherea chione* les trous sont presque toujours inachevés, sauf chez les individus très petits (voir la planche), et on ne trouve aussi que de petites valves percées chez les *Cardium norvegicum*¹.

L'usure mécanique du crochet dans les coquilles roulées de *Cardium* engendre un orifice qui peut être attribué à un perceur lorsqu'on envisage la valve isolée; mais il est facile de voir que, lorsque les valves sont accolées, le percement en ce point serait impossible.

Pour les Moules, victimes des Pourpres, on en trouve, assez souvent, de vivantes sur les rochers, ayant un trou incomplètement foré; parfois même, un trou achevé est refermé par cicatrisation.

Il peut évidemment arriver que, même après avoir achevé le perce-
ment, le Gastéropode perceur ne puisse se nourrir de sa victime, parce
qu'il est dérangé. C'est ainsi que j'ai trouvé, à Trébeurden, un *Tapes*
pullaster vivant, qui avait, dans le milieu de la valve droite une perfo-
ration de *Murex* entièrement terminée.

Les trous incomplets de *Murex* ne sont pas rares sur les coquilles d'huîtres un peu épaisse. J'en ai observé un à Tatihou, sur une coquille de *Dentale* qui avait deux autres perforations de même diamètre, celles-
là complètement achevées.

Les perforations multiples sont très communes sur les huîtres, et plusieurs *Murex* peuvent fort bien se nourrir ensemble d'une même proie dont la taille permet de les satisfaire à la fois.

1. Les valves extrêmes de Lamellibranches victimes de perceurs que j'ai trouvées sont une de *Mactra solida* de 6 mm. de long et une de *Cytherea chione* (à orifice inachevé) de 80 mm. de long.

Les Perceurs s'adressent-ils parfois à des coquilles de Lamellibranches déjà vides ? Il est probable que cette erreur reste assez rare, mais, j'ai recueilli une coquille de *Mactra stultorum* portant une perforation tronconique paraissant bien l'œuvre d'une *Natica* et qui était faite de l'intérieur vers l'extérieur, ce qui implique une aberration plus singulière de la part du perceur.

II. — Le percement par le Murex

C'est à propos du ravageur d'huîtres que les problèmes du percement ont été principalement étudiés, sous le point de vue du procédé envisagé comme chimique ou mécanique, et du temps nécessaire.

D'après P. FISCHER, il suffit de trois ou quatre heures à un *Murex erinaceus* pour percer une coquille d'huître (*Ostrea*) d'épaisseur moyenne. Le perceur adhère solidement par son pied à la valve qu'il entoure, « exécutant par moments, de légers mouvements de translation à droite et à gauche, autour d'un axe fixe qui correspond à l'orifice de sa trompe¹ ».

Dans un rapport de SOUBEIRAN², invoquant des conclusions de CHAUMEL, une demi-heure suffirait même à un *Murex* pour percer une huître d'un mois, tandis que, sur une huître de 3 ans, huit heures seraient nécessaires. Et FISCHER, citant cette opinion, juge exagérée cette durée de huit heures³.

A côté de ces chiffres, ceux fournis par ORTON⁴ sont singulièrement éloignés, mais ils ont plus de poids, car ils reposent sur des expériences dans lesquelles des huîtres placées avec des *Murex* furent observées : Pour 15 huîtres, victimes du perceur, le temps moyen fut de 134 heures, en comprenant le percement et l'alimentation, jusqu'à satiété ; pour 10 huîtres juste percées, et non mangées, ce temps moyen fut réduit à une centaine d'heures, mais, en éliminant un cas aberrant, où, pour une huître épaisse, le *Murex* mit 13 jours, le temps moyen serait ramené à 75 heures.

Ces observations étant faites en aquarium, l'auteur pense que, dans l'habitat naturel, les temps peuvent être un peu plus courts. Et, à coup sûr, les temps doivent dépendre de la température.

1. P. FISCHER. Note sur les mœurs du *Murex erinaceus*. (*Journal de Conchyliologie*, 1865, XIII, p. 5-8. Faune conchyliologique marine du département de la Gironde. *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux*, 1867, XXV.)

2. SOUBEIRAN. Rapport sur l'Ostréiculture à Arcachon. (*Bulletin à la Soc. imp. d'Acclimatation*, 1866.)

3. P. FISCHER. Faune conchyliologique marine du département de la Gironde. (Supplément, *Actes de la Soc. linn. de Bordeaux*, 1869, XXVII, p. 89.)

4. J.-H. ORTON. The habits and economic importance of the rough whelk Tingle (*Murex erinaceus*). (*Nature*, 5 novembre 1927, p. 653-654.)

J'ai fait, à Tatihou et à Arcachon, avec des *Murex*, mis en aquarium, d'assez nombreuses observations, pour inciter au percement d'espèces variées de Lamellibranches. Je n'ai obtenu d'essais de percement que sur le *Cardium edule*, des *Tapes*, et des huîtres, *Ostrea* et *Gryphaea*.

Pas de percement, malgré des séjours prolongés sur les coquilles, avec des *Scrobicularia piperata*, *Cytherea chione*, *Mya arenaria*, *Pectunculus glycimeris*.

Les échecs ne peuvent d'ailleurs prendre valeur décisive, car l'incitation à se nourrir peut faire défaut chez les Gastéropodes en aquarium.

Mais les cas positifs ont toujours leur valeur.

Voici quelques résultats.

1^o Tatihou, août 1910.

Un *Murex* s'installe sur un *Cardium edule*; celui-ci meurt; le perceur continue son travail; je l'enlève au bout de 60 heures. L'orifice, inachevé, a une profondeur de 0,8 mm.; le diamètre extérieur est de 1 mm. (*Murex* de 25 mm. de haut).

2^o Tatihou, juillet 1913.

Un *Murex* installé sur un *Cardium* l'abandonne au bout de 125 heures, la victime étant déjà morte depuis quelque temps. L'orifice est percé (épaisseur du têt de 1,5 mm.) Le diamètre extérieur est de 1,2 mm. (*Murex* de 26 mm. de haut). Au moment de se nourrir de sa victime, le perceur l'a trouvée morte et déjà altérée et l'a abandonnée, mais seulement après avoir achevé son travail.

3^o Tatihou, août 1910.

Un *Murex* s'installe sur la charnière d'un gros *Tapes decussatus* (de 50 mm. de long). Enlevé au bout de 125 heures, il n'avait pas achevé son trou, dans la région épaisse des dents; la profondeur atteinte est de 1,5 mm. Le diamètre extérieur est de 1,25 mm.

4^o Arcachon, avril 1928.

Un *Murex* (de 35 mm. de haut) se fixe sur un *Tapes decussatus*. Retiré au bout de 40 heures, il n'a réalisé qu'un début de percement (0,3 mm. de profondeur sur 0,75 mm. de diamètre).

5^o Arcachon, avril 1928.

Un *Murex* (de 33 mm. de haut) se fixe sur une *Gryphaea* de 3 ans. Retiré au bout de 60 heures, il a commencé un orifice encore peu avancé. Remis sur l'huître, il se fixe en une autre place, assez près d'un bord. Au bout de 156 heures, retiré, il est en train de se nourrir de l'huître, la trompe passant très juste dans l'orifice. Celui-ci a un diamètre extérieur de 1,5 mm.; la profondeur (épaisseur du têt) de 2 mm. L'huître reste vivante. Et, 30 heures après, examinée, elle a sécrété une mince couche d'écailler fermant l'orifice.

Ainsi, dans les conditions d'observation, en aquarium, à des températures moyennes comprises entre 10^o et 15^o, la vitesse de percement est d'à peu près un dixième de millimètre en 8 heures :

0,8 mm. en 60 heures, soit	7,5 heures pour 0,1 mm. (<i>Cardium</i>)
1,5 mm. en 125	— — 8,3 — — (Cardium)
1,5 mm. en 125	— — 8,3 — — (Tapes)
0,3 mm. en 40	— — 13,3 — — (Tapes)
2 mm. en 156	— — 7,8 — — (<i>Gryphaea</i>)

Ce sont des valeurs proches de celles d'ORTON ; et les chiffres de FISCHER sont certainement inexacts.

Le percement paraît bien être mécanique, et dû à l'usure par la radula¹. Mais le *Murex* peut rester absolument immobile des journées entières et je n'ai jamais pu entendre de crissement, comme lorsque les Patelles râclent les rochers pour se nourrir des Algues. Peut-être ce travail est-il intermittent et le *Murex* s'interrompt-il en particulier quand on s'approche pour l'observer.

On voit qu'il resterait bien des observations à faire sur le percement, si l'on trouvait des conditions propres à permettre ces observations. Avec de la patience et de l'ingéniosité, cela me paraît possible.

Le diamètre de l'orifice grandit légèrement avec la taille du *Murex*. En moyenne les diamètres avoisinent 1 mm. à 1 mm. 25. Sur 50 *Murex erinaceus* recueillis, la hauteur moyenne est de 31 mm. (avec extrêmes de 15 à 45 mm.). Les grands orifices rencontrés sur des huîtres et des Pectens doivent être l'œuvre d'autres perceurs, de *Buccins*, par exemple (Voir, sur la planche une *Ostrea*, un *Chlamys varius*, un *Cardium norvegicum*.)

La position des trous sur les *Gryphaea* est assez quelconque, la forme de ceux-ci est tronconique à bords abrupts : sur une profondeur de 2,25 mm., le diamètre extérieur étant de 2 mm., le diamètre intérieur est de 1,2 mm. Cela représente un angle de 18°.

Sur la planche, sont disposées quelques valves percées par des *Murex*, un *Pecten glaber* à 3 trous, un *Chlamys* de petite taille, une *Venus verrucosa* à 2 trous, un *Tapes decussatus*, 2 *Tapes virginicus*, un *Cardium edule* (en I).

III. — Le percement par les Pourpres

Je n'ai pas obtenu, en aquarium, le percement par *Purpura lapillus*, mais sur les bancs de moule de la Pointe du Château, à Trestrignel et des rochers de Sainte-Marguerite, à Pornichet, j'ai observé, à certains jours, d'innombrables perceurs en train de forer l'orifice ou de se nourrir de leur victime.

1. Y a-t-il un appoint chimique par sécrétion acide facilitant le travail d'usure, comme l'admettait HANCOCK, ce n'est évidemment pas invraisemblable. (Cf. HANCOCK. Note on the boring apparatus of the carnivorous Gastropods.) (*Ann. and Mag. of. nat. History*, XV, 1840, p. 113.)

L'orifice percé est sensiblement cylindrique; quand il est presque achevé, il ne reste plus que la mince pellicule interne, sur tout le disque de forage.

On trouve les perceurs en des positions quelconques, profitant de la surface des valves exposées, et j'ai vu deux Pourpres qui avaient simultanément percé la même valve d'une moule moyenne. La trompe passe en forçant par l'orifice. Sur une Pourpre (de 35 mm. de haut) en train de dévorer la moule j'ai sectionné la trompe, qui est restée en position, dans l'orifice foré à 8 mm. de l'extrémité de la valve, dans la région médiane. Le manteau de la moule, traversé, était rétracté et la trompe, de 1 mm. 30 de diamètre (celui de l'orifice du trou) pénétrait d'environ 3 mm., avec une incidence de 60° sur le plan de l'orifice.

J'ai observé également, à Trestrignel, en septembre 1919, des Pourpres sur les Balanes et sur les Patelles, et j'ai retiré un perceur qui avait commencé à forer son trou sur une petite Patelle.

L'épaisseur du têt de la moule n'est, en général, pas très grande et les trous ont une profondeur un peu inférieure au millimètre en moyenne. J'ai observé des Patelles percées, à orifice de 1 mm. 75 de profondeur.

Combien de temps dure le percement par les Pourpres ? Je n'ai pas de données précises à cet égard.

Les données sont assez contradictoires, d'après la remarque de LOPPENS, qui rapproche une évaluation de BATE (2 jours de travail pour une moule), et une de FISCHER (10 heures pour une Patelle). Les perforations multiples ne sont pas rares chez les Moules et les Patelles.

Sur la planche on peut observer une *Patella athletica* à 2 petits orifices voisins, achevés, et une *P. vulgata* d'assez grande taille, ayant deux trous achevés et un autre incomplètement perforé (et, à côté une moule avec un trou achevé et 2 valves à trous inachevés).

IV. — Les *Donax* victimes de *Natica*

N'ayant pu obtenir le percement en aquarium avec la *Natica catena* dont j'ai gardé assez longtemps des exemplaires vivants, au contact de *Donax* et de divers autres Lamellibranches, on ne peut que faire des inductions sur le comportement de ce perceur d'après les remarques faites sur les valves percées que l'on recueille, remarques qu'il est utile d'appuyer sur un travail statistique pour leur donner quelque précision.

Les deux problèmes que l'on peut aborder ainsi sont relatifs au choix

du point de percement et à l'adaptation des tailles entre le perceur et sa victime. J'ai recueilli au Canet-Plage 396 valves perforées de *Donax trunculus*, et, sur les plages de l'Océan, au cap Ferret, 350 de ces valves. Sur chacune de ces valves, j'ai déterminé la dimension de la valve, la position et le diamètre de l'orifice.

En ce qui concerne la position, je l'ai repérée dans le sens antéro-

TABLEAU I

	DONAX DE L'OcéAN (350 valves)	DONAX DE LA MÉDITERRANÉE (396 valves)
Valves droite en p. 100.....	54,3	57
Valves gauches en p. 100.....	45,7	43
Distance moyenne du centre du crochet :		
Valeur relative en p. 100.....	29,2	27
Valeurs extrêmes.....	8,1 et 91,7	12,1 et 90,9
Fréquence de répartition en p. 100 :		
Tiers antérieur.....	22,3	29,5
Tiers moyen.....	73,4	60
Tiers postérieur.....	4,3	10,5
Fréquence des trous au voisinage du crochet en p. 100.....	29,1	27,0
Longueur des valves (valeur médiane, en mm.)..	23,5	22,0
Dispersion (semi-interquartile) en mm.....	3,2	2,5
Diamètre extérieur de l'orifice (valeur médiane, en mm.).....	2,25	2,25

postérieur en divisant la valve en trois secteurs, représentant le tiers antérieur, le tiers moyen et le tiers postérieur (voir les repérages sur une valve de *Donax* à la planche IV d), et d'autre part, j'ai situé la distance relative du centre de l'orifice, à partir du crochet (en pourcentage de la distance séparant le crochet du bord de la valve).

Les résultats généraux de ces déterminations numériques figurent au tableau I.

Ces données nous montrent que, si l'on peut rencontrer des trous forés en des points quelconques de la coquille du *Donax*, il existe des positions privilégiées. C'est dans le tiers moyen que le forage est généralement

pratiqué, et il l'est beaucoup plus rarement dans la région postérieure (où se trouve le repli palléal et la loge des siphons) que dans la région antérieure.

D'autre part, les trous sont généralement forés à une distance du crochet qui est un peu supérieure au quart de la distance séparant le crochet du bord de la valve. Les trous placés très près du crochet ne représentent pas tout à fait le tiers des cas, alors que LOPPENS donnait une proportion de 70 p. 100 de perforations au sommet des valves chez *Donax vittatus*.

La position du Lamellibranche est très vraisemblablement celle qui est indiquée par SCHIEMENZ¹, la *Natica* tenant la coquille enveloppée dans un repli du pied accolé à chaque valve (position de préhension que j'ai pu observer), le sommet en haut. Mais SCHIEMENZ indique avoir trouvé, sur 79 Lamellibranches victimes de *Natica*, 26 cas où l'orifice se présentait à cheval sur les 2 valves, alors que je n'en ai observé aucun.

D'après SCHIEMENZ, il y aurait prédominance du percement des valves gauches (49 cas sur 77, ou 63,6 p. 100) et PELSENEER trouve chez *Donax vittatus* (480 valves) 56,25 p. 100 de valves gauches et 43,75 p. 100 de valves droites (la prédominance se rencontrant pour les valves droites, 54,2 p. 100, chez *Tellina balthica* d'après 142 valves recueillies).

Mes données sont, au contraire, en faveur d'une légère prédominance des valves droites (entre 55 et 56 p. 100 pour près de 800 valves recueillies), assez peu significative.

Il paraît bien y avoir une tendance chez *Natica* à adopter, pour le percement du *Donax*, une certaine position privilégiée, mais tendance qui n'intervient que comme un facteur au milieu d'autres, en sorte que des positions quelconques peuvent, avec une moindre fréquence, être prises.

Mais y a-t-il un choix de la taille de la victime adaptée à celle du perceur. Les plus grosses *Natica* s'adressent-elles aux plus gros *Donax* ?

Un fait très net, c'est que les très grands *Donax*, à coquille épaisse, sont épargnés. La répartition des valves percées recueillies ne coïncide pas avec la répartition des valves recueillies sans discrimination.

J'ai recueilli des *Donax trunculus* vivants, ayant 50 mm. de long, et des valves jusqu'à 52 mm., alors que la plus grande valve percée avait 35 mm. de long, deux valves de 42 et 43 mm. ayant un orifice, mais inachevé.

1. P. SCHIEMENZ. Wie bohrt *Natica* die Muscheln an ? (*Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neape* X, 1, 1891, p. 153-169.)

En ce qui concerne les petites tailles, j'ai trouvé comme valve la plus petite une longueur de 7,75 mm., la plus petite valve percée étant assez voisine, 9 mm.

Il y a une taille minima pour la victime, et une taille maxima. Mais le choix de la taille est-il influencé par les dimensions propres du perceur ?

Les données statistiques vont nous permettre de répondre.

Le tableau II donne le diamètre moyen de l'orifice de percement sur les 396 valves du *Donax* de la Méditerranée et sur 100 valves de l'Océan, réparties en 5 catégories suivant leurs dimensions.

TABLEAU II

LONGUEURS EXTRÊMES en mm.	DONAX DE LA MÉDITERRANÉE		DONAX DE L'OcéAN	
	Diamètre moyen en mm.	Nombre	Diamètre moyen en mm.	Nombre
10-15	1,40	5	1,37	2
15-20	1,95	49	1,72	16
20-25	2,05	161	2,14	37
25-30	2,26	164	2,35	37
30-35	2,15	17	2,20	8

La similitude des répartitions montre bien, par l'accroissement moyen des orifices avec la taille du *Donax*, qu'il y a réellement une tendance chez les *Natica* à s'adresser à des victimes appropriées à leur propre taille. Toutefois cette tendance ne représente pas un facteur très puissant, et son action propre, son poids, peut s'évaluer par un calcul de corrélation entre la taille du perceur (d'après le diamètre de l'orifice) et celle de la victime.

Nous avons calculé un coefficient approximatif (coefficient de « colligation » de SHEPPARD), correspondant à un pourcentage d'accord de répartition, en comparant chaque dimension d'orifice, ainsi que chaque longueur de valve, à la valeur médiane : on a 4 cas possibles, celui où la valve est de taille supérieure à la médiane, et le diamètre de l'orifice également (accord), celui où la valve, est supérieure et l'orifice inférieur (désaccord), celui où la valve est inférieure et l'orifice supérieur (désaccord), enfin celui où la valve est inférieure et l'orifice également (accord).

Pour les valeurs égales à la valeur médiane, on les répartit par moitié entre les inférieures et les supérieures.

Dans ces conditions, si les éléments fortuits jouent seuls, la répartition dans les 4 catégories doit être uniforme, le pourcentage d'accords sera d'environ 50 p. 100 et le coefficient de corrélation sera nul.

La corrélation sera maxima, égale à l'unité, si le pourcentage d'accords est de 100 (coefficient positif) ou de 0 (coefficient négatif d'opposition). Or j'obtiens 61,5 p. 100 d'accord avec les 396 valves de la Méditerranée, 65 p. 100 avec les 350 valves de l'Océan, soit des indices de corrélation de 0,353 et 0,454, mesurant la force du facteur, non négligeable, d'appropriation des tailles.

Nous allons voir que les Mactres nous donnent des indications très semblables, avec des indices de corrélation même un peu plus élevés.

V. — Les Mactres victimes de *Natica*

J'ai recueilli à Palavas, 20 valves percées de *Mactra stultorum* et 15 au cap Ferret; d'autre part, sur les plages de l'Océan, à l'entrée du Bassin d'Arcachon, j'ai examiné un peu plus de 1.300 valves percées de *Mactra solida*, qui ont fourni matière à l'élaboration statistique.

La longueur moyenne des valves percées de *Mactra stultorum* est de 34,5 mm. (entre 25 et 47,5 comme extrême), au cap Ferret; de 48,6 mm. (avec extrêmes de 43 et 55) à Palavas. Le diamètre extérieur moyen des orifices est de 3,25 mm. (entre 1,75 et 4) pour les premières et 3,9 mm. (entre 2,5 et 5) pour les secondes.

Le pourcentage des valves droites est de 60 contre 40 pour les valves gauches.

Les orifices sont presque tous au voisinage du crochet, 33 sur 35 sont à moins du quart de la distance totale du crochet au bord de la valve (et 2 entre le quart et la moitié) : comme il s'agit de coquilles assez grandes, étant donné la position admise de la victime enserrée par le pied de *Natica*, il est normal que la dispersion des orifices soit moindre que sur les coquilles plus petites.

Dans l'ensemble, la corrélation entre la taille du perceur et celle de la victime est élevée; le coefficient de colligation atteint 0,47 (accord dans 65,6 p. 100 des cas).

Mais le petit nombre de valves donne un poids assez faible à ces résultats, dont la valeur tient surtout à une concordance assez grande

avec ceux qui sont obtenus pour les autres victimes de la *Natica*. Envisageons maintenant le cas des *Mactra solida*.

Sur un total de 1.322 valves, 740 étaient des valves droites et 582 des valves gauches. Nous trouvons donc des pourcentages respectifs : 55,9 et 44,1, extraordinairement voisins de ceux rencontrés chez les *Donax*.

J'ai divisé les valves recueillies en lots composés de celles entièrement percées au voisinage du crochet, de celles entièrement percées plus ou moins loin du crochet, de celles incomplètement trouées, et enfin un lot spécial de valves recueillies avec le souci de ne prendre que celles de petite taille.

Dans le tableau III figurent les données générales concernant les trois premiers lots.

TABLEAU III

	VALVES PERCÉES AU CROCHET (300)	VALVES A TROUS ÉLOIGNÉS DU CROCHET (200)	VALVES A PERFORATIONS INCOMPLÈTES (100)
Valves droites en p. 100.....	55,3	56,5	55
Valves gauches en p. 100.....	44,7	43,5	45
Longueur des valves (valeurs médiane, en mm.).....	25,5	18	32
Valeurs extrêmes, en mm.....	9 et 37	6,5 et 35	18,5 et 42,5
Dispersion (semi-interquartile)...	6	4,25	3,5
Diamètre extérieur de l'orifice (Valeur médiane, en mm.)...	3	1,75	2,75
Valeurs extrêmes, en mm.....	1 et 5	0,50 et 4,25	0,75 et 4,50
Dispersion (semi-interquartile)...	0,50	0,375	0,75

En ce qui concerne l'adaptation des tailles du perceur et de la victime, nous trouvons, par la même méthode, que nous avons déjà utilisée pour la *Donax*, des pourcentages respectifs d'accords, très voisins, avec nos trois lots, de 76, 70 et 69, soit, en moyenne, un indice de colligation de 0,66, qui permet d'affirmer la réalité d'une tendance des *Natica* à choisir des Mactres de taille appropriée à la leur.

La différence de taille entre les valves percées au crochet et celles percées à distance du crochet confirme ce qu'indiquait l'étude de *Mactra stultorum* : Plus la victime est grande, et plus il y a de chances, étant

donnée sa position, pour que le trou soit percé près du sommet. Nous allons voir que l'examen des petites valves apportera une confirmation nouvelle de cette donnée.

En ce qui concerne les valves dont les trous ne sont pas achevés, elles sont en moyenne plus grandes, ce qui vient en accord avec la remarque déjà faite qu'un orifice a d'autant plus de chances d'être interrompu avant achèvement que la coquille est plus épaisse, ce qui, en gros, va de pair avec la grandeur de la valve. Et, en outre, le perceur est, en moyenne, plus petit.

Dans un tiers des cas, les trous sont au voisinage du crochet, dans les trois quarts des cas, ils ne s'éloignent pas d'un quart de la distance totale et dans 8 p. 100 seulement des cas, ils sont éloignés de plus de la moitié de cette distance.

Sur 547 valves quelconques, examinées au point de vue de la réparti-

TABLEAU IV

Voisinage imméd. du crochet	POURCENTAGE D'ORIFICES			
	1 ^{er} quart	2 ^e quart	3 ^e quart	4 ^e quart
Valves de moins de 10,5 mm. (45)	17,7	37,7	22,3	33,3
Valves comprises entre 10,5 et 20 mm. (120).....	38,5	56,6	21,0	14,3
Valves supérieures à 20 mm. (30)	50	93,3	5,2	1,5
				0

tion des orifices, je trouve une proportion de 39 p. 100 au voisinage immédiat du crochet. Dans 79,1 p. 100 des cas les orifices ne sont pas éloignés d'un quart de la distance totale; dans 19 p. 100 des cas, ils sont compris dans la zone médiane (entre le 1^{er} et le 3^e quart); et dans 1,9 p. 100 seulement, ils sont dans le dernier quart, près du bord de la valve.

Voyons maintenant (tableau IV) l'influence de la grandeur des valves sur la répartition qui met nettement en lumière la tendance à une dispersion plus grande des orifices sur les coquilles les plus petites.

Dans la première moitié de la valve on passe de 60 p. 100 des orifices

pour les plus petites coquilles à 77,6 pour les moyennes et 98,5 pour les plus grandes¹.

Si, de l'ensemble de ces 195 valves, nous éliminons celles supérieures à 20 mm. 5, nous trouvons avec évidence (tableau V) l'influence de la taille de la victime sur le diamètre moyen de l'orifice, en accord avec la tendance exprimée par les indices de corrélation.

TABLEAU V

DIMENSIONS DE LA VALVE en mm.	NOMBRE	DIAM. EXTÉRIEUR MOYEN DE L'ORIFICE en mm.	DIAM. MINIMUM en mm.	DIAM. MAXIMUM en mm.
6 - 9	20	1	0,7	1,7
9,5-12	50	1,18	0,8	1,8
12,5-15	49	1,35	0,9	2,7
15,5-18	21	1,48	1,1	2,0
18,5-20,5	23	1,65	1,0	2,3

La concordance générale des données recueillies sur les *Mactres* et sur les *Donax* est tout à fait satisfaisante.

CONCLUSION

Mes observations confirment et précisent sur certains points les données que l'on possède sur le comportement des Gastéropodes perceurs de nos côtes, *Purpura lapillus* s'attaquant, sur les rochers, aux Moules et aux Patelles surtout, *Murex erinaceus* ravageant les gisements d'huîtres en s'en prenant surtout aux jeunes, et perçant aussi divers bivalves à leur sortie sur le sol, *Cardium*, *Tapes*, *Venus*, en particulier, enfin *Natica*, enveloppant de son pied, dans le sable, ses victimes, et perçant, en général, près du sommet tenu près de la trompe, les *Tellina*, les *Donax*, les *Mactra*.

La position du percement entraîne l'électivité du siège de l'orifice dans ce dernier cas. Toutefois, la dissymétrie de fréquence des orifices

1. LOPPENS indique une proportion de 100 p. 100 d'orifices au sommet dans les valves de *Mactra solida*, sans indiquer le nombre de valves examinées. Il n'a évidemment pas recueilli de petites valves.

antérieurs et postérieurs chez les *Donax* indique une tendance à éviter la région des siphons.

D'autre part, il y a une tendance incontestable des petites *Natica* à choisir de préférence des victimes de petite taille, des grandes à s'attaquer aux plus grands individus, en éliminant toutefois les très grands à coquille trop épaisse, non sans tenir compte de l'espèce de la victime, puisque de grandes *Mactra stultorum* sont communément attaquées, alors que les grands *Donax*, plus petits pourtant, ne le sont pas.

Sans nous apprendre rien de bien nouveau sur la complexité des tendances instinctives, ces données montrent la réalité des facteurs de discrimination dans le comportement général du perceur.

Certes, individuellement, on peut rencontrer tous les cas possibles ; des *Natica* s'attaquent à des *Cytherea chione* à coquilles volumineuses, échouant à les percer. De gros individus percent fort bien des très petits Bivalves. Des facteurs fortuits nombreux intervennent.

Mais il faut tirer de là une leçon méthodologique. Dans les processus complexes que l'on rencontre en biologie, on peut toujours trouver des exemples pour illustrer les thèses les plus contradictoires. On peut très facilement considérer que les faits sont quelconques, si l'on ne tient pas compte des fréquences.

En matière de moyens de protection, de modalités de comportement, seule la statistique, avec la méthode des corrélations, permet de dégager l'existence de facteurs intervenant plus ou moins activement, mais au milieu d'autres qui suffisent à les masquer si l'on n'emploie pas de procédés révélateurs.

On peut voir, sur la planche, des exemples de répartitions d'orifices de petite et de grande taille faisant penser qu'il n'y a pas d'accord des tailles entre perceurs et victimes ; et pourtant les données statistiques permettent d'affirmer avec une complète certitude l'existence d'un facteur d'accord.

La statistique ne peut évidemment déterminer la nature du facteur en jeu, et l'analyse reprend ici ses droits. Mais établir l'existence du facteur en dehors des contestations vaines qui se fondent sur le choix, affectivement dirigé, de cas favorables ou défavorables à une théorie, à une thèse, en se fondant sur une méthode impartialement objective, c'est, en matière scientifique, un résultat d'une haute importance. Et c'est pourquoi, sur une question qui peut paraître un peu mince, à titre d'exemple, je n'ai pas hésité à consacrer un assez gros travail à des déterminations numériques fastidieuses, pour pouvoir aboutir à des conclusions fermes.

LÉGENDES DE LA PLANCHE I

FIG. I. Valves percées par des *Murex erinaceus*; a, *Tapes decussatus* à orifice incomplètement terminé; b, deux *Tapes virginicus*; c, *Venus verrucosa* avec deux orifices voisins, complètement percés, de même diamètre; d, *Cardium edule*; e, *Pecten glaber* avec trois orifices achevés; f, *Chlamys pusio* (?); g, *Ostrea edulis* avec deux orifices voisins de diamètre inégal.

FIG. II. Valves percées avec doute sur la nature du perceur; a, deux petits *Cardium norvegicum*; b, *Chlamys varius*; c, deux *Mactra subtruncata* à deux orifices égaux (l'un incomplètement percé sur une des valves).

FIG. III. Valves percées par des *Purpura lapillus*; a, *Mytilus edulis* (telle qu'elle était fixée à la roche), avec orifice dans la région supérieure; b, deux valves de *Mytilus* à orifice inachevé, la pellicule interne restant intacte; c, *Patella altletica* à deux orifices (entourés); d, *Patella vulgata*, avec deux orifices achevés et un incomplètement perforé (entouré).

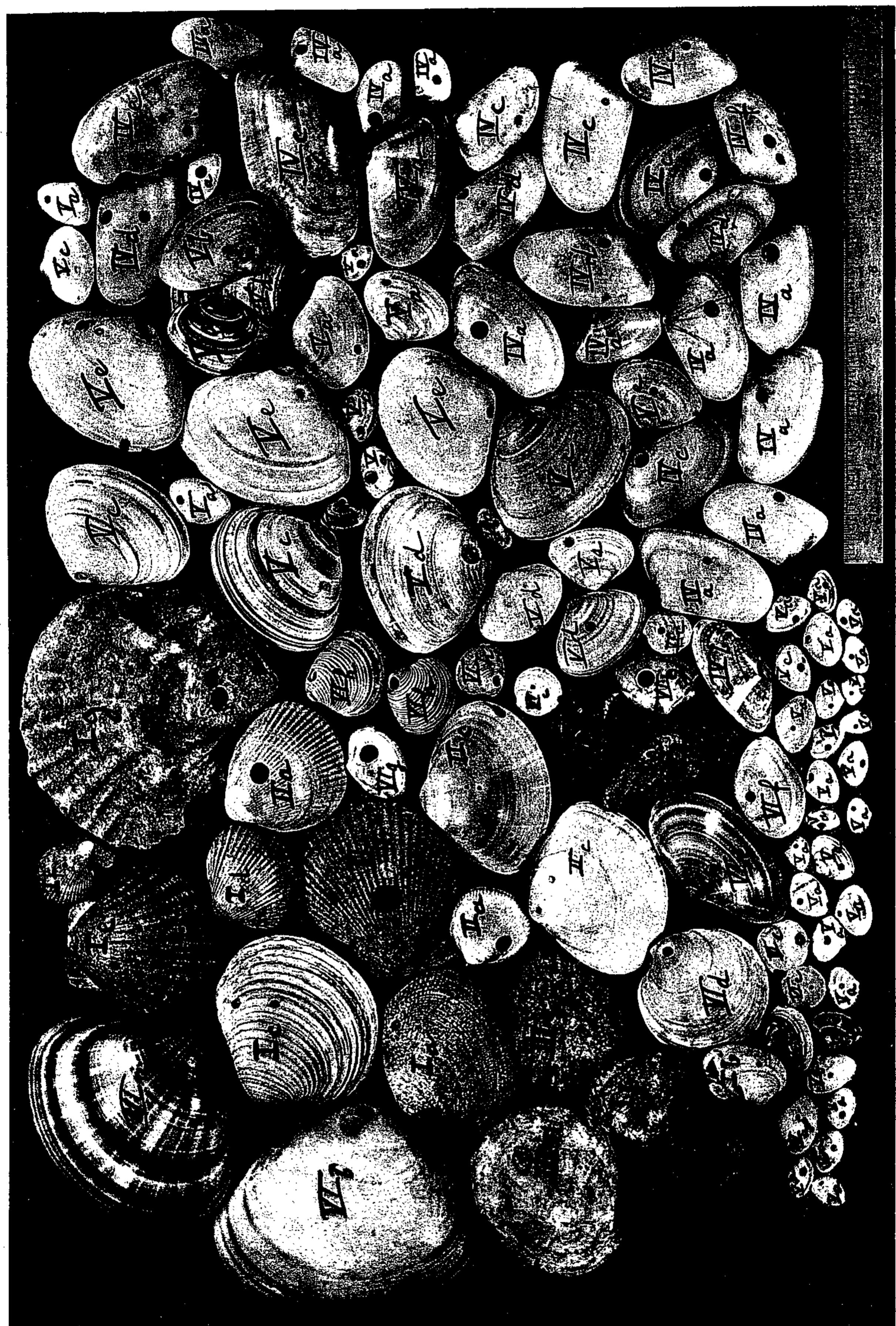
FIG. IV. *Donax* percés par des *Natica catena*; a, quatorze *Donax trunculus* portant un orifice; diamètres et situations variés; b, *Donax politus* percé au crochet; c, six *Donax trunculus* portant un orifice inachevé; diamètres et situations variés. On voit sur plusieurs, la saillie ombilicale au fond du trou; d, quatre *Donax trunculus* portant deux orifices dont un inachevé (sur l'un d'eux on voit les lignes de division de la valve en trois secteurs pour le repérage des orifices); e, un *Donax trunculus* portant un orifice complètement percé et deux inachevés tangents, de diamètres différents; f, valve à deux orifices achevés, de diamètres différents.

FIG. V. *Mactra solida* percées par *Natica catena*; a, trente-sept valves percées d'un orifice unique : ce sont surtout des valves très petites, avec des orifices généralement petits, parfois assez grands, disposés en des points assez quelconques; b, une petite valve à deux orifices achevés, de même diamètre; une valve moyenne à double orifice avec empiètement réciproque; c, sept valves à orifice incomplètement foré; on note l'ombilic central : une seule des petites valves est dans ce cas; d, quatre valves portant deux ébauches de forage; e, deux valves portant un orifice achevé et une ébauche.

FIG. VI. Diverses espèces percées par *Natica*; a, *Mactra stultorum* (de la Méditerranée); b, *Mactra glauca* (d'Arcachon) à deux orifices, dont l'un incomplètement percé; c, quatre *Lucina tenuis*; d, *Dosinia exoleta* (sur laquelle se voit bien l'abasurie initiale); e, *Tellina depressa* (de la Méditerranée); f, *Tellina fabula* (de l'Océan); g, Deux petites *Cytherea chione* percées par un orifice de grand diamètre; h, trois *Venus gallina*.

NOTE COMPLÉMENTAIRE

Ce mémoire était imprimé quand j'ai eu connaissance du travail de C. R. BOETTGER (Die Lage der Bohrstelle beim Angriff der Raubschnecken aus der Familie Naticida. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, CXXXVI, 1930, p. 453-463), qui a trait au mode d'attaque des Lamellibranches fouisseurs par les Naticidés.



Auct. phot.

COQUILLES PERFORÉES PAR DES GASTÉROPODES

