

OBSERVATIONS ÉTHOLOGIQUES SUR *COENOBITA BREVIMANUS* DANA, 1852 (Crustacé, Décapode, Anomoure)

PAR

Mme S. VUILLEMIN

(Laboratoire de Zoologie — Biologie Générale)

RÉSUMÉ

Le Paguridé terrestre *Coenobita brevimanus* Dana tue le Mollusque Gastéropode *Achatina fulica* Bowdich pour occuper sa coquille. Il se fixe ensuite à cette coquille par le telson qui forme un large crochet solidement agrippé à la columelle.

ABSTRACT

The terrestrial Hermit crab *Coenobita brevimanus* Dana kills the Gastropod mollusc *Achatina fulica* Bowdich in order to take up its shell. He then fastens itself to that shell by its telson which makes up a wide hook firmly grasped to the columella.

★

Coenobita brevimanus Dana se rencontre de la côte orientale d'Afrique, aux Hawaï et aux Tuamotu (FOREST, 1954). Signalé à l'île aux Prunes (Est de Madagascar) sous le nom de *C. Clypeatus* par LENZ (1910) et à Nosy Tanikely (DECHANCÉ, 1964), nous l'avons trouvé à l'île Sainte-Marie (Est de Madagascar) à Nosy-Be (Nord-ouest de Madagascar) et sur la côte Ouest de la Grande Comore.

Dans ce dernier biotope, au cours de l'été austral, en décembre notamment, vers 22 heures, des centaines de Cénobites traversent la route de Moroni à Mitsamiouli, les uns allant à la mer, les autres en revenant. Leurs coquilles craquent sous les roues des autos qui circulent et leurs restes font le régal des *Tanrec*. Nous nous sommes alors demandés par quel concours de circonstances ces nombreux Crustacés avaient pu trouver autant de coquilles vides d'Achatine pour se loger, ou se reloger, puisque tout gros exemplaire dont l'écusson céphalothoracique dépasse constamment du péristome (*Pl. I, ph. 1 et 2*) abandonne aussitôt sa coquille si cette dernière est saisie au voisinage de l'apex. Le Crustacé s'enfuit alors, l'abdomen nu, à la recherche d'un abri.

D'autre part, lorsque de nombreux Cénobites sont rassemblés, des odeurs pestilentielles se répandent à l'entour faisant d'eux les Décapodes les plus malodorants.

Nous sommes alors amenés à penser que l'Achatine, unique Gastéropode terrestre, que l'on remarque autant par la taille que par le nombre, à la Grande Comore, pourrait être tuée par le Cénobite recherchant un logement.

OCCUPATION DES COQUILLES

Comme la technique (1) préconisée par SEURAT (1904) ne donne aucun résultat avec *Coenobita brevimanus* qui est fortement agrippé à la columelle, nous avons dû casser l'apex des coquilles d'Achatine et chatouiller, par l'ouverture ainsi pratiquée, l'abdomen du Cénobite les occupant pour provoquer la sortie de ce dernier.

De nombreux *C. brevimanus* extraits de leur coquille sont placés par groupe de trois dans un terrarium en présence de coquilles d'Achatine dont la taille est sensiblement la même que celle de la coquille abandonnée par le Crustacé et qui sont occupées par un Mollusque vivant. Pendant que des Achatines se mettent à ramper, d'autres s'attardent dans leur coquille et demeurent retractées à la limite du péristome. Ce sont les coquilles contenant ces dernières qui attirent le Cénobite. Le Crustacé s'approche de la coquille, l'enserme de ses 2^e et 3^e péréiopodes tandis que son abdomen reste enroulé, tangent latéralement à la coquille. Pour en faire le tour et chercher l'ouverture, il progresse en frôlant la coquille de son abdomen, prenant appui sur celle-ci avec le 2^e et le 3^e péréiopodes gauches tandis que le 2^e et 3^e péréiopodes droits s'appuient

(1) « On peut extraire les Uga (*Coenobita perlata* Edwards) de leur coquille en saisissant la partie antérieure du Céphalothorax et en leur faisant subir un mouvement de rotation de sens contraire à l'enroulement de la coquille c'est-à-dire dans le sens des aiguilles d'une montre et en tirant ensuite ».

sur le fond du terrarium. Il chevauche la coquille de tout son céphalothorax et, si le péristome fait face au substratum, il la fait basculer pour que son ouverture devienne accessible.

En position dorso-latérale par rapport à la coquille, il bloque celle-ci avec ses 2^e et 3^e péréiopodes et son abdomen maintenu enroulé sur lui-même, perpendiculairement au bord columellaire du péristome. Le 3^e péréiopode droit prend appui sur le substratum tandis que le dactylopodite du 3^e péréiopode gauche s'agrippe à la ligne de suture de l'avant dernier tour de spire (*Pl. II, ph. 1 et 2*) retenant la coquille. L'un des deuxièmes péréiopodes accompagne les pinces qui plongent dans l'ouverture. Son rôle est de repousser le bord externe du péristome tandis que le 2^e péréiopode correspondant retient la coquille. Le Cénobite explore l'ouverture à l'aide de ses pinces mais au lieu de se retirer comme le font en général les Bernard l'Ermite lorsqu'ils constatent la présence d'un habitant dans la coquille (BOHN, 1903-a), *Coenobita brevimanus* tente en vain d'extirper le Gastéropode. Il le pince et à chaque pincement l'Achatine se rétracte un peu plus dans la coquille en émettant un long cordon verdâtre et visqueux de déjection que le Crustacé enlève au fur et à mesure. Lorsque la cavité ménagée par la rétraction du Mollusque est assez vaste, le Crustacé hisse son abdomen enroulé, sur le péristome. Une rotation de 180° sur lui-même lui permet de plonger l'extrémité postérieure de son abdomen dans la cavité (*Pl. III, ph. 2*). Entre deux pauses, nous voyons alors l'abdomen du Cénobite se tremousser, harcelant le Mollusque de son telson et de ses uropodes. Quelques cénobites ramènent leur extrémité abdominale sur le péristome puis la font pénétrer à nouveau dans la cavité pour tourmenter le Mollusque qui se comprime de plus en plus dans les premiers tours de spire. Lorsque la profondeur de la cavité est suffisante à son hébergement, le Crustacé pivote sur sa droite, de 90° et se coulisse dans la coquille jusqu'au niveau des 4^e péréiopodes. Toute cette installation dure 1 heure.

L'Achatine meurt rapidement par asphyxie et compte tenu de la température ambiante (27°) se décompose aussitôt. Le Crustacé s'installe d'autant plus profondément dans la coquille que la décomposition du Mollusque est plus avancée. Les Cénobites étant des Crustacés grimpeurs c'est au cours de leur descente des parois grillagés (*Pl. IV*) comme des rochers de basalte ou des racines aériennes de *Pandanus* que la coquille se vide des produits de décomposition comme des excréments. En effet, à aucun moment, nous n'avons pu observer les Cénobites quitter leur coquille pour en éliminer leurs excréments comme le signale SEURAT (1904) à propos de *Coenobita perlata* Edwards (1).

(1) « Les uga sortent de leur coquille pour en rejeter leurs excréments. Quand on les enferme dans une boîte dont le fond est un grillage métallique on trouve le matin les excréments qui sont tombés à terre, ayant passé à travers le grillage ; la coquille est d'ailleurs toujours propre à l'intérieur.

Le comportement de *Coenobita brevimanus* vis-à-vis d'un Gastéropode vivant diffère de celui d'*Eupagurus bernhardus* qui ne touche pas aux coquilles contenant un Gastéropode sain. Toutefois, si ce Pagure trouve une coquille qui lui convient occupée par un Mollusque malade, il le mange et vide la coquille (BRIGHTWELL, 1952 ; SHONE, 1961).

D'après ACASSIZ (1875), en présence de Gastéropodes vivants, les Pagures marins attendent la mort du Mollusque en vue de pouvoir l'extraire de sa coquille, le manger et occuper sa place. Pour RABAUD (1941), les Pagures « ne cherchent pas à déboucher un orifice où se puisse loger leur abdomen ». Or lorsque *Coenobita brevimanus* rencontre une coquille contenant une Achatine morte dont le pied émerge de l'ouverture, il l'extirpe en la crochetant avec les 2^e et 3^e péréiopodes gauches qui sont courbes et terminés par une griffe. Les restes du Mollusques sont rejetés et la coquille une fois vidée est occupée par le Crustacé.

Le comportement de *Coenobita brevimanus* vis-à-vis des coquilles d'Achatine contenant un Mollusque vivant contribue à étendre nos connaissances sur l'éthologie des Pagures, connaissances qui portaient surtout sur l'attitude de ces Crustacés en présence de coquilles vides. Indifférents au sens de l'enroulement dextre ou senestre des coquilles (MARCHAL, 1891 ; A. MILNE-EDWARDS et BOUVIER, 1891 ; BOUVIER, 1892 ; RABAUD, 1936, 1941), les Pagures marins occupent des abris variés (MACKAY, 1945) mais ont une préférence pour certaines coquilles (RUFFORD, 1898 ; FOREST, 1953 ; REESE, 1962) qu'ils explorent (BOHN, 1903-a, 1903-b) et sélectionnent (REESE, 1966 ; KINOSITA, OKAJIMA, 1968).

FIXATION DU CÉNOBITE A LA COQUILLE D'ACHATINE

La plupart des observations antérieures portent sur des Paguridés marins. Pour H. MILNE-EDWARDS (1836, 1837) le Pagure traîne toujours une coquille dans laquelle il s'accroche à l'aide des appendices du pénultième segment de l'abdomen. Lorsque le Pagure explore l'intérieur d'une cavité qui ne lui convient pas (BOHN, 1903-a), « il se lasse et ramène les crochets adhésifs contre le corps ou bien il sort ».

D'après THOMPSON (1903), *Eupagurus longicarpus*, *Eupagurus annulipes*, *Eupagurus acadianus* et *Eupagurus pollicaris* se maintiennent dans leur coquille principalement par la prise du telson calcifié et des uropodes sur la columelle, les aires granuleuses des appendices thoraciques postérieurs pouvant les assister.

BARNARD (1950) indique à propos des Paguridés, que les uropodes sont adaptés au maintien du corps dans les coquilles vides de mollusques ou d'autres objets creux. Toutefois RABAUD (1941, 1946) assure

qu'en ce qui concerne la fixation des Pagures à la coquille, le rôle essentiel et constant appartient à la musculature abdominale, exclusivement aux muscles fléchisseurs. C'est seulement quand le rôle de la musculature est terminé que l'uropode droit intervient, lorsque le Pagure s'étend longuement en dehors de la coquille. Pour CHAPPLE (1966), la décalcification de l'abdomen et l'asymétrie des muscles fléchisseurs ventraux sont responsables, chez *Pagurus granosimanus* Stimpson, d'un mécanisme « hydrostatique » par lequel l'abdomen se dilate pour s'ajuster fortement à la coquille maintenant ainsi le Crustacé. Chez ce Pagure, l'uropode droit est accroché normalement à la columelle tandis que l'uropode gauche s'appuie contre la paroi interne de la coquille.

En ce qui concerne les Paguridés terrestres, les Cénobites, BORRADAILE (1903) signale, sous le nom de *C. clypeatus*, que *C. brevimanus* possède un dispositif retenant la coquille. Ce dispositif comprend d'une part, une ancre formée par le 6^e segment abdominal et ses appendices, et d'autre part, une large bande musculaire, ventro-abdominale : le « câble de l'ancre » ayant approximativement le même rôle que le muscle columellaire du Gastéropode constructeur de la coquille. Pour HARMS (1932), ce sont les uropodes qui maintiennent le Cénobite à la coquille.

Or, *C. brevimanus* de la Grande-Comore nous a révélé que son mode de fixation à la coquille d'*Achatina fulica* Bowdich est différent.

Si ce Cénobite grimpe aisément aux rochers de basalte en s'agrippant aux moindres aspérités au moyen de ses 2^e et 3^e péréiopodes courbes et terminés par une griffe, il en effectue la descente parfois brutalement. En effet, sa coquille l'entraîne souvent dans une chute à la suite de laquelle l'apex de la coquille est brisé (Pl. I, ph. 1). Ce sont ces coquilles endommagées à des degrés différents qui nous ont révélé que le Cénobite s'accroche à la columelle par le telson (Pl. VI). Ce dernier, toujours replié sur la face ventrale de l'abdomen (Pl. III, ph. 1) comprend 4 lobes réunis par une partie centrale faite de plagues calcifiées disjointes (Pl. V) qui confèrent au telson une grande souplesse, permettant notamment aux 2 lobes terminaux de se crocheter très solidement à la columelle. Que le Cénobite soit, réfugié dans sa coquille (Pl. I, ph. 1), étiré au cours de ses déplacements (Pl. I, ph. 2), vivant ou mort, il demeure agrippé par le telson à la columelle de la coquille d'Achatine. Très exceptionnellement, l'uropode droit prend appui sur la columelle. *Coenobita* n'abandonne les coquilles d'Achatine réduites aux deux derniers tours de spire qu'après la rupture du seul morceau de columelle après lequel il se fixait.

Par contre, chez les Pagures marins, d'après RABAUD (1941), le telson « entre en contact avec la paroi de la coquille et ne s'accroche pas à la columelle. Sa calcification paraît sans emploi... lorsque le Pagure s'enfonce dans sa coquille..., il prend contact pas sa

face dorsale repliée en dessous. L'appui est purement musculaire ».

Lorsqu'on observe un *C. brevimanus* reculant dans une coquille « fenêtrée », on constate qu'au fur et à mesure que le Crustacé s'enfonce dans la coquille jusqu'à ce que son céphalothorax se coince dans l'ouverture, l'abdomen progresse en direction de l'apex en s'enroulant ventralement autour de la columelle. Le telson s'accroche alors à celle-ci, tandis que le céphalothorax et les péréiopodes contractés obturent hermétiquement l'ouverture (Pl. VI). En arrière de ce « bouchon » céphalothoracique, l'abdomen est souple, décontracté. Ce n'est que dans une coquille détériorée que l'abdomen se dilate à la suite de la contraction du Crustacé, dans ce qui lui reste de coquille, parce que le telson manque de recul.

Selon RABAUD (1941), quand un Pagure marin traîne une coquille, les muscles des segments antérieurs et moyens de l'abdomen suffisent à la maintenir. Et c'est en ayant la paroi abdominale fortement plaquée contre la coquille (CHAPPLE, 1966) que le Pagure se déplace.

Chez les Cénobites, ce n'est pas le cas. Un espace, certes étroit, est ménagé entre leur corps et la coquille que soutiennent les 4^e et 5^e péréiopodes ainsi que les uropodes. Or, la paroi antéro-dorsale de l'abdomen est le siège d'une respiration cutanée si intense, qu'elle peut suffire, seule, à assurer la survie des Crustacés, après ablation des branchies et des branchiostégites (BORRADAILE, 1903 ; HARMS, 1932). Son importance est telle que deux cœurs accessoires, situés de part et d'autre de la partie antérieure de l'abdomen propulsent le sang en cet endroit (BOUVIER, 1890 ; HARMS, 1932 ; BALSS, 1944). Aussi, le maintien par le telson, dans la coquille d'Achatine, du Cénobite, semble être un moyen de fixation conforme à sa biologie lui permettant notamment d'assurer l'aération de la partie antérieure de son abdomen.

Manuscrit, remis le 28 février 1969.

BIBLIOGRAPHIE

- AGASSIZ (A.). — *Instinct in hermit-crabs*. « Amer. J. Sci. » 10, 290-291, 1875.
- BALSS (H.). — *Decapoda*. « Bonns klassen und Ordnungen des Tierreichs, Band 5, Abt. 1, Buch 7, 470-517, 1944.
- BARNARD (K.H.). — *Descriptive catalogue of South African Decapod Crustacea. (Crabs and Shrimps)*. « Ann. South Afr. Mus. » 38, 406-470, 1950.
- BOHN (G.). — *De la recherche des abris par les animaux marins littoraux*. « Bull. Inst. Gen. Psychol. », Paris, 1, 493-495, 1903-a.
- BOHN (G.). — *De l'évolution des connaissances chez les animaux littoraux*. « Bull. Inst. Gen. Psychol. », Paris, 1, 590-629, 1903-b.
- BORRADAILE (L.A.). — *Land crustaceans in the Fauna and geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes*. « Gardiner », Cambridge, 1, 64-100, 1903.

- BOUVIER (E.L.). — *Sur la circulation et quelques dispositions organiques des Pagures terrestres du genre Cénobite*. « Bull. Soc. Philomathique », Paris, 2, 194-197, 1890.
- BOUVIER (E.L.). — *Observations sur les mœurs des pagures faites au laboratoire maritime de St. Vaast-la-Hague pendant le mois d'août 1891*. « Bull. Soc. Philomathique », Paris, 8, 4, 5-9, 1892.
- BRIGHTWELL (L.R.). — *Further notes on the hermit crab, Eupigurus bernhardus and associated animals*. « Proc. Zool. Soc. », London, 123, 61-64, 1952.
- CHAPPLE (W.D.). — *Asymmetry of the motor system in the hermit crab Pagurus granosimanus Stimpson*. « J. Exp. Biol. » G.B. 45, 1, 65-81, 1966.
- DANA (J.D.). — *Crustacea*. « United States Exploring Expedition », 13, 1, 473-474, 1852.
- DECHANCÉ (M.). — *Sur une collection de Crustacés pagurides de Madagascar et des Comores*. « Cahiers ORSTOM (Océanographie) », 2, 2, 27-41, 1964.
- FOREST (J.). — *Crustacés Décapodes Marcheurs des Iles de Tahiti et des Tuamotu. I. Paguridea*. « Bull. Mus. Nat. Hist. nat. » Paris, 2^o sér., 26, 1, 77-79, 1954.
- HARMS (J.W.). — *Die realisations von Genen und die consequente Adaptation. II. Birgus latro L. als Landkrebs und seine Beziehungen zu den Coenobiten*. « Z. wiss. Zool. », 140, 167-290, 1932.
- KINOSITA (H.), OKAJIMA (A.). — *En japonais. (Capacité de mesure des tailles et des formes dans le comportement de recherche des coquilles des Coenobita regosus)*. — Dobutsugaku Zasshi, Jap., 77, n^{os} 8-9, 233-72, 1968.
- LENZ (H.). — *Crustaceen von Madagaskar, Ostafrika und Ceylan, in A. Voeltzkow, Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905 mit Mitteln der Hermann und Elise geb.* « Heckmann Wentzel — Stiftung ausgeführt, 2, 539-576, 1910.
- MACKAY (D.C.). — *Gastropod shells inhabited by Hawaiian hermit crabs*. « Nautilus », 58, 120-124, 1945.
- MARCHAL (P.). — *Sur un Pagure habitant une coquille senestre (Neptuna contraria Chenu)*. « Bull. Soc. Zool. Fce », 15, 267-269, 1890.
- MILNE-EDWARDS (H.). — *Observations zoologiques sur les pagures et description d'un nouveau genre de la tribu des paguriens*. « Ann. Sci. nat. Zool. », 2^o sér., 6, 257-288, 1836.
- MILNE-EDWARDS (H.). — *Histoire naturelle des Crustacés*. « Librairie Encyclopédique », Paris, 2, 209-242, 1837.
- MILNE-EDWARDS (A.) et BOUVIER (E.L.). — *Sur les modifications que subissent les pagures suivant l'enroulement de la coquille qu'ils habitent*. « Bull. Soc. Philomathique », 3, 3, 151-153, 1891.
- RABAUD (E.). — *Les pagures et le sens de l'enroulement des coquilles qu'ils habitent*. « Bull. Soc. Zool. Fce. » 61, 277-282, 1936.
- RABAUD (E.). — *Recherches sur l'adaptation et le comportement des pagures*. « Arch. Zool. Exp. G^{ie}. » 82, 181-285, 1941.
- RABAUD (E.). — *Les pagures et leurs coquilles*. « Nature », Paris, 3120, 277-279, 1946.
- REESE (E.S.). — *Shell selection behaviour of hermit crabs*. « Animal Behav. » G.B., 10, 3-4, 347-360, 1962.
- REESE (E.S.). — *The behavioral mechanisms underlying shell selection by hermit crabs*. « Behaviour », 21, 1-2, 78-126, 1963.
- RUFFORD (P.). — *The struggle of existence among hermit crabs*. « Zoologist Lond. » 4, 2, p. 131, 1898.
- SEURAT (L.G.). — *Observations biologiques sur les Cénobites (Coenobita perlata Edwards)*. « Bull. Mus. Nat. Hist. nat. » Paris, 10, 238-242, 1904.
- SHONE (H.). — *Complex behavior in physiology of Crustacea. Waterman, II. Sense organs, integration, and behavior*. « Academic Press », New-York and London, 13, 465-520, 1961.
- THOMPSON (M.T.). — *The metamorphosis of the hermit crab*. « Proc. Boston Soc. Nat. Hist. » 31, 147-209, 1903.

PLANCHE I

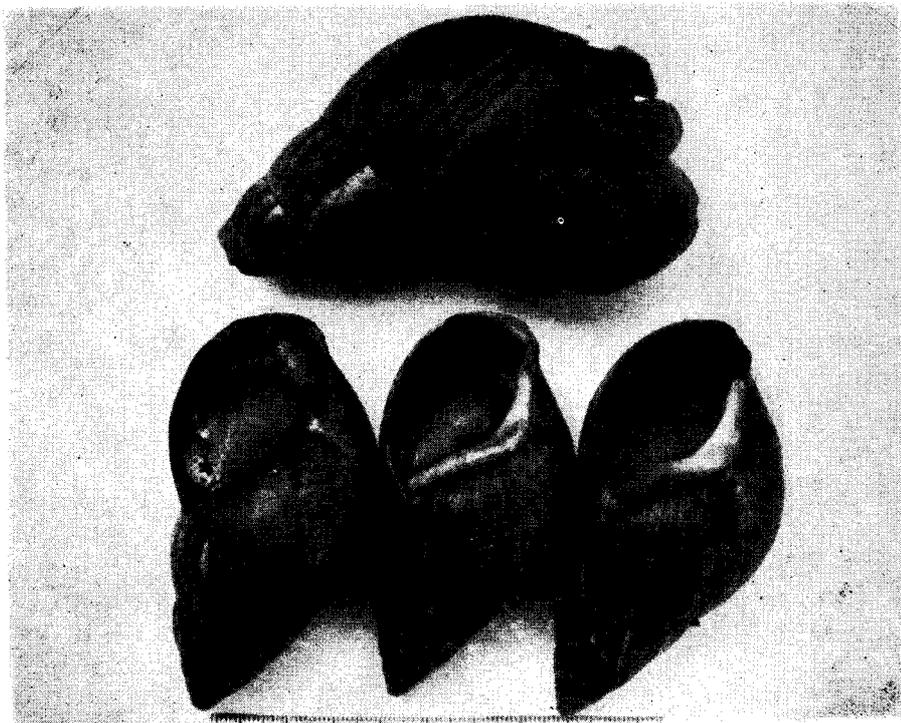


Photo 1. — Coquilles d'Achatine montrant 4 degrés d'encombrement de la cavité par *Coenobita brevimanus*



Photo 2. — Cénobite trainant sa coquille d'où dépasse la totalité du céphalothorax

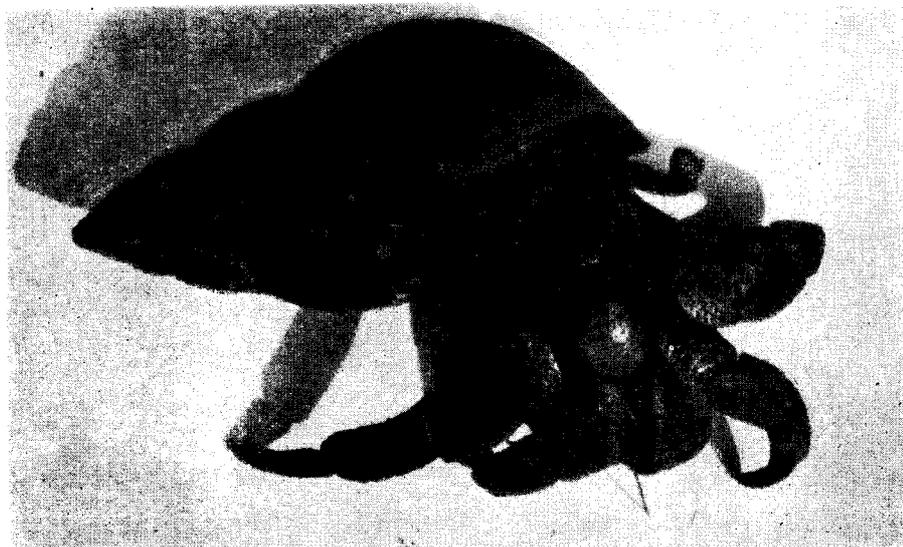


PLANCHE II

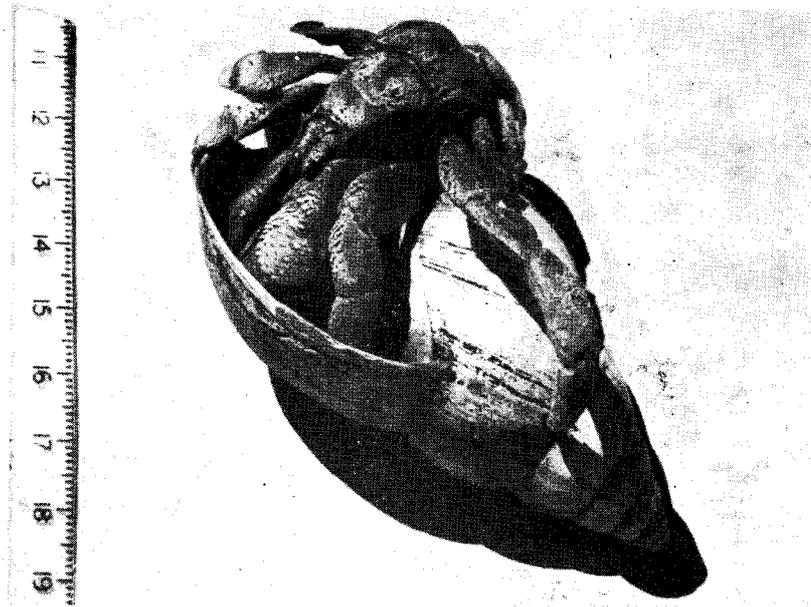


Photo 1

Photos 1 et 2. — Deux attitudes du Cénobite harcelant une Achatine dans sa coquille

Photo 2

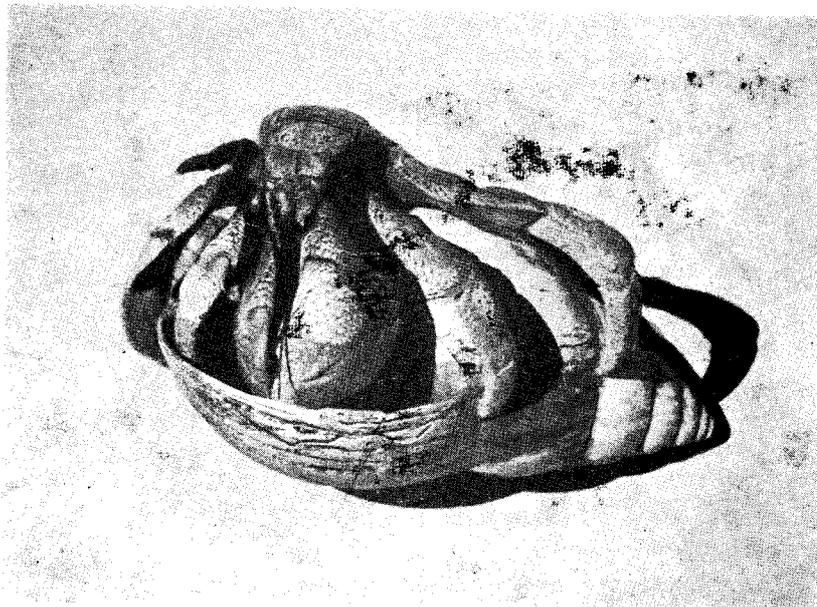


PLANCHE III

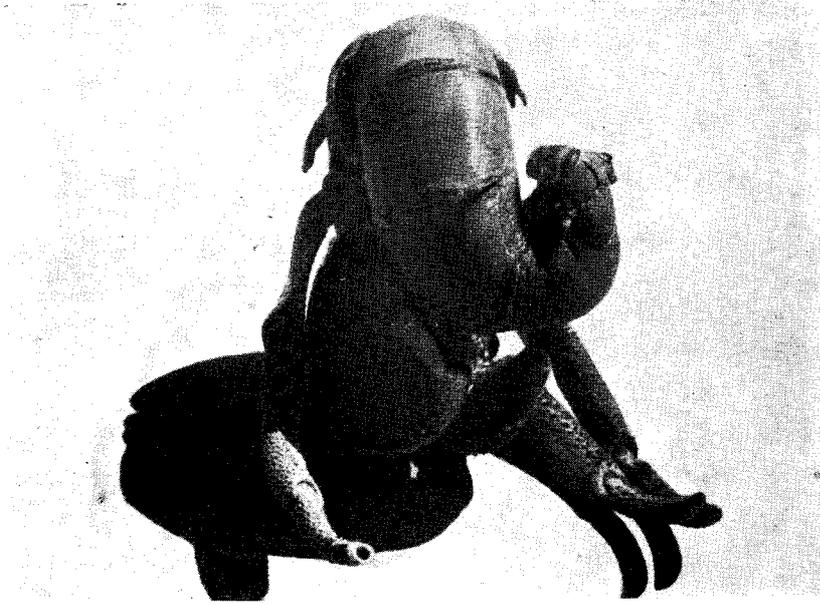


Photo 1. — Coenobita brevimanus extrait d'une coquille d'Achatine et montrant son extrémité abdominale

Photo 2. — Coenobita ♀ tourmentant, de son extrémité abdominale postérieure, le Gastéropode tassé au fond de la coquille

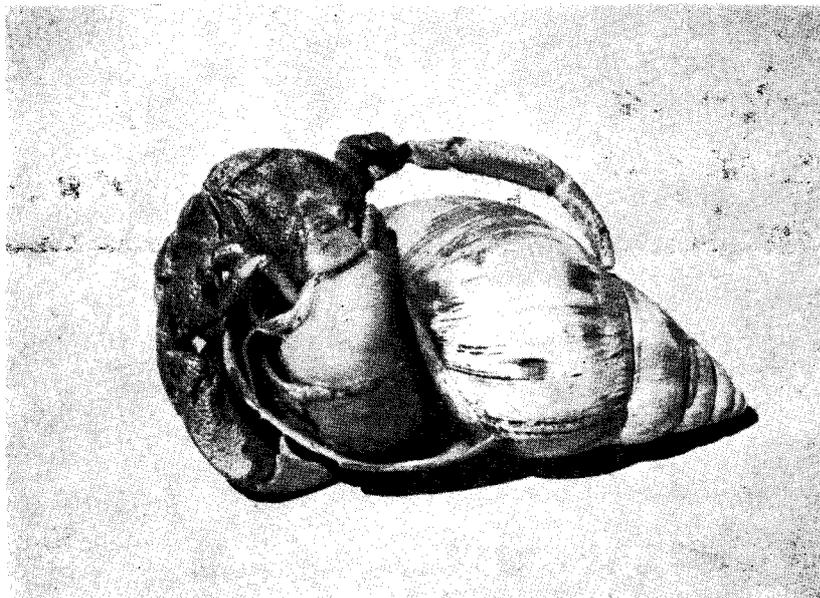


PLANCHE IV

Descente du Cénobite d'une paroi grillagée



PLANCHE V

Extrémité abdominale postérieure du Cénobite

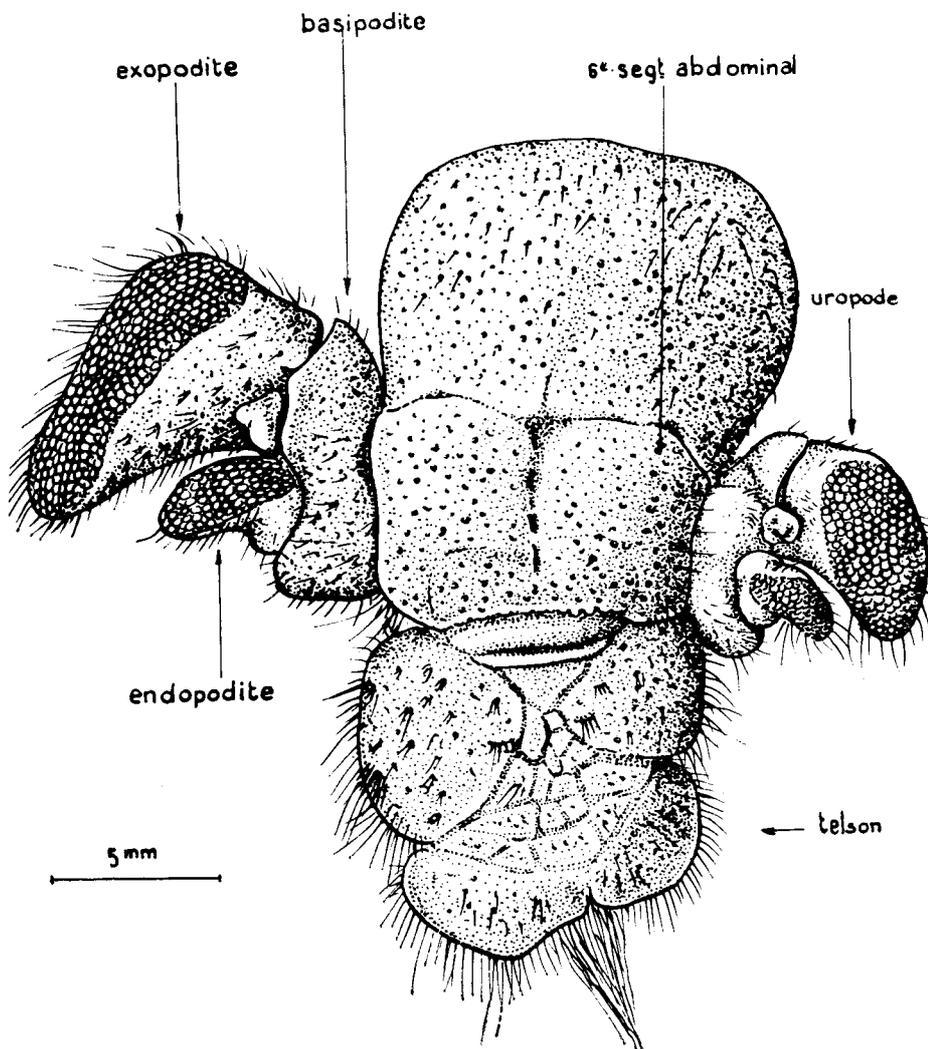
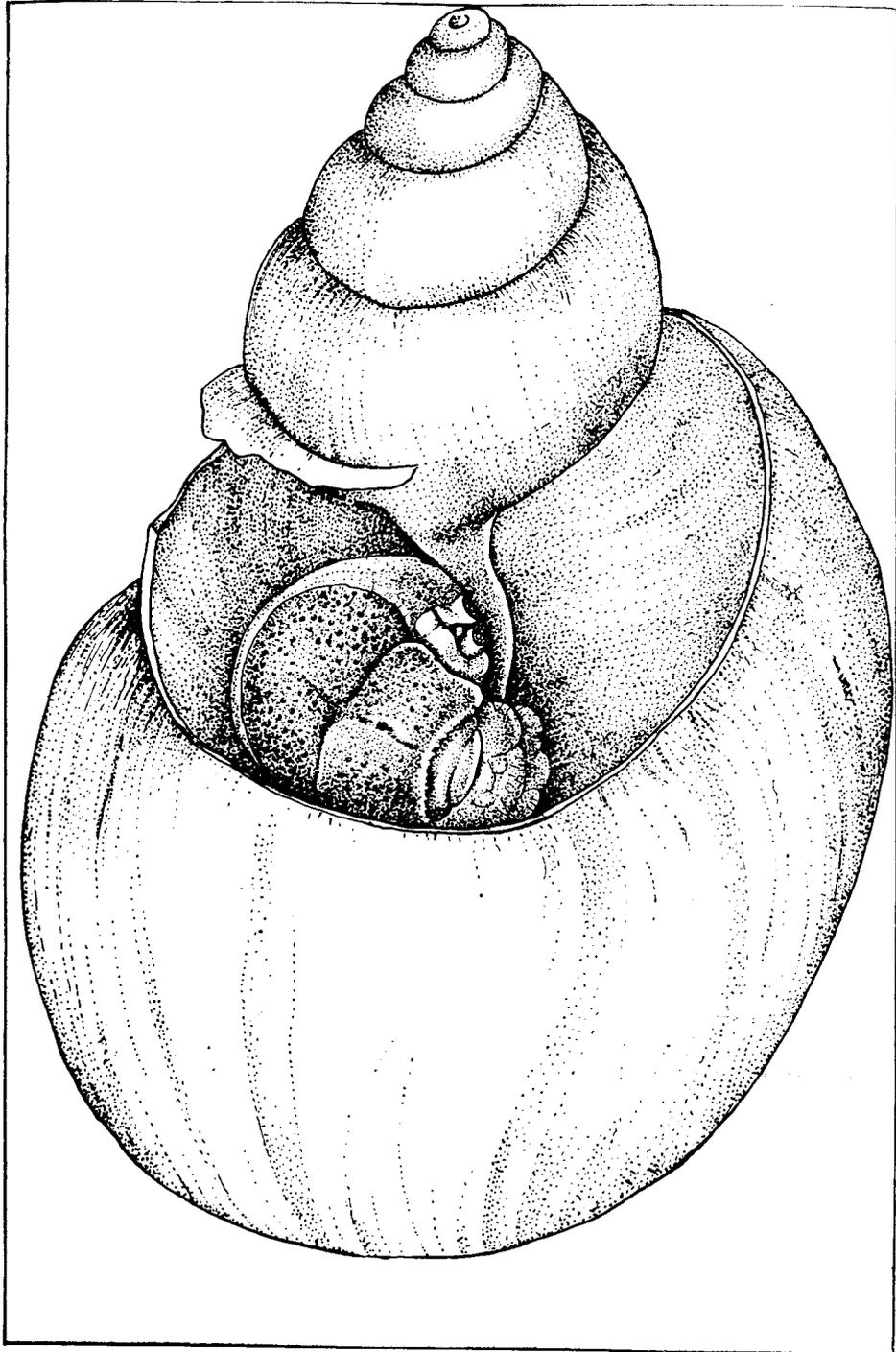


PLANCHE VI

Extrémité abdominale postérieure du Cénobite



Coquille ajourée d'*Achatina fulica* Bowdich et occupée par *Cænobita brevipennis* qui s'accroche à la columelle par le telson ($\times 2$)