

Les mollusques perforants

Jean BUYLE

Avenue Maurice Maeterlinck, 56
B-1030 Bruxelles - Belgique

KEYWORDS: Boring molluscs, Bivalvia, Gastropoda.

ABSTRACT: In search of a better protection against predators, molluscs have developed various ways of adaptation and evolution to bury themselves in different substrates. The most striking examples are found among the bivalvia.

RESUME: Dans la recherche d'une meilleure protection contre les prédateurs, les mollusques ont développé différents modes d'adaptations et d'évolution pour s'enfouir dans différents substrats. Les exemples les plus élaborés se rencontrent principalement chez les bivalves.

INTRODUCTION

Cet article ne concerne pas les gastéropodes carnivores perceurs de coquilles d'autres mollusques qu'ils attaquent au moyen de leur radula armée de solides dents pointues, en s'aidant de sécrétions glandulaires, mais il concerne les mollusques qui, pour se mettre à l'abri des prédateurs, creusent un habitat dans les matériaux les plus divers et de degrés de dureté les plus variés. Ils apparaissent à l'ère secondaire et LAMY (1930) remarque que cette habitude protectrice coïncide avec l'apparition des gastéropodes carnivores.

Les exemples les plus remarquables s'observent chez les bivalves.

Habituellement, ces animaux vivent enfouis dans le sable ou la vase qu'ils pénètrent facilement, grâce à l'action d'un organe souple et charnu : le pied, formé d'un vaste espace sanguin entouré de couches musculaires circulaires, longitudinales et croisées. L'enfouissement se fait en plusieurs étapes. Les muscles adducteurs détendus, les siphons fermés, le pied, gonflé par l'afflux sanguin résultant de la contraction de muscles appropriés, s'enfonce jusqu'à sa longueur maximale. A ce moment, la partie terminale commence à se dilater, les

adducteurs se contractent brusquement et forcent l'eau de la cavité du manteau au travers de l'ouverture pédieuse, de façon à aider à la pénétration. Ensuite, la dilatation complète de la partie antérieure du pied va créer le point d'ancrage nécessaire pour tirer la coquille vers le bas. Ce mouvement sera facilité par le balancement des valves, dans un axe antéro-postérieur, provoqué par la contraction alternée des muscles rétracteurs antérieur et postérieur du pied. Suit, pour terminer, un moment d'immobilité lorsque le pied explore le milieu, avant de recommencer le cycle.

Certains bivalves sont actifs en permanence, d'autres trouvent une place convenable et y restent pour de longues périodes. La forme du pied varie suivant la forme de la coquille et la nature du milieu ; les coquilles les plus allongées et les plus aplaties bilatéralement sont les plus agiles et les plus rapides dans leur enfouissement.

Pour se mettre à l'abri des prédateurs, certains bivalves peuvent aussi pénétrer dans des milieux plus compacts, où les loges sont mieux individualisées. Une telle pénétration nécessite évidemment un travail d'excavation plus poussé. On peut les rencontrer dans le corail, la tourbe, le bois, les argiles compactes, le

gneiss et même dans des roches très dures comme le marbre et le granit. Ces loges sont souvent profondes et enferment l'animal pour toute sa vie.

HISTORIQUE DES ETUDES ET HYPOTHESES.

Cette pénétration des bivalves dans les roches a intrigué depuis longtemps les observateurs et a engendré les hypothèses les plus diverses quant au procédé utilisé. CAILLAUD, (1856) a fait l'inventaire des explications qui avaient déjà été proposées :

La plus ancienne date de 1570 lorsque ALDROVANTE, Professeur à l'Université de Bologne, formulait l'hypothèse que ces bivalves naissaient spontanément dans l'argile qui se durcissait par la suite autour des animaux pour les emprisonner.

En 1712, REAUMUR pensait que le creusement par l'animal n'était possible que dans l'argile, qui se pétrifiait par la suite, pour se transformer en roche dure.

En 1757, ADANSON observait que les pholades creusaient leur logement par un procédé purement mécanique, en utilisant le mouvement des valves garnies d'aspérités épineuses capables de détacher les parcelles du matériau à éliminer.

En 1763, DE LA FAILLE avançait, pour la première fois, l'hypothèse que les perforations étaient dues à une sécrétion acide.

Pour GARNER, en 1835, le creusement est produit par la force hydraulique résultant de puissants courants produits par des cils vibratiles et secondairement, parfois, par les mouvements des valves.

En 1848, HANCOCK défend l'opinion que l'instrument de perforation est constitué par la partie antérieure des tissus de l'animal, dans lesquels ont été incorporées des particules siliceuses, de façon à former une surface permettant l'abrasion par frottement.

En 1853, ACUPITAINE explique le creusement par l'action combinée, à la fois mécanique et chimique.

L'énumération de ces diverses opinions reflète bien la divergence des mécanismes déjà proposés à cette époque.

LAMY, (1930) citait les mêmes hypothèses à l'exception, bien entendu, de la génération spontanée et de la pétrification, ajoutant pour les gastéropodes celle de l'action de la radula et celle du rôle prépondérant du pied.

PRINCIPAUX GROUPES

BIVALVES.

Les espèces de bivalves perforants appartiennent à plusieurs familles différentes, ce qui n'est pas surprenant si on considère l'avantage majeur que constitue ce mode de protection contre les prédateurs.

MYTILIDAE:

L'espèce *Lithophaga lithophaga*, (Fig. 1) qui perfore les roches calcaires dures et qui abonde dans certaines régions de la Méditerranée, est restée célèbre par les galeries creusées dans les colonnes de marbre du temple de Jupiter Serapis à Pozzuoli près de Naples.

A l'état juvénile, l'animal se fixe en un endroit qui lui convient et commence immédiatement à creuser. Au cours de ce travail, il est maintenu en position par les filaments de son byssus qu'il détache et reconstruit au fur et à mesure de son enfoncement. La coquille grandissant, l'animal sera emprisonné pour le restant de sa vie, l'ouverture perforée dans sa jeunesse étant devenue plus petite que le diamètre de la coquille. La pénétration en profondeur est cependant limitée par la longueur des deux siphons qui doivent toujours être capables de s'étendre jusqu'à l'ouverture pour assurer une bonne circulation de l'eau de mer.

Comment l'espèce parvient-elle à pénétrer des roches aussi dures ? Cette question a fait l'objet de longs débats entre ceux qui défendent l'hypothèse d'une action mécanique et ceux qui supposent une action chimique par la sécrétion d'un acide. On répliquait aux premiers que les

oscillations des valves n'avaient jamais été mises en évidence, que la fragilité des coquilles était difficilement compatible avec la dureté de la roche, que le périostracum restait intact. Aux autres, on rétorquait que la sécrétion d'un acide n'avait jamais été formellement confirmée par des analyses chimiques ou par des mesures de pH.

Cependant, l'hypothèse d'une action chimique restait plausible, l'animal étant incapable de perforer un substrat non calcaire. Les travaux réalisés aux laboratoires de Physiologie et de Biologie de l'Université Royale de Malte par JACCARINI, BANNISTER et MICALEFF (1968) ont apporté des éléments nouveaux. Ces auteurs, effectuant une analyse chimique approfondie des tissus des différents organes de l'animal, ont pu, en effet, mettre en évidence l'existence d'une mucoprotéine neutre sécrétée par des glandes palléales particulières et confirmer, en même temps, l'absence de production d'acide. Cette mucoprotéine possède une affinité très grande pour l'ion calcium qui peut être ainsi enlevé de la molécule de carbonate calcaire constituant la roche. La solubilisation du calcium sous forme d'un complexe soluble, appelé chélate, permet de détruire la roche calcaire par une action chimique non acide. (Les molécules chélatantes ou séquestrantes sont bien connues en chimie où elles sont utilisées dans de nombreuses applications).

Selon YONGE et THOMPSON (1976), le creusement chez *Lithophaga* est réalisé grâce à une espèce de tête de forage qui fait saillie à l'avant, entre les valves, et qui est formée par la fusion des bords antérieurs du manteau. Cette protubérance extensible est appliquée étroitement contre le fond de la cavité par l'action du byssus dont les filaments sont disposés en deux faisceaux indépendants. L'un est relié à un muscle rétracteur antérieur, l'autre à un muscle rétracteur postérieur. La contraction du muscle postérieur force les valves vers l'avant, celle du muscle antérieur permet le retour vers l'arrière, (ce qui se passe lorsque l'animal cesse de creuser). On a cons-

taté, en effet, une alternance de périodes de travail et de repos. La section de la cavité est elliptique, ce qui implique l'absence de rotation de l'animal pendant le creusement.

Le genre *Fungiacava* (Fig. 2) vit dans les madrépores solitaires du genre *Fungia*, dont la structure ovale et aplatie présente de nombreuses cloisons radiées comme chez les champignons à lamelles. Les valves de *Fungiacava* sont extrêmement minces et l'animal vit dans les cavités qu'il creuse dans le squelette du corail. Il recouvre sa cavité d'une couche d'aragonite et y vit entouré de son manteau qui le couvre entièrement. Ces conditions impliquent que le creusement ne peut être que chimique. L'animal vit la face ventrale dirigée vers le haut et les siphons étendus au travers du corps du corail, jusque dans la cavité digestive centrale de celui-ci. Lorsque le corail grandit, le mollusque creuse plus avant pour se déplacer et garder sa position de commensal. Il se nourrit en effet du surplus de zooxanthelles, symbiotes du corail, ainsi que du phytoplancton amené avec les animalcules qui servent de nourriture à son hôte. Il y a donc, dans cette façon de vivre, deux avantages : la protection et la nourriture, sans qu'il n'y ait compétition, ni rejet par l'hôte.

TRIDACNIDAE

Tridacna crocea (Fig.3) est un perforant très commun, vivant dans la zone des marées des récifs coralliens. L'animal, lorsqu'il est encore jeune, s'installe dans un creux et s'y fixe au moyen d'un solide byssus, son puissant muscle rétracteur lui donnant la force nécessaire pour appuyer fermement ses valves sur les parois du corail. Il entame le creusement par des mouvements de va-et-vient des valves épaisses, munies de côtes peu élevées et couvertes de courtes écailles. Ces mouvements se font aussi bien dans la direction latérale que longitudinale. Le creusement est mécanique. Il est réalisé, et cela semble exceptionnel, de manière

oblique, ce qui oblige à briser le corail pour en extraire la coquille. L'animal creuse seulement jusqu'au moment où le bord des valves atteint le niveau de la surface du corail. La cavité ainsi formée est suffisamment large pour permettre les mouvements d'ouverture des valves de l'animal qui, à l'inverse des autres bivalves, se place avec les sommets et la charnière vers le bas. Cette position résulte de l'adaptation à un mode de vie en symbiose avec des algues, les zooxanthelles. Celles-ci, présentes dans tous les tissus superficiels du manteau et des siphons, doivent, en effet, pouvoir capter la lumière solaire.

PETRICOLIDAE

Le genre *Petricola* comprend des mollusques habituellement nidificateurs, mais certains sont devenus des perforants comme *Petricola pholadiformis* (Fig.4) originaire d'Amérique, mais actuellement répandu dans toute l'Europe. Il creuse efficacement les roches tendres, l'argile compacte, la tourbe. L'animal étant attaché par son byssus, l'action de racle est produite par la contraction des muscles pédieux postérieurs qui forcent les bords antérieurs des valves, munis d'aspérités très coupantes, à creuser, à approfondir et à élargir sa loge.

MYIDAE

Dans cette famille qui comprend principalement des mollusques vivant profondément enfouis dans le sable, il convient de citer *Platyodon cancellatus* (Fig.5) qui creuse dans l'argile compacte et les grès tendres de la côte californienne.

La coquille, dont la région antérieure est arrondie et la région postérieure est tronquée et largement bâillante, présente une sculpture faite de côtes concentriques régulières. Un périostracum épais couvre les siphons. Il est épaissi vers l'extrémité postérieure pour former quatre expansions écailleuses. Lorsque l'animal grandit, celles-ci peuvent aider à l'élargissement de la cavité. Contrairement à la

plupart des bivalves où les rétracteurs pédieux sont responsables de l'enfoncement, celui-ci est réalisé ici par la contraction alternée des muscles adducteurs antérieur et postérieur, qui forcent les valves à creuser par des mouvements exécutés autour d'un axe dorso-ventral. En coupe, la cavité n'est pas circulaire ; elle est plus ou moins cordiforme et correspond au contour antérieur de la coquille. Ceci prouve qu'il n'y a pas de rotation de l'animal pendant le creusement.

HIATELLIDAE

Hiatella (Saxicava) arctica (Fig.6) peut, selon YONGE et THOMPSON (1976), présenter deux comportements différents : soit comme nidificateur, soit comme perforant. Lorsque les larves s'installent sur une surface dure, elles construisent des nids avec les filaments du byssus. Par contre, si la surface est tendre et homogène, elles se mettent à creuser et dans ce cas, il n'y a pas production de byssus. La forte érosion des valves indique que le creusement est mécanique. La pression de l'eau à l'intérieur de la cavité du manteau force les valves contre les parois, pendant que le point d'appui nécessaire est assuré par la dilatation des siphons rétractés et fermés. Le procédé est rudimentaire, mais efficace. La section circulaire du tunnel indique une rotation de l'animal pendant le creusement.

GASTROCHAENIDAE

Cette famille est constituée exclusivement de perforants vivant nombreux dans les récifs coralliens. Une espèce, cependant, existe dans les mers tempérées : *Rocellaria (Gastrochaena) dubia* (Fig.7). On la trouve dans les pierres calcaires, les grès, les coquilles de mollusques morts. L'animal possède un test mince ne recouvrant pas la totalité des parties molles qui apparaissent dans la grande ouverture ventrale antérieure. La cavité qu'il creuse a la forme d'un vase à col étroit. La paroi est tapissée d'un étui calcaire protecteur, émergeant de l'orifice et sécrété par les siphons

dépourvus de périostracum. L'animal se tient au fond de la cavité où il se fixe par le pied, muni d'une ventouse, qui fait saillie dans l'ouverture pédieuse. Le creusement est mécanique et probablement dû à la contraction des muscles rétracteurs antérieurs du pied. L'ouverture des valves, sous l'action du long ligament, et la pression hydrostatique de la cavité du manteau y collaborent probablement. Il n'y a pas de rotation de la coquille à l'intérieur de la cavité.

CLAVAGELLIDAE

Ces mollusques bivalves d'un type aberrant vivant dans les récifs coralliens sont des animaux remarquables, représentant probablement un stade avancé de l'évolution.

Les valves, très petites, sont libres à l'état juvénile. A l'état adulte, une seule valve, ou les deux valves, sont soudées dans la paroi d'un tube protecteur.

Pour le genre *Clavagella* (Fig.8), le creusement se réalise, selon YONGE et THOMPSON (1976), de la manière suivante: la coquille juvénile s'étant installée dans une anfractuosit  du corail, la valve gauche se cimente, tandis que la valve droite légèrement plus grande, creuse ou agrandit la cavité. On présume que, dans ce cas, la valve gauche procure le point d'appui nécessaire au creusement. Les siphons fusionnés participent à l'extension de la cavité en sécrétant un tube calcaire qui, grandissant à l'allure de la croissance du corail maintient l'ouverture au niveau de la surface.

Il est possible que des actions du pied, du byssus ou de la pression hydrostatique de la cavité du manteau interviennent dans l'édification de cette structure très spécialisée.

C'est probablement par un processus similaire que débute le développement du genre voisin *Penicillus* (Fig.9) qui se fixe dans le sable, et dont les deux valves minuscules et symétriques sont soudées à un tube qui peut atteindre une longueur de 20 cm; celui-ci est ouvert et parfois évasé à sa partie supérieure

qui peut être festonnée. La partie inférieure, enfouie dans le substrat, est fermée par un disque convexe, perforé comme une pomme d'arrosoir. Le développement de l'animal, le procédé d'enfouissement, la formation et l'utilité du disque restent un mystère.

Le groupe des perforants les plus hautement spécialisés appartient à la super-famille des Pholadacea comprenant les familles Pholadidae et Teredinidae. Cette super-famille groupe des bivalves adaptés au creusement dans des milieux plus ou moins durs, comme la tourbe, les coraux, les argiles compactes, le bois, les roches tendres.

Les caractères généraux de cette super-famille sont (Fig.10,11,12):

- Un pied développé en organe de succion, situé dans l'ouverture antérieure bâillante des valves.

- L'absence de dents à la charnière et la présence habituelle d'un petit chondrophore et d'un ligament interne.

- La présence à l'avant des sommets d'un bord dorsal réfléchi, servant d'attache au muscle adducteur antérieur, dont l'action est antagoniste de celle du muscle adducteur postérieur, lorsque l'animal creuse.

- L'existence d'un muscle adducteur ventral, ou au moins d'un épaissement musculaire situé au bord inférieur du manteau et placé à l'opposé des sommets. Il sert de pivot lors du balancement des valves, au cours du creusement.

- L'existence à l'une, ou aux deux extrémités de l'axe dorso-ventral, de saillies arrondies, les condyles, qui jouent le rôle de rotules d'articulation.

PHOLADIDAE

Il s'agit d'un groupe important de bivalves. Plus de vingt genres et sous-genres ont été décrits pour les espèces récentes. Dans cette famille, les valves sont complétées par des plaques accessoires, en nombre variable, et sont sculptées de côtes portant des denticules coupants. Les siphons, capables d'une grande

extension, sont souvent entourés d'une gaine chitineuse.

Pour les espèces du genre *Pholas* (Fig.10), le creusement est mécanique. L'animal opère de la façon suivante : le pied fixé sur le fond de la cavité, les muscles pédieux exercent une forte traction vers l'avant et forcent les valves contre les parois, qu'elles raclent grâce au mouvement de balancement autour de l'axe dorso-ventral, dû à l'action des deux muscles adducteurs antagonistes. (Il est à noter que dans les espèces du genre *Zirfea*, subsistent des mouvements limités dans le plan original antéro-postérieur). Pendant le creusement, le déplacement constant du pied dans une direction, puis dans une autre, a pour résultat de rendre la section de la cavité circulaire.

Le genre *Pholadidea* (Fig.11) se distingue par la présence à l'extrémité postérieure des valves, d'un appendice corné tubulaire où les siphons rétractés peuvent trouver refuge. L'animal creuse jusqu'au moment où il atteint l'âge adulte. A ce stade, son pied et ses muscles pédieux s'atrophient, le manteau se développe pour réduire la large ouverture antérieure en un petit orifice et un cal calcaire va recouvrir toute cette région. Sa protection étant assurée, l'animal devient inactif dans sa cavité, se limitant à se nourrir et à se reproduire.

Le genre *Xylophaga* (Fig.12) est intéressant, car il représente une étape de l'évolution vers la famille des Teredinidae. Il groupe des espèces creusant principalement les bois flottants ou immergés et parfois même les câbles sous-marins. La coquille est petite, globuleuse, bâillante antérieurement tout au long de la vie de l'animal. Les sommets sont tronqués et les valves divisées en trois régions, dont deux portent extérieurement de nombreuses rangées de dents fines et coupantes. Ainsi armées, les coquilles servent efficacement au creusement par un balancement autour de l'axe dorso-ventral. Ce mouvement est facilité par la présence d'un condyle ventral faisant office de rotule. La cavité creusée est de section

arrondie et sa longueur, chez certaines espèces abyssales, peut atteindre cinq à dix fois celle de la coquille. L'animal se nourrit exclusivement de plancton, étant incapable d'ingurgiter et de digérer les fragments de bois provenant du creusement.

Ce genre est particulièrement remarquable par son mode de reproduction, différent de ce qui est connu chez les autres bivalves. Vivant isolés ou en groupes de quelques individus, ces mollusques n'ont que peu de chance de réussir une fécondation croisée. Pour se reproduire, ils passent d'abord par un stade mâle et stockent leur sperme dans une vésicule séminale où celui-ci est conservé vivant, jusqu'au moment où l'animal entre dans une phase femelle. Les oeufs produits à ce moment sont alors fécondés par le sperme mis en réserve.

TEREDINIDAE

Cette famille (Fig.13) groupe des mollusques perforant uniquement le bois. Par leur organisation, ils sont considérés comme un des plus beaux exemples d'adaptation dans le règne animal.

La coquille est petite, arrondie, et chaque valve est divisée en trois parties. La surface extérieure des régions moyenne et antérieure est couverte de rangées de denticules aigus, dirigés vers l'arrière et renouvelés pendant toute la durée de la vie de l'animal. Il n'y a pas de plaques accessoires, mais il existe un capuchon céphalique, constitué par un pan du manteau, qui recouvre la surface supérieure des valves et contribue à presser fermement les éléments coupants contre le substrat. La perforation est mécanique ; elle est effectuée par les balancements des deux valves, suite à la contraction alternée des adducteurs antérieur et postérieur. A l'opposé du condyle ventral, il en existe un second, situé dorsalement, au-dessus de l'apophyse. Ils constituent les deux points d'appui permettant d'exécuter facilement les mouvements autour de l'axe dorso-ventral. On pense que le forage est également facilité par les mouvements musculaires qui assurent une pression constante de l'eau dans la cavité. En effet, une humidité

permanente du bois semble nécessaire pour lubrifier et refroidir les valves pendant le raclage des parois. La présence de bactéries et de champignons peut probablement participer à la désintégration du bois. Le pied, situé dans l'ouverture bâillante des valves, n'est pas adapté pour le forage ; il fixe l'animal par son action de succion. Il déplace continuellement son point de fixation, de façon à creuser une cavité de section circulaire.

Chez les Teredinidae ou tarets, la coquille sans plaque accessoire a perdu toute fonction de protection ; elle n'englobe que l'extrémité antérieure de l'animal, dont le corps vermiforme est très allongé. La galerie creusée est recouverte entièrement, sauf à l'endroit du forage, d'une sécrétion calcaire. Contrairement aux autres perforants, les tarets ne sont attachés à leur galerie qu'à l'endroit de l'ouverture extérieure, par les muscles rétracteurs des deux siphons. Ceux-ci sont nus, séparés et courts, mais capables d'une grande extension. Lorsqu'ils se rétractent, l'ouverture de la galerie est fermée par deux pièces calcaires spécifiques, les palettes. Cette fermeture est tellement efficace que l'animal peut survivre pendant de longues périodes, lorsque le bois qu'il habite se trouve hors de l'eau.

Quand la larve veligère se dépose sur un support, elle ne s'y attache par un byssus que si la surface est en bois, car seuls les constituants du bois peuvent déclencher sa métamorphose. Immédiatement, la coquille change de forme et l'animal commence à creuser. Il est important, en effet, que le jeune taret puisse trouver rapidement une protection efficace.

Les tarets se nourrissent de deux façons. Quand il creuse, l'animal doit fermer ses siphons pour assurer une pression suffisante pour pouvoir appuyer les valves à l'endroit du forage. C'est le moment où l'animal ingurgite les particules de bois qui ont été détachées. Quand le creusement cesse, les siphons s'ouvrent et l'alimentation par filtration du plancton est établie. Le système digestif est adapté à ce double apport de nourriture et la digestion du bois est réalisée par la présence d'un en-

zyme, la cellulase, capable de convertir la cellulose en carbohydrate simple, c'est-à-dire en glucose directement assimilable. Lorsque la croissance cesse par manque d'espace, l'animal enfermé peut continuer à vivre en se nourrissant uniquement de plancton comme les Pholadidae.

A l'inverse du genre *Xylophaga*, les tarets se reproduisent facilement. Quand ils sont jeunes, ils sont de sexe mâle ; plus âgés, ils évoluent vers un stade femelle et occasionnellement peuvent revenir à l'état mâle s'ils vivent assez longtemps. On les rencontre souvent en grand nombre et une même population comprend, à la fois, des individus en phase mâle et d'autres en phase femelle. L'émission de sperme d'un seul mâle stimule celle des autres, jusqu'à ce que tous les adultes, mâles et femelles, libèrent leurs éléments sexuels. Les larves veligères, qui restent en surface, peuvent subsister pendant de longues semaines, ce qui permet une dispersion sur de grandes distances.

Contrairement aux *Xylophaga*, les tarets creusent dans le sens du fil du bois. Ils évitent de pénétrer dans le tunnel d'un voisin. Lorsque le risque existe, ils continuent dans une autre direction. Dans les bois fortement infestés, l'enchevêtrement des cavités peut conduire graduellement à l'effondrement des constructions comme digues, pilotis et bateaux, non protégés par un traitement approprié empêchant le développement de ces animaux.

Les familles des Pholadidae et des Teredinidae représentent de bons exemples d'adaptation à un mode de vie très spécialisé. Pour réussir, ces animaux ont été amenés à des transformations de la coquille, du pied, des muscles pédieux et adducteurs, du manteau, des branchies, du système digestif et, chez *Xylophaga*, du mode de reproduction.

GASTEROPODES

A côté des lamellibranches perforants, il existe également des gastéropodes qui creusent plus ou moins profondément le substrat où ils vivent.

PATELLIDAE et SIPHONARIIDAE

Citons d'une façon générale, les gastéropodes à coquille patelliforme comme les espèces du genre *Patella* (Prosobranches) et du genre *Siphonaria* (Pulmonés).

Elles creusent sous leur pied puissant une dépression, dont le contour correspond exactement à la forme de la coquille et dont la profondeur varie en fonction de la dureté de la surface. Le granit n'est pas attaqué ; par contre, le calcaire, le grès, l'argile, le corail sont creusés au point que, dans certains cas, ces mollusques finissent par faire des trous où ils peuvent s'enfoncer. Ils ne quittent leur gîte que pour se nourrir et y reviennent fidèlement (comportement de "homing").

Dans la famille des Patellidae, une mention spéciale doit être faite pour *Patina pellucida*, qui vit dans la zone des marées et qui creuse une logette dans l'épaisseur de la tige ou du crampon des laminaires.

Il est à remarquer que ce ne sont pas seulement les gastéropodes patelliformes qui sont capables de creuser, mais certains auteurs ont décrit le même phénomène chez des espèces comme *Littorina neritoides* et *Nucella lapillus* qui, occasionnellement, pénètrent dans le calcaire tendre des falaises (côtes de la Manche).

VERMETIDAE

Leur coquille tubuleuse, est presque toujours fixée plus ou moins fermement sur des coraux ou des coquilles.

Les espèces du genre *Dendropoma* (anciennement *Spiroglyphus*) se distinguent en creusant dans les pierres ou les coquilles, un sillon plus ou moins profond qu'elles recouvrent au dessus d'une voûte de substance coquillière pour former ainsi un étui tubulaire.

PEDICULARIIDAE

Ils creusent des fossettes dans la surface du Polypier sur lequel ils adhèrent.

CORALLIOPHILIDAE

La famille est composée d'espèces vivant dans les récifs coralliens; certaines s'y attachent d'une façon permanente, comme par exemple *Magilus antiquus* (Fig.14). Celui-ci, après un stade juvénile libre, pénètre et se fixe dans le corail vivant. La croissance du corail va forcer l'animal à renoncer à la forme spiralée de sa coquille, dont l'apex est dirigé vers le bas, et à prolonger son ouverture par une construction tubulaire. La perforation du corail semble due à une action chimique, puisque la position de la coquille reste fixe. L'animal peut même quitter sa coquille initiale pour vivre uniquement dans son nouvel espace tubulaire en adaptant son organisation interne.

HELICIDAE

Parmi les formes terrestres, on a signalé que plusieurs espèces du genre *Helix* pouvaient avoir des habitudes perforantes, notamment pendant la période d'hibernation, quand ils creusent pour se mettre à l'abri. C'est ainsi que dans des roches calcaires, l'on a trouvé des individus dans le fond concave de galeries tubulaires, montantes ou même verticales, ce qui a l'avantage dans ce cas de les mettre à l'abri des eaux de pluie !

Dans le cas des gastéropodes marins, on suppose que le creusement résulte d'une action mécanique du pied, de la radula ou de la coquille et dans certains cas d'une action chimique.

Dans le cas des gastéropodes terrestres, on pense que l'action mécanique du pied, aidé par un ramollissement du substrat par des sécrétions glandulaires, est prépondérante. D'autres supposent que l'agent de perforation est constitué par la mâchoire, aidée par la radula. Enfin, certains envisagent l'action d'un mucus différent de celui sécrété lors de la reptation de l'animal.

CONCLUSION

On constate que les procédés de creusement sont très variés et font appel à des techniques très individualisées suivant les espèces et qu'il reste encore de nombreux points à éclaircir pour mieux comprendre la vie et le développement de ces animaux.

La matière vivante est loin d'avoir livré tous ses secrets.

BIBLIOGRAPHIE

CAILLIAUD F., 1856. Mémoire sur les mollusques perforants. Harlem - Les héritiers Loosjes : 1-58.

GOREAU T.F., N.I. GOREAU, et C.M. YONGE., 1972. On the mode of living in *Fungiacava cilatensis* (Bivalvia, Mytilidae). *J. Zool., London*, 166: 55-60.

GRASSE P.P., 1968. Traité de Zoologie. Gastéropodes. Tome V - fascicule III, Masson et Cie, Paris, 1-986.

JACCARINI V., W.H. BANNISTER et H. MICALLEF, 1968. The pallial glands and rock boring in *Lithophaga lithophaga* (Lamellibranchia, Mytilidae). *J. Zool, London*, 154 : 397-401.

KIRA T., 1962. Shells of the Western Pacific in Color. Hoikusho-Osaka: 1-224.

LAMY Ed., 1930. Quelques mots sur la lithophagie chez les Gastéropodes. *Journal de Conchyliologie*, Paris, Vol. LXXIV: 1-34.

LAMY Ed., 1937. Révision des Mytilidae vivants du Museum d'Histoire Naturelle de Paris. *Journal de Conchyliologie*, Paris, Vol. LXXXI: 99-132 et 169-197.

MOORE R.C., 1969. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Vol. 1 et 2. Mollusca, Bivalvia. The Geological Society of America and the University of Kansas, : XXXVIII, 1-952.

TURNER R.D. et J.B. KENNETH, 1962. The genus *Lithophaga* in the Western Atlantic. *Johnsonia*, Vol. 4 n° 41. Harvard University, Cambridge, Mass., : 91-116.

YONGE C.M. et T.E. THOMPSON, 1976. Living marine molluscs. Collins ; London, : 1-288.

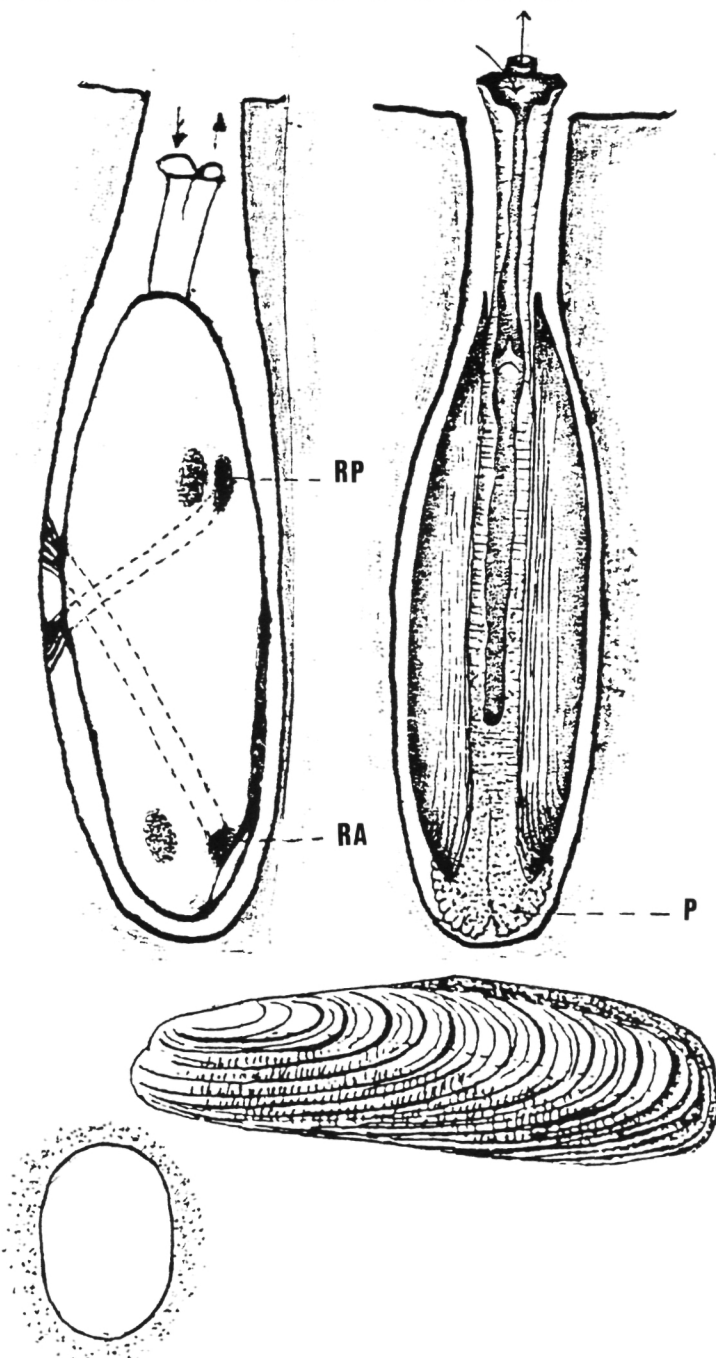


Fig. 1. *Lithophaga lithophaga* (Linné, 1758) d'après C.M. YONGE et T.E. THOMPSON (1976), E. LAMY (1937), R.D. TURNER et J.B. KENNETH (1962)

RA = empreinte du muscle rétracteur antérieur du byssus.

RP = empreinte du muscle rétracteur postérieur du byssus.

P = protubérance extensible du manteau.

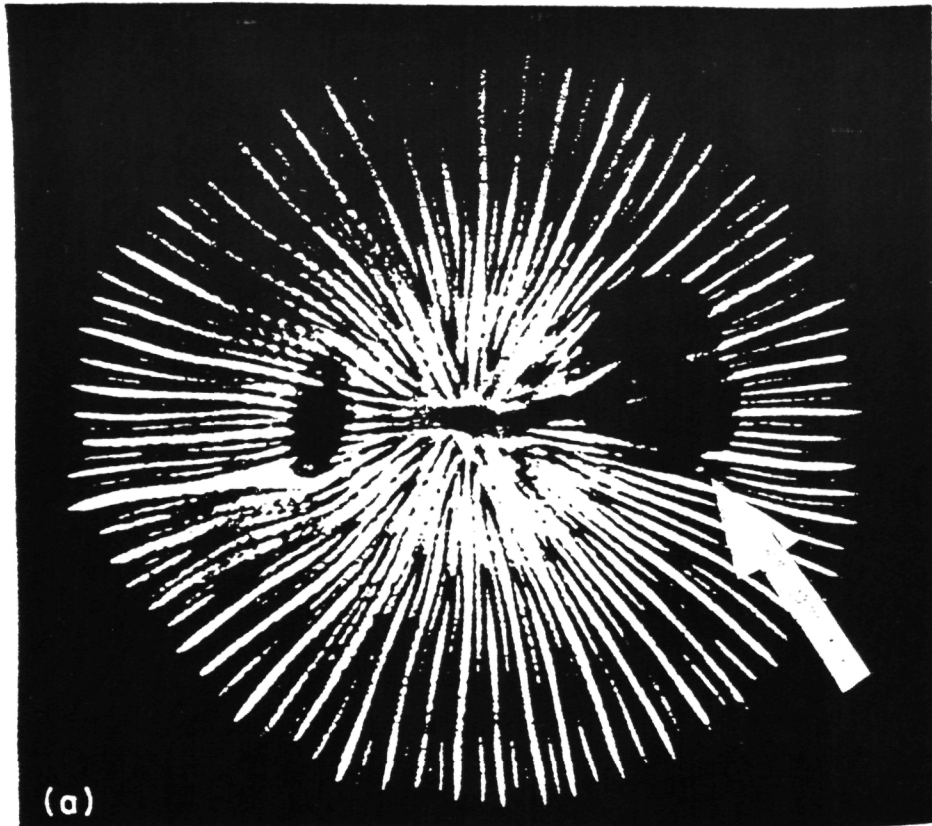


Fig. 2. Photographie aux rayons X.

A droite : habitat de *Fungiacava gardineri* creusé dans le corail.

A gauche : coquille de *Lithophaga*, d'après T.F. GOREAU et N.I. GOREAU et C.M. YONGE (1972).

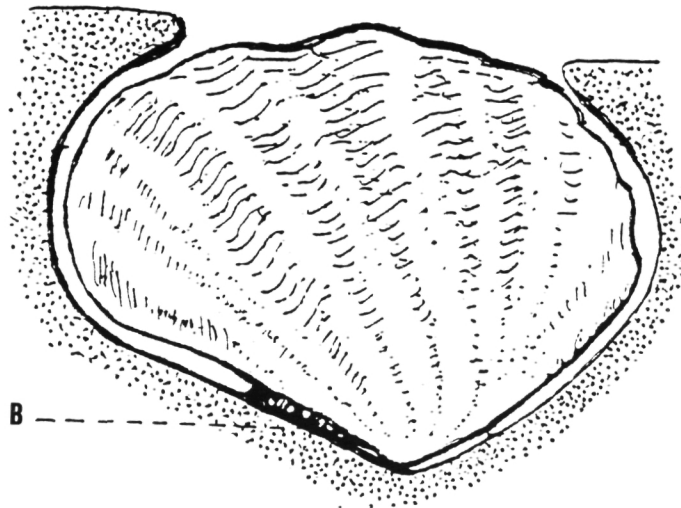


Fig. 3. *Tridacna (Chametrachea) crocea* Lamarck, 1819 d'après R.C. MOORE (1969)

B = byssus.

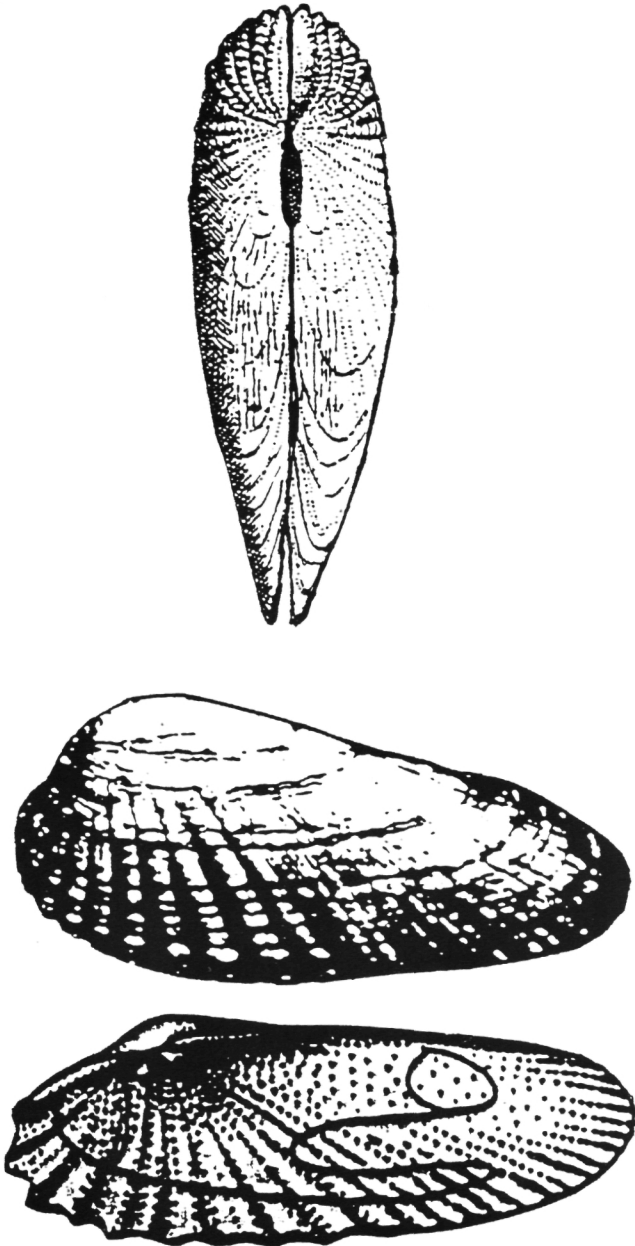


Fig. 4. *Petricola (Petricolaria) pholadiformis* Lamarck, 1818, d'après C.M. YONGE et T.E. THOMPSON (1976), R.C. MOORE (1969).

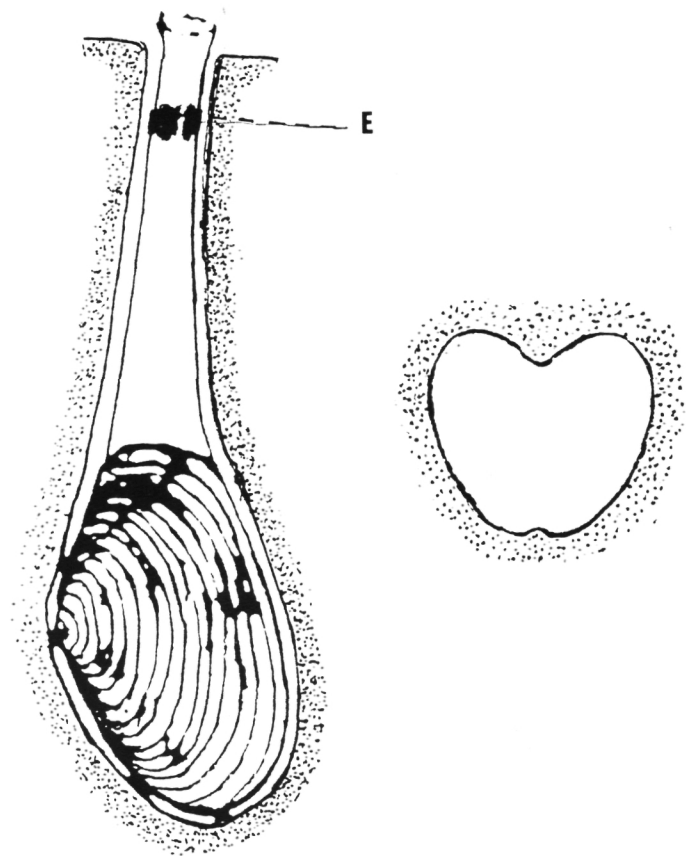


Fig. 5. *Platyodon cancellatus* (Conrad, 1837) d'après R.C. MOORE (1969)

E = expansions écailleuses.

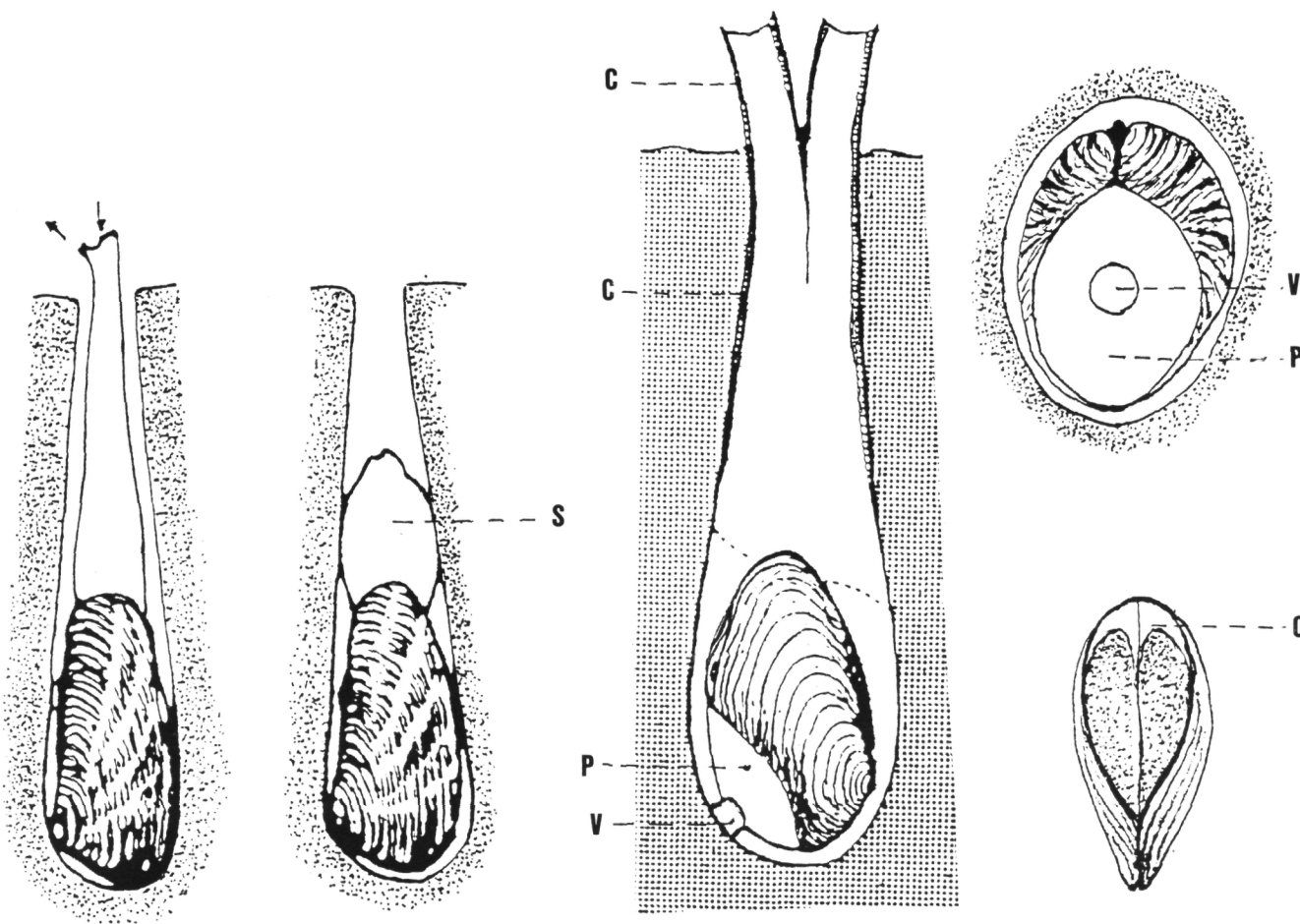


Fig. 6. *Hiatella (Saxicava) arctica* (Linné, 1767) d'après R.C. MOORE (1969)
S = siphons rétractés.

Fig. 7. *Rocellaria (Gastrochaena) dubia* (Pennant, 1777) d'après C.M. YONGE et T.E. THOMPSON (1976)

O = ouverture ventrale antérieure.
C = étui calcaire.
P = pied.
V = ventouse.

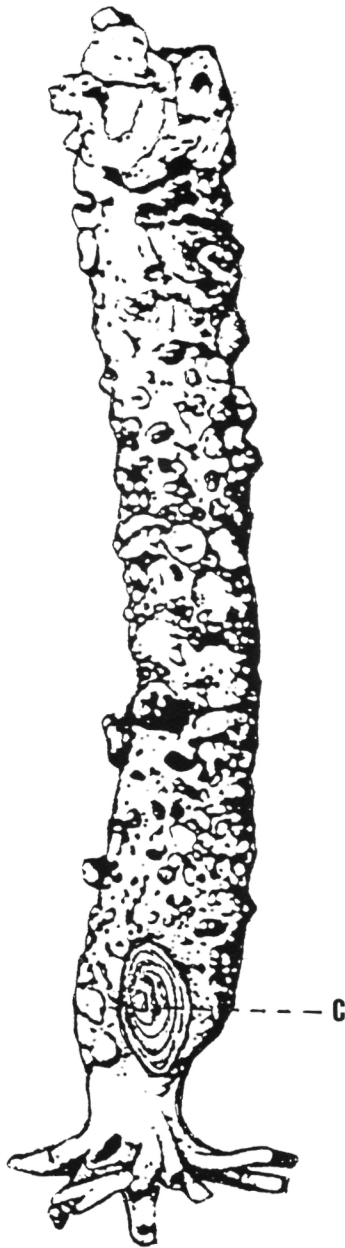


Fig. 8. *Clavagella ramosa* Dunker, 1882
d'après T. KIRA (1962)
C = valve gauche.

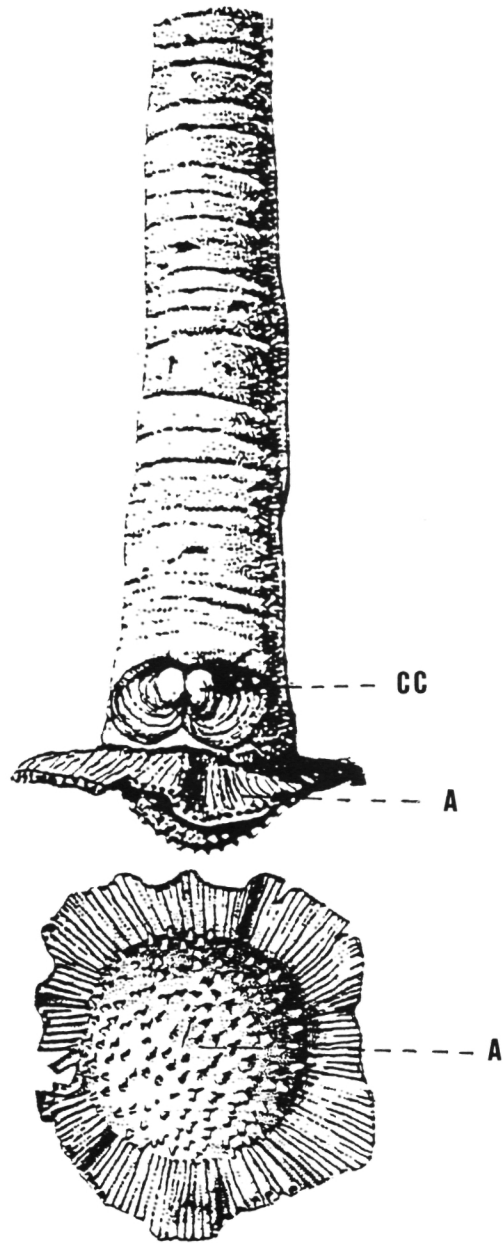


Fig. 9. *Penicillus penis* (Linné, 1758)
d'après P. GRASSE (1960)
CC = valves gauche et droite.
A = arrosoir.

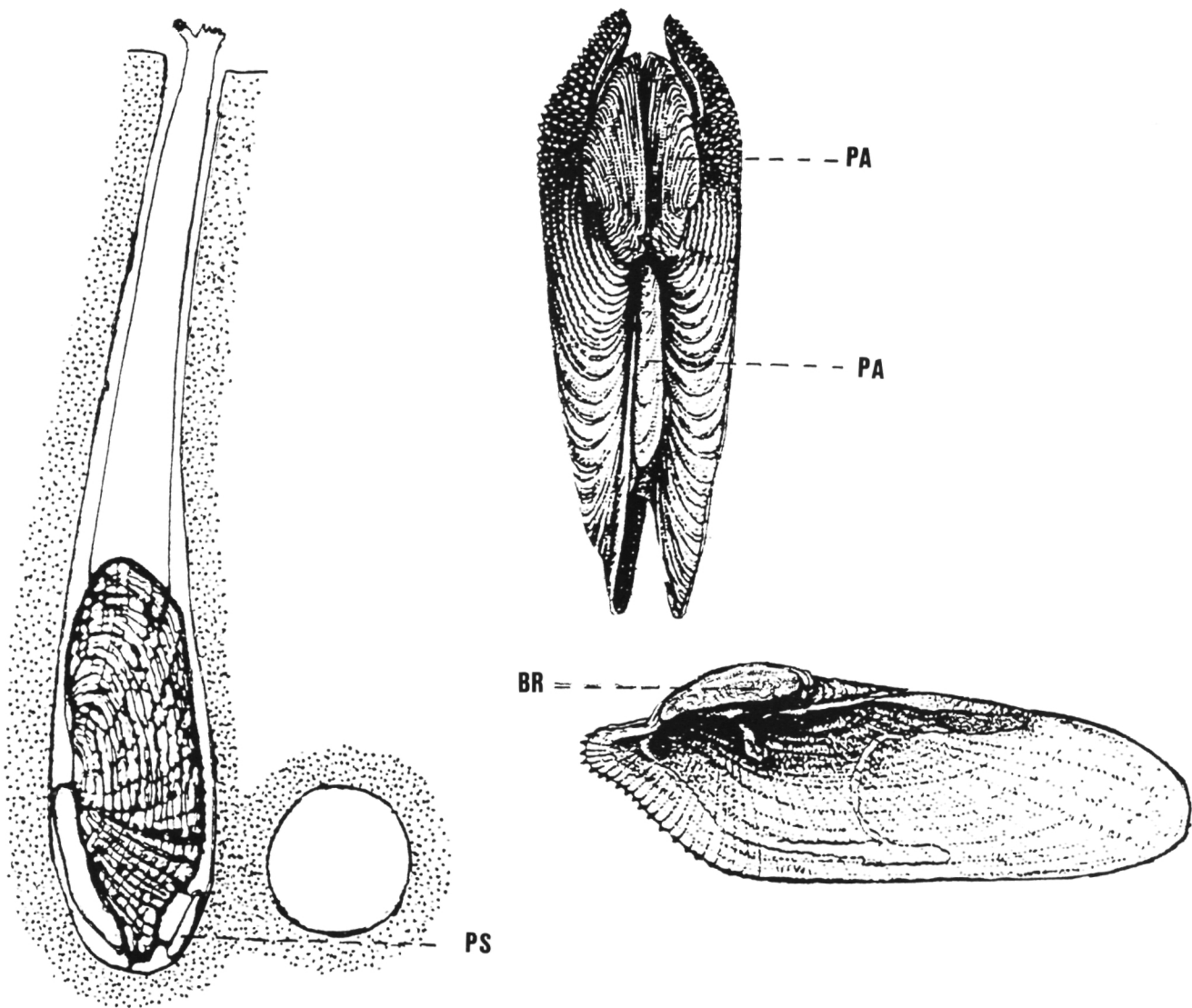


Fig. 10. *Pholas dactylus* Linné, 1758 d'après R.C. MOORE (1969)

PS = organe pédieux de succion.

BR = bord dorsal réfléchi.

PA = plaques accessoires.

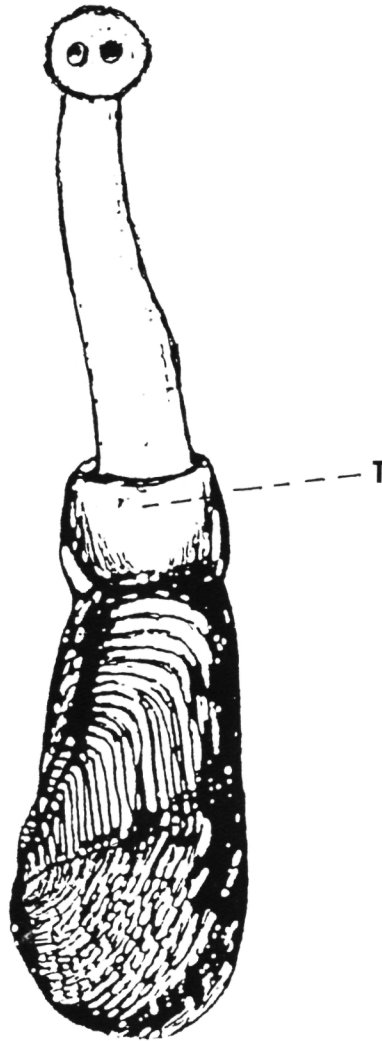
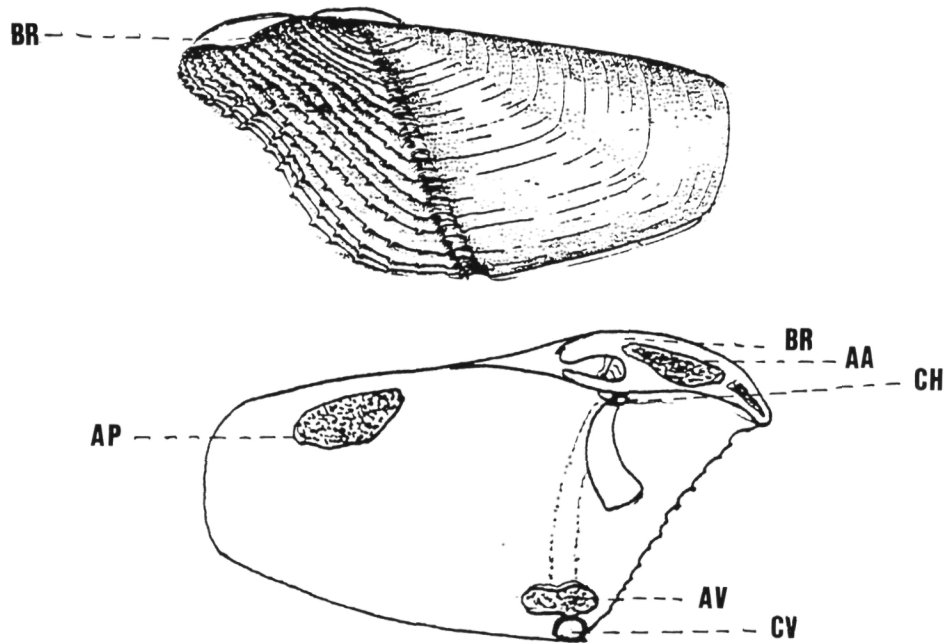
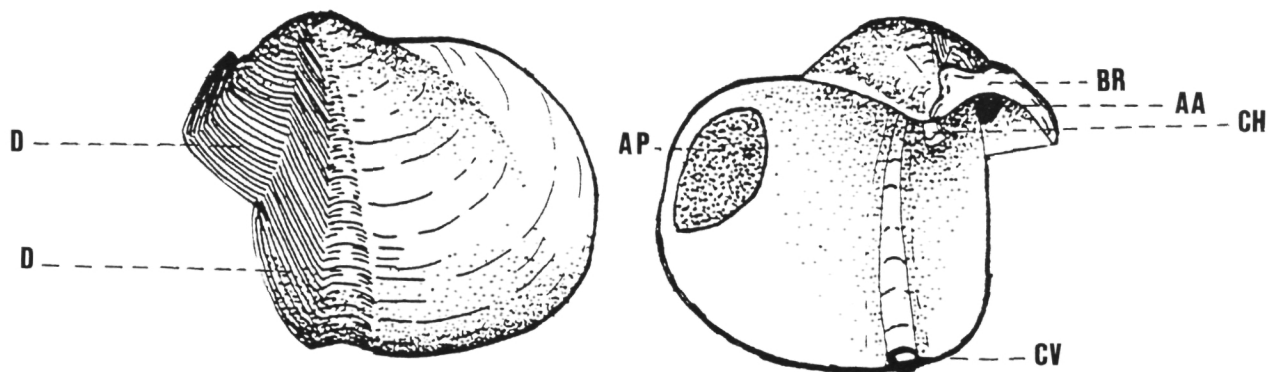


Fig. 11. *Pholadidea loscombiana* Turton, 1819 d'après C.M. YONGE et T.E. THOMPSON (1976)
T = appendice corné tubulaire.



Zirfaea crispata (Linné, 1758)



Xylophaga dorsalis (Turton, 1822)

Fig. 12. *Zirfaea crispata* (Linné, 1758) d'après R.C. MOORE (1969) et *Xylophaga dorsalis* (Turton, 1822) d'après R.C. MOORE (1969)

- CH = chondrophore.
- AA = muscle adducteur antérieur.
- AP = muscle adducteur postérieur.
- AV = muscle adducteur ventral.
- CV = condyle ventral.
- BR = bord dorsal réfléchi.
- D = rangées de dents.

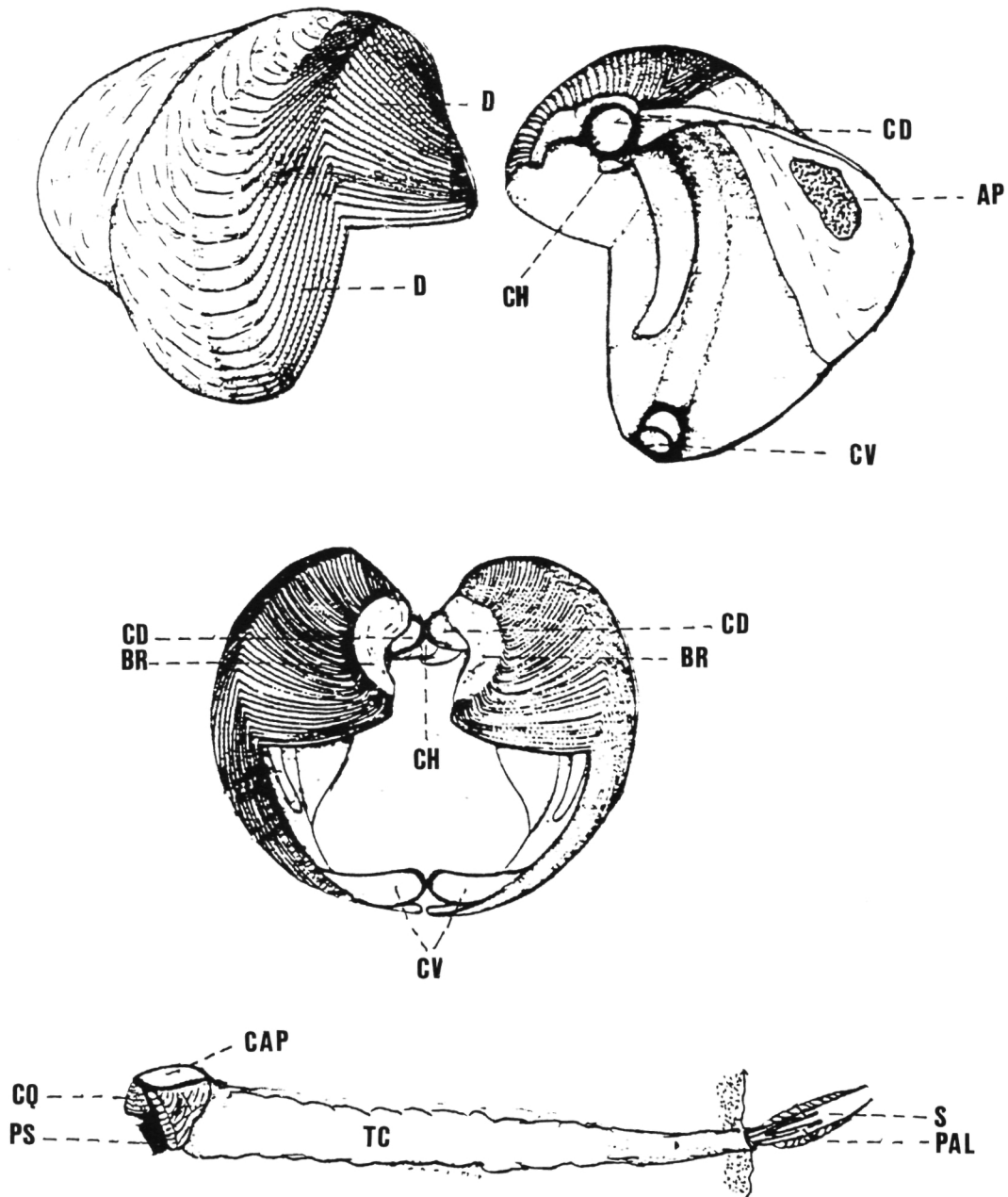


Fig. 13. *Bankia bipalmulata* (Lamarck, 1801) d'après R.C. MOORE (1969)

- CH = chondrophore.
- D = rangées de denticules.
- CAP = capuchon céphalique.
- CV = condyle ventral.
- CD = condyle dorsal.
- PS = organe pédieux de succion.
- CQ = coquille.
- TC = tube calcaire.
- S = siphons.
- PAL = palettes.

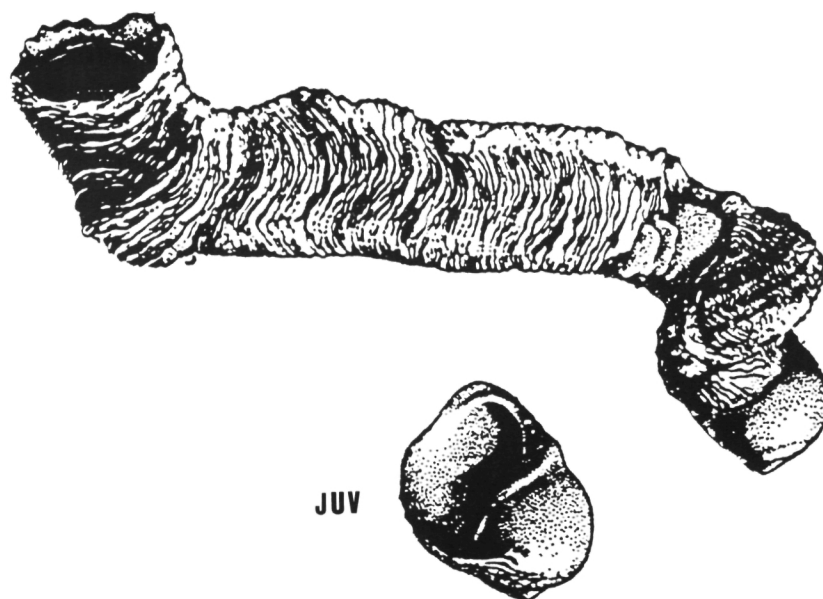


Fig. 14. *Magilus antiquus* Montfort, 1810 d'après P. GRASSE (1968)
JUV = coquille juvénile.