

environnement et biodiversité d'un microcosme océanique

Loïc Charpy (coordinateur)

Clipperton



PATRIMOINES NATURELS

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM
IRD ÉDITIONS

Clipperton

environnement et biodiversité d'un microcosme océanique

Loïc Charpy* (coordinateur)

(*) IRD, UR 167 - Centre d'Océanologie de Marseille
rue de la Batterie des Lions
13007 Marseille - France
loic.charpy@univmed.fr

Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle
IRD Éditions

Cette publication constitue le volume **68** de la collection Patrimoines Naturels

Directeur de la publication : Bertrand-Pierre Galey
Directeur général du Muséum national d'Histoire naturelle

Rédacteur en chef : Jacques Trouvilliez
Secrétaire de rédaction : Gwénaëlle Chavassieu

Photos 1^{re} de couverture :

a
b
c

 a : vue cocoteraie, lagon et Pacifique (photo C. Fresser)
b : fous masqués (photo L. Charpy)
c : vue aérienne intégrale de l'atoll (photo C. Fresser)

Photos 4^e de couverture :

d	e	f	g
---	---	---	---

 d : *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860 (photo L. Charpy)
e : fous masqués (photo L. Charpy)
f : échantillon de corail du genre *Pocillopora* (photo J.-F. Flot)
g : *Hymenocera picta* Dana, 1852 (photo G.-R. Allen)

Design : Catherine Lasnier

ISSN 1281-6213
ISBN MNHN 978-2-85653-612-4
ISBN IRD 978-2-7099-1660-8

© Publications scientifiques du MNHN, Paris ; IRD, Marseille - 2009

Cet ouvrage doit être référencé comme suit :
CHARPY L. (coord.) 2009. — *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; IRD, Marseille, 420 p. (Patrimoines naturels ; 68).

Table des matières

PRÉFACE	7
Fondation Total	
INTRODUCTION	9
De la découverte de l'île de Clipperton à nos jours	11
Jean-Louis Étienne	
Les grands questionnements et les expéditions scientifiques	17
Loïc Charpy, Marie-Josée Langlade	
L'ÎLE	21
Origine, situation et traits morphologiques généraux de l'île	23
Jean Trichet	
Évolution holocène, diagenèse carbonatée et sédimentation phosphatée	29
Françoise Bourrouilh-Le Jan	
Variations du niveau de la mer et du lagon	49
Laurent Testut, Gwénaële Jan, Antoine Guillot, Stéphane Calmant	
Un site test pour le mouvement tectonique absolu de la plaque Pacifique	55
Stéphane Calmant, Nicolas Bergeot, Marie-Noëlle Bouin	
Contexte océanographique	61
Martine Rodier, Loïc Charpy	
Biogéochimie du lagon	67
Loïc Charpy, Martine Rodier, Gérard Sarazin	
LES COMMUNAUTÉS PLANCTONIQUES	81
Le picoplancton photosynthétique	83
Loïc Charpy, Gérald Gregori, Martine Rodier	
Les virus planctoniques du lagon	89
Yvan Bettarel	
Les micro-algues	93
Alain Couté, Caroline Loez-Bley, Catherine Perrette-Gallet	
Le zooplancton	111
Marc Pagano	
Les punaises marines <i>Halobates</i>	119
Romain Garrouste, Lanna Cheng	
LES COMMUNAUTÉS DE LA PENTE EXTERNE ET DU PLATIER	127
La flore marine du complexe récifal et quelques aspects de la biodiversité et de la géomorphologie de l'île	129
Claude Payri, Jean-Louis Menou, Antoine N'Yeurt	
Les poissons	143
Philippe Béarez, Bernard Séret	
Les coraux	155
Jean-François Flot, Mehdi Adjeroud	
Les crustacés décapodes et stomatopodes, inventaire, écologie et zoogéographie	163
Joseph Poupin, Jean-Marie Bouchard, Laurent Albenga, Régis Cleva, Margarita Hermoso-Salazar, Vivianne Solís-Weiss	
En encadré : présence de deux sous-espèces de crevette <i>Alpheus lottini</i> à Clipperton	172
Alain Van Wormhoudt	

Les mollusques	217
Kristie-L. Kaiser	
Les échinodermes	235
Francisco-A. Solís-Marín, Alfredo Laguarda Figueras	
Les annélides polychètes de la cryptofaune benthique associée au corail mort	249
Vivianne Solís-Weiss, Pablo Hernández Alcántara	
Les bryozoaires	271
Jean-Loup d'Hondt	
LE MILIEU TERRESTRE	277
Un état des lieux de la flore et de la végétation terrestres et dulcaquicoles	279
Alain Couté, Romain Garrouste	
Existe-t-il un transport pollinique vers Clipperton?	297
Denis-Didier Rousseau, Patrick Schevin, Jackie Ferrier, Marie-Pierre Ledru, Danielle Duzer	
La faune des insectes	309
Romain Garrouste, Christophe Hervé	
Les arachnides	325
Christophe Hervé, Romain Garrouste	
Éléments d'écologie et nouveau recensement de la population du crabe terrestre <i>Gecarcinus planatus</i> Stimpson, 1860 (Decapoda : Brachyura)	333
Jean-Marie Bouchard, Joseph Poupin	
Les reptiles terrestres ou comment survivre en devenant "vampires"	347
Ivan Ineich, Sandrine Berot, Romain Garrouste	
L'avifaune et l'écologie des oiseaux marins	381
Henri Weimerskirch, Matthieu Le Corre, Charles-André Bost, Lisa T. Ballance, Robert L. Pitman	
Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de bouleversements écologiques	393
Olivier Lorvelec, Michel Pascal	

Le milieu

terrestre





Éléments d'écologie et nouveau recensement de la population du crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860 (Decapoda: Brachyura)

Jean-Marie Bouchard, Joseph Poupin

Résumé

La population du crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1870 a été étudiée sur l'atoll de Clipperton au cours d'une expédition scientifique pluridisciplinaire, de décembre 2004 à avril 2005. Elle est estimée à 1,25 millions d'individus, en diminution depuis 1968 où un précédent recensement indiquait 11 millions d'individus. Cette diminution est expliquée par la réduction de la couverture végétale sur l'atoll et peut-être par une prédation des rats, introduits accidentellement à la fin des années 1990. La distribution des crabes est hétérogène. Ils affectionnent les zones en bordure de lagon ou les cocoteraies. Leurs déplacements sont limités à une trentaine de mètres autour de leurs terriers, essentiellement pour l'alimentation sur les plantes et cadavres animaux. Ils s'hydratent à partir de leur nourriture et grâce à des soies hydrophiles qui captent l'humidité des terriers. La taille moyenne des mâles est de 56×45 mm (largeur par longueur de la carapace) et celle des femelles de 48×41 mm. La taille à maturité sexuelle des femelles est de 19×16 mm. Le sex-ratio est favorable aux mâles avec huit femelles pour 10 mâles.

Abstract

The population of the land crab *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1870 on Clipperton atoll was studied during a multidisciplinary scientific expedition, from December 2004 to April 2005. It is estimated at 1.25 million individuals, a decrease from 1968, when a previous census had indicated 11 million individuals. This decrease is attributed to a reduction of the herbaceous covering on the atoll and perhaps to predation by rats that were accidentally introduced at the end of the nineties. The distribution of the crabs on the atoll is heterogeneous. They are mostly located near the lagoon or in bunches of coconut trees. They make short-range displacements of about 30 m around their burrows, mostly for food that consists of plants and animal corpses. For water intake they rely mostly on food and specialized hydrophilic setae that extract water from the most humid parts of their burrows. Mean carapace size is 56×45 mm (width by length) for males and 48×41 mm for females. Size at maturity of the females is 19×16 mm. The sex ratio is slightly biased in favor of males, with about eight females for 10 males.

INTRODUCTION

À la frontière de deux provinces biogéographiques, l'atoll de Clipperton est particulièrement intéressant car sa faune marine est représentée par une mixité d'organismes indo-ouest pacifiques et panaméens. Cet atoll isolé de l'est du Pacifique a été visité de décembre 2004 à avril 2005 au cours de la mission scientifique pluridisciplinaire organisée par le Dr. J.-L. Étienne (Étienne 2005). À cette occasion, le crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860, un des occupants les plus remarquables de cet atoll, a été étudié.

La couverture végétale est actuellement faible, mais elle a varié de façon importante au cours du XX^e siècle (Sachet 1962a, b; Ehrhardt 1968a; Taxit & Ehrhardt 1981). En 1898, deux chercheurs mettent le pied sur l'île pour y mener une étude ornithologique (Snodgrass & Heller 1902) et signalent une végétation très pauvre sans mentionner de crabes terrestres. Actuellement, la couverture végétale est principa-

lement composée de cocotiers (*Coco nucifera*), 580 pieds regroupés dans une dizaine de cocoteraies, la plus importante ayant servi de camp de base à notre expédition. À l'exception de quelques rares couverts végétaux, localisés en bordure du lagon et composés de Convolvulacea (*Ipomea pes-caprae* subsp. *brasiliensis*, *Ipomea triloba*), Cyperaceae (*Eleocharis geniculata*, *Eleocharis mutata*) et Boraginaceae (*Heliotropium curassavicum*), les cocoteraies sont les seuls endroits de l'île où le substrat n'est pas constitué d'éléments coralliens. Le sol, jonché de palmes et noix de coco, est enrichi par l'humus provenant de la décomposition de la couverture végétale. Ce sont ces couverts végétaux qui constituent généralement l'habitat et l'alimentation des crabes terrestres dans la plupart des îles (Wolcott & Wolcott 1984; Hartnoll 1988; Jiménez *et al.* 1994). C'est aussi le cas à Clipperton pour l'importante population de *G. planatus*.

POSITION SYSTÉMATIQUE ET BIOGÉOGRAPHIE DES ESPÈCES DU GENRE *Gecarcinus* Leach, 1814

Le genre *Gecarcinus* Leach, 1814 (Leach 1814: 430), dont la diagnose est reprise par Bright (1966: 190) et Prahel & Manjarrés (1984: 151), regroupe sept

espèces que l'on trouve sur la côte ouest des États-Unis et des deux côtés de l'Atlantique. L'espèce type du genre est *Gecarcinus ruricola* (Linnaeus, 1758),

désignation subséquente par H. Milne Edwards (1838, pl. 21, *Cancer ruricola*), qui indique "America" comme localité type. Türkay (1970) distingue deux sous-genres, *Gecarcinus* et *Johngarthia* et indique leur distribution géographique (1970, 1973a, 1973b):

- *Gecarcinus* (*Gecarcinus*), espèce type *G. (Gecarcinus) ruricola* (Linnaeus, 1758).
 - *G. (Gecarcinus) ruricola* (Linnaeus, 1758) - Atlantique ouest: Floride, Bahamas, Antilles, Cuba.
 - *G. (Gecarcinus) lateralis* (Fréminville, 1835) - Atlantique ouest: Floride, Bermudes, Antilles, Amérique centrale à la Guyane. - Pacifique est: Mexique au Pérou.
 - *G. (Gecarcinus) quadratus* Saussure, 1853 - Atlantique ouest: Antilles (Sainte-Croix, Jamaïque, La Barbade). - Pacifique est: Mexique au Pérou.
- *Gecarcinus* (*Johngarthia*), espèce type *G. (Johngarthia) planatus* par désignation originale de Türkay (1970: 343, 347), localité type Todos Santos, à proximité du cap San Lucas, péninsule de Basse Californie.
 - *G. (Johngarthia) planatus* Stimpson, 1860 - Pacifique est: golfe de Californie, Revillagigedo, Clipperton.
 - *G. (Johngarthia) lagostoma* H. Milne Edwards, 1837 - Atlantique ouest et central: îles de Trinidad, Fernando de Noronha, Atol Das Rocas (Fimpel 1975), Ascension.
 - *G. (Johngarthia) malpensis* Faxon, 1893 - Pacifique est: île de Malpelo.
 - *G. (Johngarthia) weileri* (Sendler, 1912) - Atlantique est: côte du Cameroun et îles du golfe de Guinée.



Figure 363: *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860, vue dorsale. Aquarelle du peintre Roger Swainston ©.

Gecarcinus planatus Stimpson, 1860, dorsal view. Watercolour by Roger Swainston ©.

Türkay (1970) distingue *Johngarthia* de *Gecarcinus* par les caractères suivants: exopodite du troisième maxillipède particulièrement long, ses soies s'étendant au-delà de l'articulation ischion-méris (*versus* court, les soies n'atteignant pas l'articulation ischion-méris chez *Gecarcinus*); appendice terminal du premier gonopode plissé vers l'extérieur, court, ne dépassant pas les soies du basis (*versus* long, sans repli, atteignant largement les soies du basis chez *Gecarcinus*); bord distal du méris du troisième maxillipède présentant une échancrure en forme de "V" (*versus* bien arrondi ou tronqué chez *Gecarcinus*).

Ce sous-genre apparaît dans les travaux de Prah (1983), Prah & Manjarrès (1984) et Hartnoll (1988). Un genre à part entière est constitué par Türkay (1987: 145, 147). Cependant, les observations faites pour ce travail sur des spécimens dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris montrent que cette séparation n'est pas satisfaisante, une position également partagée par Tavares (comm. pers.). Le sous-genre *Johngarthia* n'a donc pas été retenu ici.

Voici une diagnose de *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860, donnée à partir des lots récoltés à Clipperton et déposés au Muséum national d'Histoire naturelle.

- Matériel examiné: cocoteraie entre le camp de base (ou camp Bougainville) et la zone de débarquement (ou Port Jaouen), 12 spécimens (MNHN-B 13156-13164, 16029, 28823, 29849); camp Bougainville, 1 spécimen (MNHN-B 29848).

- Nouvelle diagnose: animal de taille moyenne et de couleur rouge orangé (Fig. 363). Front légèrement déprimé, à peine granuleux. Au-dessus du bord frontal, deux lobes très marqués, de part et d'autre du fort sillon médian de la carapace. Bord orbital dentelé et dent exorbitaire non saillante. L'angle orbitaire interne rejoignant le bord frontal. Méris du troisième maxillipède ne masquant jamais l'antennule et marqué sur son bord distal d'une encoche en "V" (Fig. 364). Bord supérieur

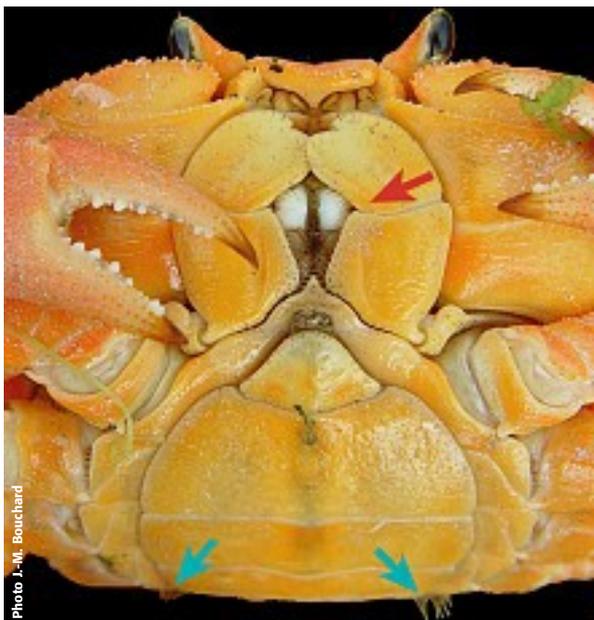


Figure 364: *Gecarcinus planatus*, vue ventrale. La flèche rouge, positionnée sur le troisième maxillipède, indique la région du cadre buccal. Les flèches bleues montrent les touffes de soies hydrophiles.

Gecarcinus planatus, ventral view. The red arrow, positioned on the 3rd maxilliped, indicates the area of the mouth. The blue arrows show the hydrophilic silk tufts.

du carpe du premier péréiopode avec deux mame-lons émoussés chez les adultes, et deux dents pointues chez les jeunes individus. Péréiopodes 2-5 épineux sur le bord dorsal du mérus et du propode et sur le bord ventral du propode; dactyle avec six rangs d'épi-

nes. Segments de l'abdomen tous libres. Appendice terminal du premier gonopode mâle court, pilosité du basis faible avec des soies courbées vers l'extérieur; ouverture distale hors du pli terminal. Deuxième gonopode avec les gouttières spermatiques fermées.

RECENSEMENT DE LA POPULATION DE *Gecarcinus planatus*

Des recensements de populations de crabe *Gecarcinus* ont déjà été faits au Mexique chez *G. planatus* de l'île Socorro (Pérez-Chi 2005), et chez *G. lateralis* de la forêt humide de Veracruz (Capistrán-Barradas *et al.* 2003). La méthode des transects a été utilisée dans les deux cas. Toutes les saisons ont été étudiées à Socorro et seulement la saison humide à Veracruz (jugée plus favorable pour les comptages que la saison sèche au cours de laquelle les crabes sont inactifs et restent dans leurs terriers).

À Clipperton le précédent recensement de *G. planatus* est celui d'Ehrhardt (1968a). L'un des objectifs principaux de la mission 2004-2005 était de le mettre à jour.

• • • Méthodes et résultats de 1968

Ehrhardt réalise son premier comptage entre la fin du mois de mai et le début d'août 1968. Les observations sont faites en fin d'après-midi, vers 17 h (ce qui correspond au début de la période d'activité des crabes), sur trois quadrats de 10 m²: l'un au bord du lagon, l'autre sur le bord du platier, le troisième entre les deux. Ce dispositif est appliqué simultanément dans six secteurs de l'île. Pour chaque secteur, la densité moyenne est exprimée en individus par m² (ind./m²). Les résultats, publiés la même année, font état de 1,4 ind./m² en bord de mer (7,6%), 14,5 ind./m² en bordure lagonaire (79,8%), et 2,3 ind./m² entre les deux (12,6%). Rapportée à la surface totale de l'atoll, la densité moyenne est de 6,53 ind./m², soit une population totale de *G. planatus* de l'ordre de 11 millions d'individus. La prédilection des crabes pour la bordure du lagon est expliquée par l'abondance de nourriture (algues et plantes aquatiques) à cet endroit. Selon Ehrhardt le nombre d'individus est sous-estimé parce que les juvéniles restent souvent cachés au fond des terriers. Le sex-ratio de la population n'a pas été évalué.

• • • Matériel et méthodes en 2005

Une prospection préliminaire sur tout l'atoll a montré que la distribution des terriers est hétérogène. La plupart du temps ils sont regroupés sur une ou plusieurs "bandes" de 10 à 50 m de largeur non loin de la bordure du lagon ou sur l'extérieur de la couronne récifale, juste avant le talus de débris coralliens qui surplombe la plage. Des milliers de crabes peuvent sortir de ces terriers en période d'activité maximale sans qu'il soit possible de savoir exactement combien d'individus occupent chaque terrier en période de repos. La méthode de comptage retenue pour ce travail diffère sensiblement de celle de 1968. À cette époque, il est probable que l'extrapolation à des secteurs

entiers de résultats obtenus sur de petits quadrats (10 m²) a été une source de surestimation du nombre total des *G. planatus*. La méthode retenue ici doit permettre de mieux tenir compte de la répartition hétérogène des crabes.

Dix-sept secteurs ont été distingués sur l'atoll, en fonction du profil pédologique (Fig. 365). La surface de chaque secteur a été calculée par relevé de points GPS reportés sur une carte du Service hydrologique de la Marine (SHOM). Pour chaque secteur, la surface colonisée par les crabes (zones de terriers, anfractuosités abritant de nombreux individus) a été déterminée avec la plus grande précision possible et deux ou trois surfaces d'observations (quadrats) ont été définies. Un quadrat de 100 m² (10 × 10 m) a été choisi hors des surfaces peu ou pas colonisées (moins de deux terriers pour 100 m²). Il a été doublé par un second quadrat situé à au moins 20 m de distance. Un troisième quadrat a été considéré dans certains cas si :

- les résultats des comptages entre les deux premiers quadrats différents de plus de 20 % ;
- la répartition des terriers est très hétérogène ;
- les profils pédologiques sont localement distincts (par exemple, présence d'une piste d'atterrissage dans le secteur 12).

Cette troisième mesure n'a été effectuée que deux fois (secteurs 3 et 12). Pour chaque secteur le comptage retenu est la moyenne pour les deux ou trois quadrats.

Le "rocher" constitue le secteur 5, inclus dans un secteur qui comprend ses abords immédiats (secteur 4). Le camp de base (Bougainville, secteur 1) et la petite cocoteraie à l'ouest de l'île (secteur 8) sont considérés comme des secteurs à part entière. Le recensement moyen pour ces deux cocoteraies (170 ind./100 m²) a été appliqué aux secteurs comprenant d'autres cocoteraies (secteurs 14 et 16). Les secteurs 9a et 9b, constituent l'essentiel de la surface des terrasses bordant le lagon et offrent aux crabes un accès aisé à l'eau et aux plantes aquatiques. Pour ces deux secteurs remarquables, quatre comptages ont été effectués, correspondant à des quadrats de 100 m² chacun (5 × 20 m), séparés par 20 m au minimum.

Au total 44 quadrats ont été considérés, avec des comptages réalisés du 9 au 19 février 2005, de 10h30 à 17h00, lorsque la plupart des crabes étaient dans leurs terriers. Le nombre d'ouverture de terriers a été compté, puis le substrat creusé jusqu'à environ 20-30 cm de profondeur. Les occupants de chaque terrier ont été comptés par sexe (hors juvéniles) et éloignés du quadrat afin de ne pas être comptabilisés deux fois. Les crabes présents à la surface du

Tableau LV : résultats des observations dans les 17 secteurs retenus pour cette étude. La position en latitude/longitude correspond au centre du premier quadrat de chaque secteur. La surface totale est la somme des surfaces de tous les secteurs, sans les secteurs 9a-b, en grande partie englobés dans les secteurs 2-3 et 12 (cf. Fig. 365). Le sex-ratio est exprimé en nombre de femelles (F) pour un mâle (M) : M/F. Le nombre d'individus par chaque secteur est extrapolé à la surface totale du secteur, à partir du nombre d'individus pour 100 m².

Synthesis of observations made in the 17 zones covered by this study. The position in lat./long. is of the centre of the first quadrat in each section. The total surface area is the sum of all the sections, excluding 9a-b which are encompassed by sections 2-3 and 12 (cf. Fig. 365). The gender ratio is expressed as the number of females per male: M/F. The population count of each section is extrapolated from the density per 100 m².

Secteur	Position	Couverture végétale	Surface (m ²)	Nombre de terriers (pour 100 m ²)	Nombre d'individus (pour 100 m ²)	Nombre d'individus par secteur	Sex ratio
1	10° 18,033' N 109° 13,805' W	<i>Cocos nucifera</i> , <i>Ipomea</i> sp., <i>Carex</i> sp.	15 000	pas de valeurs : couvert végétal important	179	26 850	1/0,53
2a-Nord	10° 17,820' N 109° 13,650' W	Proximité phanérogames aquatiques	86 800	36	212	184 016	1/0,77
2b-Sud	10° 17,615' N 109° 13'405' W	Proximité de <i>C. nucifera</i> et autres phanérogames aquatiques	49 600	44	270	133 920	1/0,58
3a	10° 17,325' N 109° 12,655' W	Aucune	31 500	anfractuosités	24	7 560	1/0,8
3b	10° 17,332' N 109° 12,834' W	Aucune	62 000	23	150	93 000	1/0,27
4	10° 17,532' N 109° 12,426' W	Aucune	2 300	7 + anfractuosités	36	828	1/1,33
5	10° 17,463' N 109° 12,448' W	Aucune	3 000	anfractuosités	3	90	
6	10° 17,553' N 109° 12,401' W	Faible (<i>Carex</i> sp.)	10 500	54	69	7 245	1/0,57
7	10° 17,849' N 109° 12,181' W	Aucune	93 500	16	124	115 940	1/0,93
8	10° 18,038' N 109° 12,107' W	Faible (<i>Cocos nucifera</i> , 700 m ²)	700	12	162	1 134	1/0,61
9a-b	Voir figure 365	Phanérogames aquatiques dans le lagon	56 500	9 + anfractuosités	454	256 510	
10	10° 18,212' N 109° 13,926' W	Aucune	109 500	28	95	104 025	1/0,87
11	10° 18,414' N 109° 13,962' W	Proximité de phanérogames aquatiques	16 000	anfractuosités	80	12 800	
12	10° 18,650' N 109° 13,935' W	Proximité de phanérogames aquatiques	169 000	17	70	118 300	
13	10° 18,962' N 109° 13,155' W	Aucune	52 000	anfractuosités	205	106 600	1/0,68
14	10° 18,414' N 109° 13,962' W	<i>Cocos nucifera</i> (8 500 m ²)	22 200	39	73	16 206	1/0,75
15	10° 18,831' N 109° 12,945' W	Aucune	33 000	29	75	24 750	1/0,75
16	10° 18,831' N 109° 12,945' W	Faible (<i>Cocos nucifera</i> , 650 m ²)	22 500	52	132	29 700	1/0,89
17	10° 18,375' N 109° 12,054' W	Aucune	45 000	12	33	14 850	1/1,21
Total/Moyenne			824 100	21	129	1 254 324	1/0,77

contrairement à leurs visites précédentes.
 En conclusion, même si la différence de méthodologie entre les recensements de 1968 et de 2005 ne permet pas de comparer rigoureusement les deux résultats, il semble avéré que la population de *Gecarcinus* de

Clipperton a diminué de façon très importante ces dernières années. Cette diminution peut être attribuée à deux facteurs :

- la diminution de la ressource en nourriture ;
- une augmentation de la prédation sur les crabes.

La couverture végétale d'ipomées (*Ipomea pes-caprae*), une plante rampante de la famille des liserons, est pour les crabes une source de nourriture, ainsi qu'un abri leur permettant de résister à la déshydratation en profitant de l'hygrométrie, importante sous le feuillage et dans l'enchevêtrement des racines. Depuis les travaux de Sachet (1959) et de Niaussat (1986), il est indéniable que cette couronne d'ipomées a subi une réduction très importante. Durant la mission de 2005 elle était limitée à 800 m² environ, près du camp de base (Bougainville) et à proximité du "rocher" (pointe du "Pouce"), alors qu'elle bordait autrefois tout le pourtour du lagon. Il est peu probable que les conditions climatiques soient à l'origine de cette réduction. L'ipomée est une plante rustique, à croissance très rapide, ne nécessitant que la présence d'eau et d'éléments organiques abondants près du lagon de Clipperton. Par contre, il n'est pas exclu que les crabes eux-mêmes, dont la population était très élevée par le passé, soient une des

causes de la réduction de cette couverture végétale. Jusqu'à une certaine époque, les principaux prédateurs du crabe *Gecarcinus* ont été les porcs (*Sus scrofa*) introduits sur Clipperton en 1897, éradiqués une première fois en 1958 (Sachet 1962a, 1962b), probablement réintroduits en 1966 et éliminés définitivement en 1968 (Lorvelec & Pascal 2006). D'après l'examen de leurs excréments les porcs étaient des consommateurs de la couverture végétale, de crabes, d'œufs et probablement aussi d'oisillons. Depuis cette période il semble que les rats (*Rattus rattus*), introduit accidentellement à la suite d'un naufrage à la fin des années 1990, soient devenus les seuls prédateurs de *G. planatus*. Un indice de leur abondance a été estimé à partir de la capture de 174 individus: les rats sont concentrés dans les secteurs qu'affectionnent les crabes (cocoteraie et zone à couverture végétale) et l'examen de 66 contenus stomacaux a montré que 13% d'entre eux contenaient des restes de crabes (Lorvelec & Pascal 2006).

ÉLÉMENTS D'ÉCOLOGIE DE *Gecarcinus planatus*

Comme tous les Gecarcinidae, *G. planatus* est un crabe terrestre qui présente des adaptations remarquables à la vie aérienne. Son écologie a été étudiée dans deux îles isolées du Pacifique: Clipperton (Ehrhardt & Niaussat 1970; Niaussat & Ehrhardt 1971) et Socorro (Jiménez *et al.* 1994; Pérez-Chi 2005). Chez tous les crabes terrestres divers facteurs limitent l'établissement des populations (Wolcott 1988). Chez *G. planatus* de Clipperton les principaux facteurs limitants sont la couverture végétale, la nature du sol et l'ensoleillement. Par contre, la température de l'air, constante et clémente (28-30°C), ainsi que l'accès facile à l'eau douce et/ou salée constituent plutôt des conditions d'installation favorables.

Matériel et méthodes

Les observations faites pendant ce séjour sur l'atoll concernent la période d'activité, l'alimentation, l'hydratation, et l'établissement des terriers. Le terrain jugé le plus propice pour ces observations est identifié sur la figure 366 par la "zone d'expérimentation", située à l'intérieur du secteur 2. À cet endroit, la largeur de l'atoll est assez réduite et il n'y a pas d'obstacle particulier, mis à part un dévers d'environ 80 cm de haut en bordure de lagon, un obstacle malgré tout facile à franchir pour les crabes. Côté mer, l'accès à la plage se fait sans difficulté. Un quadrat d'observation de 100 m² (10 × 10 m) a été délimité à l'aide de quatre fers plantés au sol et reliés par une cordelette fine, légèrement surélevée par rapport au sol pour permettre le passage des animaux. À environ 15 m de son angle nord-est, il est bordé d'une vingtaine de cocotiers, dont des jeunes pousses, de vieilles souches, et de nombreux vestiges de noix de coco (Fig. 366).

Les positions des entrées des terriers, 113 orifices numérotés de 1 à 113, et l'ensemble des éléments remarquables (débris végétaux, pierres, noix de coco) ont été reportées sur une représentation

graphique du quadrat. Cent crabes ont été capturés lorsqu'ils sortaient de leur terrier, numérotés au marqueur indélébile sur la face dorsale de leur carapace (Fig. 373), mesurés (largeur × longueur de la carapace) et sexés. Leur comportement a été observé pendant huit jours, juste avant le crépuscule, de 18h à 19h30. En moyenne seulement 25 crabes marqués, soit 1/4 du total, ont été observés quotidiennement.

Résultats

Les résultats suivants ont été obtenus sur le quadrat d'observation :

- Les individus reviennent régulièrement dans une surface de l'ordre de 0,5 m² autour de leur terrier. Quatorze observations d'individus entrant et sortant du même trou montrent que certains crabes au moins ont leur propre terrier. À l'inverse, le partage du même terrier par plusieurs individus a également été observé (voir plus loin: "Les terriers").



Figure 366: observation des crabes par J.-M. Bouchard, sur le bord du quadrat d'observation de la zone d'expérimentation (secteur 2).

Observation of crabs by J.-M. Bouchard at the edge of the reference quadrat in the experimental section.

- Les crabes tentant d'entrer dans des terriers étrangers sont refoulés par leurs congénères. La majorité des contacts physiques se déroulent sans comportements agressifs.
- Les déplacements des crabes autour de leurs terriers sont limités à une trentaine de mètres, principalement pour des motifs alimentaires. Les trajets sont effectués vers la cocoteraie (noix de coco, palmes de cocotier...) ou vers des sources de nourriture occasionnelles (cadavres d'animaux).
- Aucun déplacement en direction de la mer ou du lagon n'a été observé, même lors d'une observation de nuit. Il semble que plusieurs communautés distinctes (haut de l'atoll, proximité du lagon, cocoteraie) cohabitent sans vraiment se mélanger. Par exemple, seuls les crabes vivant sous les surplombs proches du lagon ont été observés en train de s'abreuver au lagon ou de se nourrir des phanérogames de la bordure lagonaire. Les crabes éloignés du lagon, comme ceux du quadrat d'observation, se nourrissent principalement des cadavres de fous situés à proximité. Dans ce cas, l'humidité de leurs terriers et la température plus fraîche qui y règne paraissent suppléer efficacement à la nécessité d'aller s'abreuver au lagon.

... Périodes d'activité

La majorité des crabes terrestres ont des rythmes biologiques circadiens (Palmer 1971; Bliss 1979) avec une activité généralement nocturne (Henning 1975; Klassen 1975; Bliss *et al.* 1978; Bliss 1979; Pérez-Chi 2005). Dans quelques cas, par exemple en cas de pluie ou dans les environnements humides des sous-bois, les Gecarcinidae peuvent également être actifs de jour (Powers & Bliss 1983; Hicks *et al.* 1984). L'hygrométrie ambiante semble donc être le principal facteur qui influence l'activité de ces crabes. Sur l'atoll de Clipperton, en dehors du "rocher" et des cocoteraies, il y a très peu d'ombre et la température est maximale vers midi. À ce moment, les crabes adultes s'abritent du soleil dans leur terrier



Figure 367 : groupe de *Gecarcinus planatus* réfugiés pendant les heures les plus chaudes de la journée sous une terrasse naturelle composée de l'accrétion de débris coralliens.

Group of *Gecarcinus planatus* sheltering during the heat of the day under a natural ledge formed by a concretion of detritic coral.



Figure 368: *Gecarcinus planatus* s'abritant du soleil sous les débris végétaux de la cocoteraie du camp de base.

Gecarcinus planatus avoiding the sun under vegetable debris from the coconut grove of the base camp.

ou dans d'autres refuges: terrasses naturelles composées de débris de coraux accrétionnés par les phosphates (Fig. 367), ou amoncellements végétaux près de la cocoteraie (Fig. 368). Une heure et demie avant le crépuscule, ils sortent de leur torpeur et investissent massivement la surface l'atoll. En cours de journée, il est possible de trouver de jeunes crabes actifs dans les rares lieux ombragés de l'atoll. Très exceptionnellement, quelques individus adultes ont été observés actifs de jour dans la cocoteraie ou immergés dans quelques centimètres d'eau sur le bord du lagon et se nourrissant de phanérogames. Sur l'île voisine de Socorro, où la couverture forestière est plus dense, une activité diurne de *G. planatus* est normale, plus ou moins importante selon les caractéristiques de la végétation (densité, hauteur, couverture et dominance) (Jiménez *et al.* 1994).

... Les terriers

Comme tous ses homologues gecarciniens *G. planatus* entre et sort de son terrier en déplacement latéral. Le diamètre du terrier est donc légèrement supérieur à la longueur (l) du céphalothorax du plus gros crabe qui y réside. Pour creuser ou entretenir son terrier le crabe se positionne latéralement par rapport à la direction dans laquelle il souhaite creuser. À l'aide de la face interne de sa pince (souvent la gauche), il pousse les sédiments vers le haut de l'ouverture. Il effectue ensuite un geste équivalent avec la face externe de sa seconde pince (souvent la droite) pour repousser le sédiment encore plus loin (Fig. 369). Cette activité n'a été observée qu'au crépuscule ou de nuit, lorsque le crabe peut se protéger d'une insolation trop importante. Généralement, les terriers sont creusés à l'abri des vents dominants, pour éviter les risques de dessiccation. La durée quotidienne de déblaiement varie en fonction de la nature du sol. Chez *G. lateralis*, en sol peu compact, elle est en moyenne d'une demi-heure par jour (Capistrán-Barradas *et al.* 2003).



Photo J.-M. Bouchard

Figure 369 : technique de déblaiement du terrier utilisée par *Gecarcinus planatus*. En position latérale devant l'entrée, avec utilisation successive des deux pinces pour repousser les sédiments loin de l'ouverture.
Burrow excavation technique used by Gecarcinus planatus. Positioned laterally in front of the entrance, the crab uses both claws alternately to shovel the substrate away from the opening.

Certaines populations de Gecarcinidae établissent leurs terriers à une distance importante de la mer, parfois à plus de 300 m, ce qui leur interdit d'y effectuer des allers-retours quotidiens, notamment en raison du risque de prédation (Hartnoll 1988). Quelques espèces, comme *G. ruricola*, préfèrent un environnement forestier plutôt que des étendues sableuses. Elles y trouvent à la fois de la nourriture et un meilleur abri contre les prédateurs (Capistrán-Barradas *et al.* 2003). À Clipperton, les terriers ne sont jamais situés très loin du rivage. Les deux principaux facteurs pour leur établissement sont la proximité de nourriture (par exemple, la présence ou non d'oiseaux morts et d'éléments végétaux) et la structure du sol.

Les zones de granulométrie moyenne ne conviennent pas aux crabes pour creuser leurs terriers, à cause des éboulements fréquents. Par contre, ils affectionnent les zones de sable fin, solidifiées en surface par les fientes d'oiseaux (Fig. 370). Les déjections, mêlées aux éléments minéraux, forment une croûte très dure sur laquelle il est parfois possible de marcher sans la briser. Dans ces secteurs le nombre de terriers est important, avec un réseau complexe de conduits souterrains (Niaussat & Ehrhardt, 1971). Les sédiments à forte granulométrie (débris coralliens de moyens à gros) peuvent également être accrétonnés par les déjections d'oiseaux avec formation de cavités utilisées comme abris par les crabes. Une accréton du même type existe également en bordure du lagon à partir du phosphate issu du processus de phosphatisation décrit par Bourrouilh-le Jan *et al.* (1985) et la formation de terrasses ombragées et humides sous lesquelles les crabes s'abritent durant la journée (Fig. 367).

Dans certains secteurs il semble que l'absence de zone de repos pour les oiseaux de mer explique les faibles densités de crabes. Ces zones sans oiseaux ont été signalées par Ehrhardt (1968a) et Niaussat

(1986), dans le nord et le nord-est de l'atoll. Elles ont été observées pendant cette mission dans les secteurs 15 et 17 pour lesquels la densité des crabes est effectivement faible (Tab. LV : 33-75 ind./100 m²). La végétation y est pauvre, limitée à quelques cocotiers et phanérogames en bordure de lagon. La faible densité des crabes s'explique ici par un sédiment trop fin, non durci par les déjections d'oiseaux et donc peu propice au creusement des terriers, ainsi que par une faible disponibilité en nourriture.

• • • La balance hydrique chez *Gecarcinus planatus*. Comparaison avec d'autres crabes terrestres

Chez les brachyoures le niveau d'adaptation à la vie terrestre s'apprécie en considérant le temps maximal que l'animal passe hors de l'eau, il est variable selon les familles. Hartnoll (1988) propose cinq niveaux distincts (T1 à T5). Les espèces du genre *Gecarcinus* sont classées au niveau T4, c'est-à-dire qu'elles n'ont pas besoin d'immersions régulières et qu'elles sont capables d'extraire l'eau : de leur nourriture, par capillarité dans un sol humide, ou à partir de la rosée matinale (Wolcott 1976, 1984). Ce niveau d'adaptation est également observé chez les espèces du genre *Gecarcoidea*, en particulier *G. natalis* (Pocock, 1888) de l'île Christmas (Gibson-Hill 1947) et *G. lalandii* H. Milne Edwards, 1837 aux îles Marshall (Bright & Hogue 1972 ; Holthuis 1953). Les espèces du niveau T5, comme les crabes Geosesarmidae, n'ont plus besoin d'accéder à un point d'eau, même pour la ponte, car le développement se fait sous forme abrégée en milieu terrestre. En raison de la perméabilité de leur cuticule, les crustacés terrestres perdent souvent leur eau plus rapidement que les autres arthropodes (Edney 1977). La perte hydrique maximale se fait au travers du



Photo J.-M. Bouchard

Figure 370 : zone de sable fin durci par les déjections des oiseaux de mer. Ce type de substrat convient très bien à *Gecarcinus planatus* pour la construction de ses terriers.

Area of fine sand hardened by guano. This type of substrate is well suited to the building of burrows of Gecarcinus planatus.

tégument et non pas au niveau de la surface branchiale (Herreid 1969). C'est la raison pour laquelle *Gecarcinus planatus* est une espèce sciaphile (qui affectionne les zones ombragées). Bliss & Mantel (1968) ont montré que la balance hydrique des crabes adultes est maintenue grâce à l'action concertée des sacs branchiaux péricardiaux et du système digestif. Ces organes prélèvent, stockent et redistribuent l'eau et les sels minéraux, sous le contrôle du système nerveux central. La perte d'eau par unité de poids est inversement proportionnelle à la taille de l'animal (Ahsanullah & Newell 1977; MacMillen & Greenaway 1978; Warburg & Goldenburg 1984). Certains crabes peuvent "boire" l'eau en se servant de leur pince pour amener des gouttes d'eau à leur bouche. Dans ce cas l'eau n'est peut-être pas ingérée mais aspirée dans les chambres branchiales pour les hydrater (Gibson-Hill 1947).

La perte d'eau chez les crabes terrestres est inversement proportionnelle à la "terrestrialité", les espèces vivant loin de l'estran présentant les plus bas taux de perte hydrique (Edney 1961). Les espèces qui sont proches du rivage peuvent compenser une partie de la perte hydrique en forant des terriers dont l'extrémité atteint la nappe phréatique. Le crabe peut alors s'immerger jusqu'à deux heures par jour dans un diverticule aquatique de son terrier (Gifford 1962; Herreid & Gifford 1963; Cameron 1981). À Clipperton, aucun des forages effectués dans les terriers n'a mis en évidence de diverticule terminal contenant de l'eau stagnante. Cependant, tous les terriers étaient remarquablement frais et humides, peut-être à cause de la proximité d'une lentille d'eau douce située vers 50 cm de profondeur. Pour une autre espèce, *G. lateralis*, Bliss & Boyer (1964) et Bliss & Mantel (1968) ont montré que le crabe ne creusait jamais son terrier jusqu'à la nappe phréatique et qu'il pouvait survivre des années sans accès direct à un environnement aquatique.

Des mesures de l'humidité et de la température ont été faites à l'intérieur des terriers à l'aide de capteurs Vernier™ interfacés à un ordinateur portable Apple™. Elles montrent que l'humidité augmente avec la profondeur du terrier et que, l'inverse, la température baisse. Sur une quinzaine de mesures, l'humidité relative du terrier est comprise entre 92 et 100%, soit jusqu'à 13% de plus qu'à l'extérieur où elle est d'environ 87%. La température minimale dans le terrier est de 26°C, pour une température extérieure de l'ordre de 28-29°C. Les crabes terrestres peuvent aspirer l'humidité du sol à l'aide de soies hydrophiles (Wolcott 1984). De telles soies ont été mises en évidence entre les pattes ou sur l'abdomen chez les crabes Mictyridae, Ocypodidae et Gecarcinidae (Bliss 1963; Gross *et al.* 1966; Hartnoll 1973; Powers 1975; Wolcott 1984). *G. planatus* possède de telles soies hydrophiles, situées entre la base de l'abdomen et la cinquième paire de pattes ambulateurs (Fig. 364, flèches bleues).

Chez *G. planatus* les visites au lagon sont rares. Un tel comportement a été observé par Niauxat & Ehrhardt

(1971), avec quelquefois des immersions totales. Ce comportement d'immersion n'est pour l'instant signalé que chez *G. planatus* (Powers & Bliss 1983). Niauxat & Ehrhardt l'expliquent par la nécessité pour le crabe de s'hydrater périodiquement. Ehrhardt (1968b) a par ailleurs étudié la capacité de survie du crabe en immersion totale. Cependant, en deux mois de présence sur l'atoll, l'immersion des crabes a rarement été observée. En particulier, au cours des 10 jours d'observations intensives sur les 100 crabes marqués, très facilement repérables à la surface de l'atoll, aucun crabe n'a effectué de visite au lagon, situé à une cinquantaine de mètres seulement. Pour s'hydrater, *G. planatus* n'aurait donc pas besoin de s'immerger périodiquement, l'humidité naturelle de son terrier lui procurant assez d'eau.

La protection et l'environnement humide du terrier sont propices à l'exuviation. Le crabe est vulnérable avant la mue, lorsque sa mobilité est réduite, et après, lorsque sa carapace est molle. Il reste dans son terrier pendant cette période, parfois plusieurs semaines sans se nourrir (Bliss 1968, 1979; Dunham & Gilchrist 1988). Au cours de notre mission, les crabes "mous" ont toujours été observés dans leur terrier.

En conclusion, par rapport aux autres crabes terrestres, *G. planatus* est un crabe d'un niveau de "terrestrialité" élevé (T4). Il n'est vraiment tributaire de l'océan que pendant la période de frai lorsque la femelle doit libérer ses œufs dans l'eau de mer. Par contre, il survit très bien en milieu tropical même sans la proximité d'un plan d'eau douce ou saumâtre. L'eau ingérée avec les aliments et le mécanisme de captage d'humidité de son terrier, à l'aide de soies sétifères, lui permettent de maintenir sa balance hydrique. Par ces caractéristiques *G. planatus* se rapproche beaucoup de *Gecarcoidea natalis* de l'île Christmas, dans l'océan Indien.

••• Alimentation

Le régime alimentaire des crabes Gecarcinidae est de type omnivore. Il a été étudié par exemple chez *G. lateralis* qui se nourrit d'une grande variété de végétaux (plantes terrestres, algues, mousses, lichens) et qui est également détritivore carnivore, se nourrissant de restes d'animaux morts (Fimpel 1975; Bliss *et al.* 1978; Wolcott & Wolcott 1984). Sur l'île brésilienne de Trinidad, *G. lagostoma* se nourrit exclusivement de végétaux, en particulier des ipomées et cypéracées qui prolifèrent au bord de l'eau (Bliss *et al.* 1978). À Clipperton *G. planatus* a un régime alimentaire du même type que ces espèces. Voici quelques préférences et modalités qui ont été précisées à partir des observations faites en cours de mission, complétées avec les données de la littérature.

••• Alimentation végétale

Sur l'atoll de Clipperton la couverture végétale est faible mais suffisante pour constituer la base du régime alimentaire de *G. planatus*. Le crabe se nourrit de :

- palmes de cocotiers tombées à terre, qu'il débarasse méthodiquement de ses pennes, jusqu'au pétiole, en les découpant en rubans de la dimension



Figure 371: consommation d'une palme de cocotier par *Gecarcinus planatus*. En bas, la palme du haut est représentée après 24 heures, pour montrer l'action du crabe.

Eating of a coconut palm by Gecarcinus planatus. Below, the same palm is shown 24 hours later, to illustrate the effect of the crab's actions.

de son cadre buccal (Figs 371-372);

- noix de coco tombées au sol, dont il consomme même la bourre (Fig. 373);
- troncs des cocotiers (Fig. 374);
- plantes de la bordure du lagon, ipomées ou phanérogames aquatiques (Fig. 375).

Les végétaux frais (jeunes pousses, feuilles vertes) sont toujours préférés aux parties desséchées (fibres de coco) le crabe y trouvant un apport d'eau ainsi qu'un complément azoté important (Hicks *et al.* 1984). Les végétaux sont soit consommés sur place, soit préalablement "traînés" dans le terrier.

••• Alimentation non végétale

Lorsque le couvert végétal est faible ou absent les crabes *Gecarcinus* adaptent leur alimentation. Par exemple à Malpelo, île pratiquement dépourvue de végétation, *G. malpilensis* se nourrit de lézards, de juvéniles d'oiseaux, de congénères (cannibalisme) et de guano (Fox 1975; Prahl & Manjarrès 1984). À Clipperton, la part non végétale de l'alimentation de *G. planatus* comprend surtout des cadavres animaux, des œufs et des fientes d'oiseaux de mer. Généralement le crabe a un comportement détritivore mais il peut occasionnellement se comporter en prédateur, soit par cannibalisme sur des congénères affaiblis, soit sur de jeunes oiseaux.

Les cadavres animaux sur Clipperton sont surtout ceux des oiseaux de mer qui fréquentent l'atoll par dizaines de milliers. Les oiseaux morts sont très rapidement recouverts de crabes qui n'en laissent que les os après quelques jours seulement. Les cadavres d'animaux marins rejetés sur la plage sont également rapidement "nettoyés" par les crabes. Il s'agit le plus souvent de poissons (Fig. 376), de tortues marines ou de crustacés (mues de langoustes par exemple).

La consommation d'œufs d'oiseaux par les crabes a été observée à Clipperton, bien qu'ils soient farouchement défendus par les parents. Lorsqu'un crabe a réussi à "voler" un œuf, en profitant de l'absence



Figure 372: consommation d'un "ruban" de palme de cocotier, préalablement découpé par le crabe à la largeur de son cadre buccal.

Eating a "ribbon" of coconut palm, pre-cut by the crab to the width of its mouth.



Figure 373: *Gecarcinus planatus* se nourrissant sur une noix de coco. *Gecarcinus planatus feeding on a coconut.*

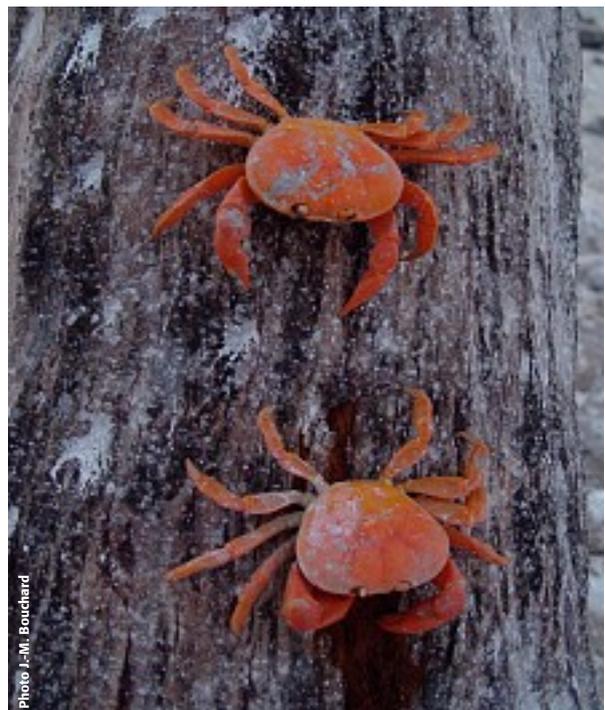


Figure 374: deux crabes *Gecarcinus planatus* se nourrissant des fibres végétales sur le tronc d'un cocotier.

Two Gecarcinus planatus feeding on the trunk fibres of a coconut palm.



Figure 375 : phanérogames aquatiques en bordure de lagon, constituant un important apport de végétal frais pour le crabe de Clipperton.
Seagrasses on edge of the lagoon constitute an important source of fresh vegetable matter in the diet of Clipperton crabs.

momentanée des parents, il commence par l'éloigner du nid en le faisant rouler entre ses pattes. Il le maintient ensuite solidement entre ses pinces et raye la coquille à l'aide de ses puissantes mâchoires. Lorsque les rayures sont suffisamment profondes pour mettre le chorion à jour, il y découpe un orifice avec ses pinces et en consomme l'intérieur (Fig. 377). À Malpelo, *G. malpilensis* a été observé en train de hisser un œuf sur un petit relief pour le laisser choir et le briser (Türky comm. pers.). Ce comportement n'a pas été observé à Clipperton, sans doute parce que le relief très plat de l'atoll ne s'y prête guère.

Les fientes d'oiseaux de mer constituent à Clipperton un abondant dépôt de guano, riche en composés azotés. Alors que la concentration en azote des végétaux est relativement faible (Mattson 1980), celle du guano est très forte et les crabes y trouvent un complément alimentaire indispensable. Ce type d'alimentation a été observé à Clipperton et il est également connu à Malpelo chez *G. malpilensis* (Prahel & Manjarrès 1984).

Le comportement de prédation de *G. planatus* à Clipperton a été observé sur de jeunes oiseaux de mer et par cannibalisme sur des congénères affaiblis. Les jeunes oiseaux nichant à terre, à mobilité réduite, peuvent être harcelés de longues heures lorsque l'adulte gardant le nid s'est absenté pour pêcher en mer. Au cours de notre expédition la nidification des fous s'achevait et plusieurs oisillons de la saison avaient accidentellement perdu leurs parents. Peu nourris, faibles, incapables de se défendre contre les attaques incessantes de nombreux crabes, ils ont finalement été traînés hors de leurs nids et dévorés. Le cannibalisme est courant chez les crabes terrestres. Il est connu chez *G. malpilensis* (Fox 1975), chez *G. lagostoma*, où les juvéniles doivent se réfugier sous des rochers pour échapper à la prédation des adultes (Fimpel 1975), et chez *G. lateralis* (Bliss et al. 1978). Ce comportement a également été observé à Clipperton chez *G. planatus* (Fig. 378) mais ses modalités sont mal comprises. Plus particulièrement, il n'est pas possible de savoir si les plus jeunes individus constituent des proies régulières pour les adultes. Dans les secteurs de l'atoll où la densité de terriers est importante, deux ou



Figure 376 : *Gecarcinus planatus* se nourrissant sur un cadavre de murène.
Gecarcinus planatus feeding on the carcass of a moray eel.

trois crabes cohabitent généralement dans un même diverticule du terrier. Le plus souvent il s'agit de deux femelles ou d'un mâle et d'un juvénile. Ce type de cohabitation dans le même terrier a déjà été observé chez d'autres crabes terrestres (Feliciano 1962; Klassen 1975; Saigusa 1978). Dans le cas de la cohabitation adulte/juvénile, le juvénile était parfois de très petite taille à Clipperton (8×9 mm). Il constituait une proie facile pour son compagnon, mais aucune prédation de ce type n'a pu être observée. En fait, il est probable que le cannibalisme soit utilisé chez *G. planatus* et chez les autres crabes terrestres seulement lorsque les autres ressources alimentaires viennent à manquer (Wolcott & Wolcott 1984; Wolcott 1988).

••• Étude comportementale

Différentes observations comportementales ont été faites sur *G. planatus* : partage du terrier par plusieurs individus ou avec d'autres espèces, comportement d'agressivité et communication entre les individus.

••• Cohabitation de plusieurs individus dans un même terrier

À Clipperton, où l'environnement extérieur est très chaud, les terriers représentent pour les crabes un micro-environnement très favorable. Nos observations montrent qu'un terrier n'est pas occupé par un seul crabe mais comprend souvent plusieurs diverticules, chacun étant occupé par plusieurs crabes. Pour un



Figure 377 : *Gecarcinus planatus* consommant un œuf d'oiseau de mer à Clipperton.
Gecarcinus planatus eating a seabird egg.



Figure 378: *Gecarcinus planatus* finissant de dévorer un de ses congénères. *Gecarcinus planatus* finishes devouring one of its own kind.

seul individu le forage d'un terrier est coûteux en terme énergétique. Il y a donc un avantage certain à la mutualisation des efforts pour le creusement. À l'inverse, il n'est pas impossible qu'une compétition pour l'occupation d'un même terrier existe.

••• Occupation du terrier par d'autres espèces

Les brachyours terrestres partagent souvent leurs terriers avec d'autres espèces. Bright & Hogue (1972) reconnaissent plusieurs niveaux de relation inter-spécifique entre les crabes et leurs hôtes selon le caractère obligatoire ou facultatif de la relation. À Clipperton, la mise à jour du contenu des terriers a permis d'y trouver très occasionnellement un Grapsidae, *Geograpsus lividus* (H. Milne Edwards, 1837). Ce crabe est commun sous les rochers à proximité de la bordure lagunaire. Il s'agit ici d'une association facultative avec une espèce étrangère qui trouve provisoirement refuge dans le terrier mais qui utilise également bien d'autres refuges (sous les cailloux, terrasses coralliennes, débris végétaux...). À l'inverse, la présence fréquente d'un myriapode scolopendromorphe dans les diverticules des terriers, semble constituer une association plus forte, même si elle n'est pas obligatoire. Son principal prédateur est le lézard, présent en grand nombre sur l'île. Le myriapode trouve dans le terrier du crabe un refuge contre son prédateur et un environnement favorable pour la ponte de ses œufs.

••• Compétition

La compétition intra-spécifique est peu importante chez ces crabes qui n'ont pas un comportement territorial très marqué. Ceci est peut être dû à leur densité importante sur l'atoll et à la nécessité de partager les terriers. Quelques comportements agressifs ont néanmoins été observés, par exemple à l'occasion d'un déplacement rapide en direction des crabes. Les deux autres réactions dans cette situation sont la fuite ou une "crispation" en position de défense, lorsque l'approche est lente. La compétition pour la nourriture n'est pas très forte. Il est commun de voir les crabes entassés sur une noix de coco ou sur un cadavre sans qu'aucune bagarre ne survienne (Fig. 373, Fig. 376). Les plus gros et les plus forts prennent simplement la meilleure place, en poussant les autres. Il arrive souvent que plusieurs crabes tirent vers leurs terriers le même fragment végétal, une observation également faite par Henning (1975). Dans cette situation le plus robuste emporte la palme, sans que cela déclenche un combat avec ses congénères.

Chez *G. lateralis* des combats ont été observés exceptionnellement entre les mâles au moment de la reproduction (Klassen 1975; Wolcott & Wolcott 1982). Ce comportement agressif reste marginal, les crabes de cette espèce cohabitent également dans un même terrier avec, cependant, un espace réservé pour chaque individu. Chez les crabes terrestres Ocypodidae le terrier n'est pas partagé et il existe un véritable comportement agressif pour sa défense, allant de la simple dissuasion à l'affrontement (Vannini 1980).

••• Communication

Chez les crabes terrestres les individus peuvent communiquer par des mouvements des pédoncules oculaires (genre *Ocypoda*) ou des pinces (genre *Uca*), avec des postures remarquables. Mis à part quelques postures agressives ou de soumission, ce type de communication n'a pas été fréquemment observé chez les *G. planatus* de Clipperton qui adoptent plutôt un comportement d'évitement mutuel. Il est probable que l'activité crépusculaire et nocturne ne soit pas favorable aux comportements visuels. Plus généralement, il semble que dans le genre *Gecarcinus* les échanges sociaux complexes et prolongés soient inexistants (Powers & Bliss 1983).

L'utilisation des sens tactile et de chémoréception, bien développés chez *G. planatus*, servent probablement à la communication entre les individus. La sensibilité aux molécules chimiques semble bien développée chez ce crabe qui "sent" ses aliments, en prélevant quelques particules du bout de ses dactyles et en les portant à sa bouche, avant de commencer à s'alimenter. Il est également capable de repérer des cadavres hors de sa vue, à plusieurs dizaines de mètres.

••• Comportement locomoteur

Les déplacements de *G. planatus* sont en général lents. Le crabe qui accorde peu d'importance à la présence humaine, donne une impression de "placidité" et de lenteur dans tous ses mouvements. Les juvéniles sont plus actifs et sont parfois observés en déplacement de jour. À cause de leur taille, ils sont soumis à une pression de prédation (rat) ou à un risque de mutilation (bec d'oiseaux, Fig. 370) plus important que les adultes et compensent vraisemblablement ce risque par une plus grande vivacité.

G. planatus peut grimper le long des troncs des cocotiers (Fig. 374), aptitude également observée chez *G. lateralis* lorsqu'il tente d'échapper à un prédateur (Powers & Bliss 1983). Des individus ont été observés à 1-2m de hauteur, en train de s'alimenter sur de jeunes feuilles de cocotiers. Alors que *G. lateralis* escalade le tronc en ligne droite, *G. planatus* monte en diagonale, ses dactyles acérés assurant une bonne prise à la surface striée du tronc. Il effectue ainsi une ascension en spirale, effectuant plusieurs fois le tour du tronc avant de parvenir à la hauteur désirée.

••• Croissance - Reproduction

Des mesures biométriques (Largeur "L" × longueur "l" du céphalothorax) ont été réalisées sur environ

200 mâles et femelles arrivés à maturité. La taille moyenne des mâles adultes est de 5,6×4,5cm (n=108, écart-type(σ)=1,50×1,18cm); celle des femelles est de 4,8×4,1cm (n=92, σ =1,36×1,04cm). Les plus gros spécimens sont des mâles. La taille maximale est de 7,9×6,2cm chez les mâles et de 7,8×5,4cm chez les femelles.

Chez les brachyours les femelles sont mûres lorsque leur abdomen et leurs pléopodes prennent une morphologie typique d'adulte après la mue spéciale nommée mue de maturité. La taille à maturité sexuelle a été estimée sur un lot de 90 individus présentant une morphologie de transition juvénile/adulte. Elle est en moyenne de 1,9×1,6cm.

Le rapprochement sexuel chez les *G. planatus* a été observé sur l'atoll en avril (Étienne comm. pers.; Niaussat 1986) et la période de reproduction se situe en mai. Au cours de notre séjour (décembre à février) aucune femelle ovigère et aucun accouplement n'ont été vus.

Chez d'autres crabes terrestres, la durée de la période de reproduction est déterminée par : les ressources en eau et en nourriture, la température et la salinité de l'eau mer. Adiyodi (1988) a montré que la période de reproduction des crabes terrestres peut se prolonger pendant plusieurs mois dans les régions où la ressource en eau est importante. En fin de période de reproduction, le cycle lunaire et la marée constituent des facteurs externes déclenchant la migration des femelles ovigères vers la mer où elles vont libérer leurs œufs. Chez *G. planatus* cette migration a lieu une fois par an vers le mois de mai, lorsque le cycle

lunaire est favorable (Niaussat 1986 ; Niaussat & Ehrhardt 1971).

Chez *Cardisoma guanhumi* Latreille, 1828, les femelles peuvent pondre entre 20 000 et 1 200 000 œufs jusqu'à cinq fois par an (Taisoun 1974 ; Henning 1975). En général, elles se débarrassent de leurs œufs dans une eau de mer à forte salinité (Costlow & Bookhout 1968). Des observations ont cependant montré que, très occasionnellement, les femelles peuvent libérer leurs œufs dans une eau saumâtre dont la salinité ne dépasse pas 1 à 2 g/L, et que les larves zoé et la mégalope peuvent y survivre quelques temps (Henning 1975). Chez *G. lateralis*, l'incubation des œufs sur les pléopodes des femelles requiert deux semaines, et les femelles pondent en août et en septembre (Bliss *et al.* 1978).

Le recrutement des jeunes *G. planatus* à terre n'a pas réellement été observé. La taille du plus petit spécimen récolté sur l'atoll est de 5,1×4,6 mm, mais un spécimen juvénile encore plus petit a été récolté dans des laisses de haute mer, avec quelques individus du crabe pélagique *Planes major* (MacLeay, 1838) (st. 11, 18 janvier 2005, voir chapitre "Les crustacés de l'atoll"). Il s'agit peut être du premier stade adulte qui participe à la recolonisation du milieu terrestre après la vie pélagique. La période de recrutement à terre se situerait donc en début d'année mais avec des arrivages ponctuels difficilement observables.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier : D. Guinot, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle, pour ses encouragements et pour avoir accepté de relire notre travail ; le Dr J.-L. Étienne et E. Peny pour avoir confié à J.-M. Bouchard la coordination scientifique de l'en-

semble de l'expédition à Clipperton ; L. Albenga et L. Dugrais, pour leur assistance sur l'atoll ; Régis Cléva pour la mise en collection des spécimens au Muséum, à Paris ; P. Tanguy, et J. Guthrie pour leurs corrections sur les résumés et les légendes en anglais.

- ADIYODI R.-G.-P. 1988. – Reproduction and development, in BURGREN W. & MCMAHON B. (Eds), *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press, New York : 139-185.
- AHSANULLAH M. & NEWELL R.-C. 1977. – The effects of humidity and temperature on water loss in *Carcinus maenas* (L.) and *Portunus marmoratus* (Leach.). *Comparative Biochemistry and Physiology* 56A : 593-599.
- BLISS D.-E. 1963. – The pericardial sacs of terrestrial Brachyura, in WHITTINGTON H.-B. & ROLFE W.-D.-I. (Eds), *Phylogeny and evolution of Crustacea*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, special publication : 59-78.
- BLISS D.-E. 1968. – Transition from freshwater to land in decapod crustaceans. *American Zoologist* 8(3) : 355-392.
- BLISS D.-E. 1979. – From sea to tree: Saga of a land crab. *American Zoologist* 19(2) : 385-410.
- BLISS D.-E. & BOYER J.-R. 1964. – Environmental regulation of growth in the decapod crustacean *Gecarcinus lateralis*. *General Comparative Endocrinology* 4:15-41
- BLISS D.-E. & MANTEL L.-H. 1968. – Adaptations of crustaceans to land: A summary and analysis of new findings. *American Zoologist* 8 : 673-685.
- BLISS D.-E., VAN MONTFRANS D., VAN MONTFRANS M. & BOYER J.-R. 1978. – Behavior and growth of the land crab *Gecarcinus lateralis* (Fremerville) in Southern Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 160 : 113-151.
- BOURROUILH-LE JAN F.-G., CARVIN J.-L., NIAUSSAT P.-M. & THOMMERET Y. 1985. – *Sédimentation phosphatée actuelle dans le lagon confiné de Clipperton, ENE Pacifique. Datations, sédimentologie et géochimie*. Institut de géologie de Strasbourg, Strasbourg : 109-124. (Sciences géologiques. Mémoire ; 77).
- BRIGHT D.-B. 1966. – The land crabs of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 14(2) : 183-203.
- BRIGHT D.-B. & HOGUE C.-L. 1972. – A synopsis of the burrowing land crabs of the world and list of their arthropod symbionts and burrow associates. *Contribution in Sciences, Natural History Museum, Los Angeles County* 220 : 1-58.
- CAPISTRÁN-BARRADAS A., DEFELO O. & MORENO-CASASOLA P. 2003. – Density and population structure of the red land crab *Gecarcinus lateralis* in a tropical semi-deciduous forest in Veracruz, Mexico. *Interciencia* 28(6) : 323-327.
- CAMERON J.-N. 1981. – Brief introduction to the land crab of the Palau Islands: Stages in the transition to air breathing. *The Journal of Experimental Zoology* 218 : 1-5.
- COSTLOW J.-D. Jr. & BOOKHOUT C.-G. 1968. – The effect of environmental factors on development of the land-crab *Cardisoma guanhumi*. *American Zoologist* 8 : 399-410.
- DUNHAM D.-W. & GILCHRIST S.-L. 1988. – Behavior, in BURGREN W. & MCMAHON B. (Eds), *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press, New York : 139-185.
- EDNEY E.-B. 1961. – The water and heat relationships of fiddler crabs (*Uca* spp.). *Transactions of the Royal Society of South Africa* 36 : 71-91.
- EDNEY E.-B. 1977. – *Water balance in land arthropods. Zoophysiology and ecology, Volume 9*. Springer-Verlag, Berlin, New York, 282 p.
- EHRHARDT J.-P. 1968a. – *Recensement en 1968 de la population de Gecarcinus planatus Stimpson sur l'îlot de Clipperton*. Rapport 40. Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, Division de Biologie Générale et Écologie, Paris, 9 p.
- EHRHARDT J.-P. 1968b. – *Expériences de survie à l'immersion du crabe Gecarcinus planatus Stimpson*. Rapport 43. Centre de recherche du Service de Santé des Armées, Division de Biologie Générale et Écologie, Paris, 9 p.

- EHRHARDT J.-P. & NIAUSSAT P.-M. 1970. – Écologie et physiologie du brachyoure terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson (d'après les individus de l'atoll de Clipperton). *Bulletin de la Société française de Zoologie* 95(1) : 41-54.
- ÉTIENNE J.-L. 2005. – *Clipperton, L'atoll du bout du monde*. Seuil, Septième Continent, Paris, 207 p.
- FELICIANO C. 1962. – *Notes on the biology and economic importance of the land crab Cardisoma guanhumii Latreille of Puerto Rico*. Special Contributions of the Institute of Marine Biology, University of Puerto Rico : 1-29.
- FIMPEL E. 1975. – Phänomene der Landadaptation bei terrestrischen und semiterrestrischen Brachyura der Brasilianischen Kuheste (Malacostraca, Decapoda). *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik* 102 : 173-214.
- FOX L.-R. 1975. – Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6 : 87-106.
- GIBSON-HILL C.-A. 1947. – Field notes on the terrestrial crabs. *Bulletin of the Raffles Museum* 18 : 43-52.
- GIFFORD C.-A. 1962. – Some observations on the general biology of the land crab *Cardisoma guanhumii* (Latreille) in South Florida. *Biological Bulletin* 97 : 207-223.
- GREENAWAY P. 1988. – Ion & water balance, in BURGGREN W. & MCMAHON B. (Eds), *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press, New York : 221-246
- GROSS W.-J., LASIEWSKI R.-C., DENNIS M. & RUDY P. Jr 1966. – Salt and water balance in selected crabs of Madagascar. *Comparative Biochemistry and Physiology* 17 : 641-660.
- HARTNOLL R.-G. 1973. – Factors affecting the distribution and behaviour of the crab *Dotilla fenestrata* on East African shores. *Estuarine and Coastal Marine Science* 1 : 137-152.
- HARTNOLL R.-G. 1988. – Level of terrestrial adaptation, in BURGGREN W. & MCMAHON B. (Eds), *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press, New York : 6-53.
- HENNING H.-G. 1975. – Kampf, Fortpflanzung und Häutungsverhalten; Wachstum und Geschlechtsreife von *Cardisoma guanhumii* Latreille. *Forma Functio* 8 : 463-510.
- HERREID C.-F. II. 1969. – Water loss of crabs from different habitats. *Comparative Biochemistry and Physiology* 28 : 829-839.
- HERREID C.-F. II. & GIFFORD C.-A. 1963. – The burrow habitat of the land crab *Cardisoma guanhumii* (Latreille). *Ecology* 44 : 773-775.
- HICKS J., RUMPF H. & YORKSTON H. 1984. – *Christmas Crabs*. Christmas Island Natural History Association, Christmas Island : 81 p.
- HOLTHUIS L.-B. 1953. – Enumeration of the decapod and stomatopod Crustacea from Pacific coral islands. *Atoll Research Bulletin* 24 : 1-66.
- JIMÉNEZ C., ORTEGA-RUBIO A., ÁLVAREZ-CARDENAS S. & ARNAUD G. 1994. – Ecological aspects of the land crab *Gecarcinus planatus* (Decapoda: Gecarcinidae) in Socorro Island, Mexico. *Biological conservation* 69 : 9-13.
- JOST C. – L'île de la Passion alias Clipperton. <http://www.clipperton.fr>. (consulté en mars 2007).
- KLASSEN F. 1975. – Ökologische und ethologische Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Gecarcinus lateralis* (Decapoda, Brachyura). *Forma et Functio* 8 : 101-174.
- LEACH W.-E., 1814. – Crustaceology, in BREWSTER D. (Ed.), *The Edinburgh Encyclopaedia*, volume 7, Edinburgh : 383-437, pl. 221.
- LORVELEC O. & PASCAL M. 2006. – Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de bouleversements écologiques. *Revue Ecologie (Terre & Vie)* 61 : 135-158.
- MACMILLEN R.-E. & GREENAWAY P. 1978. – Adjustments of energy and water metabolism to drought in an Australian arid-zone crab. *Physiological zoology* 51 : 231-240.
- MATTSON W.-J. Jr. 1980. – Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11 : 119-161.
- MILNE EDWARDS H. 1836-1844. – Les Crustacés, in CUVIER G., *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux, et d'introduction à l'anatomie comparée*, 278 pp. Atlas pl. 1-80, Paris.
- NIAUSSAT P.-M. 1986. – *Le lagon et l'atoll de Clipperton*. Académie des Sciences d'outre mer, Institut du Pacifique 1-189.
- NIAUSSAT P.-M. & EHRHARDT J.-P. 1971. – Quelques aspects de l'éthologie du crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson de l'atoll de Clipperton. *Vie et Milieu* supplément 22 : 167-191.
- PALMER J.-D. 1971. – Comparative studies of circadian locomotor rhythms in four species of terrestrial crabs. *American Midland Naturalist* 85 : 97-107.
- PÉREZ-CHI A. 2005. – Densities, diel activity, burrow shape, and habitat characteristics of *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* Stimpson, 1860 (Decapoda, Brachyura, Gecarcinidae) at Socorro Island, Revillagigedo, Mexico. *Crustaceana* 78(3) : 255-272.
- POWERS L.-W. 1975. – Fiddler crabs in a non-tidal environment. *Contributions in Marine Science, University of Texas* 19 : 67-78.
- POWERS L.-W. & BLISS D.-E. 1983. – Terrestrial Adaptations, in VERNBERG F.-J. & VERNBERG W.-B. (eds), *The Biology of Crustacea 6, Volume 8, Environmental Adaptations*. Academic Press, New York : 271-333.
- PRAHL H.-V. 1983. – Primer registro de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* Stimpson, 1860 (Crustacea: Gecarcinidae) para Colombia y notas sobre su zoogeografía en el Pacífico Americano. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín* 13 : 143-148.
- PRAHL H.-V. & MANJARRÉS G. 1984. – Cangrejos gecarcinidos (Crustacea: Gecarcinidae) de Colombia. *Caldasia* 14(66) : 149-168.
- SACHET M.-H. 1959. – Vegetation of Clipperton Island, in International Botanical Congress 1959, *Proceedings of the IX International Botanical Congress, August 19-29, 1959, Montreal, Canada*. Runge Press, Ottawa, University of Toronto Press, Toronto : 337-338.
- SACHET M.-H. 1962a. – Monographie physique et biologique de l'île de Clipperton. *Annales de l'Institut Océanographique* 40(1), 107 p.
- SACHET M.-H. 1962b. – Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Research Bulletin* 86 : 1-115.
- SAIGUSA M. 1978. – Ecological distribution of tree species of the genus *Sesarma* in winter season. *Zoological Magazine* 87 : 142-150.
- SNODGRASS R.-E. & HELLER E. 1902. – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. XI. The birds of Clipperton and Cocos Islands. *Proceedings of the Washington Academy of Science* 4 : 501-520.
- TAISSOUN E.-N. 1974. – El cangrejo de tierra *Cardisoma guanhumii* (Latreille) en Venezuela. *Boletín del centro de investigaciones biológicas, Universidad del Zulia* 10 : 9-50.
- TAXIT R.-G.-E. & EHRHARDT J.-P. 1981. – Précarité de l'écosystème lagunaire de Clipperton. *Revue Internationale d'Océanographie Médicale* 63-64 : 49-63.
- TÜRKAY M. 1970. – Die Gecarcinidae Amerikas, mit einem Anhang über *Ucides Rathbun* (Crustacea: Decapoda). *Senckenbergiana Biologica* 51 : 333-354.
- TÜRKAY M. 1973a. – Bemerkungen zu einigen Landkrabben (Crustacea: Decapoda). *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle* 142 : 969-980.
- TÜRKAY M. 1973b. – Die Gecarcinidae Afrikas (Crustacea: Decapoda). *Senckenbergiana Biologica* 54(1/3) : 81-103.
- TÜRKAY M. 1987. – Landkrabben. *Natur und Museum* 117(5) : 143-150.
- VANNINI M. 1980. – Notes on the behavior of *Ocypode ryderi* Kingsley (Crustacea, Brachyura). *Marine Behavior Physiology* 7 : 171-183.
- WARBURG M.-R. & GOLDENBURG S. 1984. – Water loss and haemolymph osmolarity of *Potamon potamios*, an aquatic land crab, under stress of dehydration and salinity. *Comparative Biochemistry and Physiology* 79A : 451-455.
- WOLCOTT T.-G. 1976. – Uptake of soil capillary water by ghost crabs. *Nature* 264 : 156-157.
- WOLCOTT T.-G. 1984. – Uptake of interstitial water from soil: mechanisms and ecological significance in the ghost crab *Ocypode quadrata* and two gecarcinid crabs. *Physiological Zoology* 57 : 161-184.
- WOLCOTT T.-G. 1988. – Ecology, in BURGGREN W. & MCMAHON B. (Eds), *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press, New York : 55-95.
- WOLCOTT D.-L. & WOLCOTT T.-G. 1982. – Larval loss and spawning behavior in land crabs, *Gecarcinus lateralis* Fremenville. *Journal of Crustacean Biology* 2 : 477-485.
- WOLCOTT D.-L. & WOLCOTT T.-G. 1984. – Food quality and cannibalism in the red land crab, *Gecarcinus lateralis*. *Physiological Zoology* 57 : 318-324.