

ARTICLE ORIGINAL

Dynamique de défense du nid chez *Symphodus ocellatus* (FORSSKÅL, 1775), poisson labridé méditerranéen¹

I. Comportements agonistiques entre le mâle territorial nidificateur et cinq autres espèces de labridés

par

Marc YLIEFF²⁻³, Christian MICHEL³ et Jacques VOSS³

SUMMARY • Dynamics of nest defense in the Mediterranean labrid fish *Symphodus ocellatus* (FORSSKÅL, 1775). I. Agonistic behaviour between nesting territorial male and five other labrid species

This field research examines interspecific agonistic behaviour of the territorial male in *Symphodus ocellatus*. This behaviour is useful for brood and nest defense.

Four questions involving *Symphodus ocellatus* towards *S. tinca*, *S. mediterraneus*, *S. roissali*, *Thalassoma pavo* and *Coris julis* were investigated. The questions of interest were : (1) aggressors' or intruders' motivations (predation of the brood [a] and/or territorial conflicts [b]), (2) ability to recognize species (recognition studied with selective attacks by territorial male), (3) the organ(s) of perception used for this recognition and (4) the importance of territorial male investment in nest defense ; this role could ensure successful reproduction of the species.

¹ Manuscrit reçu le 21 janvier 1997 ; accepté le 24 avril 1997.

² Collaborateur scientifique — F.N.R.S. (Fonds National Belge de la Recherche Scientifique) à l'Université de Liège, Service d'Ethologie et de Psychologie animale (Prof. J.-C. RUWET), Laboratoire d'Ethologie des Poissons et des Amphibiens (Dr P. PONCIN), Institut de Zoologie, 22 quai Van Beneden, B-4020 LIEGE, Belgique.

³ Laboratoire d'Eco-Ethologie des Vertébrés aquatiques (Service d'Ethologie et de Psychologie animale), Université de Liège, Institut de Zoologie, 22 quai Van Beneden, B-4020 LIEGE, Belgique.

Our observations and experiments (tested labrid fishes presented to territorial males) allow us to affirm that in *S. ocellatus*, nesting males recognize the various tested labrid fishes ; that the organ of perception used for social recognition is the visual channel ; that spawn protection, insured by territorial male, a task guided by his visual system, is necessary towards menace from its conspecifics, but also from the other fish living in its habitat.

Nevertheless, it is clear that the Mediterranean labrid fish have the ability to recognize and preferentially interact with particular individuals, but the answer to question 1, concerning aggressors' motivations, remains to be investigated further.

RESUME

Cette recherche « *in situ* » consiste en une étude des comportements agonistiques interspécifiques chez le mâle territorial de *Symphodus ocellatus*, comportements impliqués dans la défense du nid et des oeufs.

Quatre questions impliquant *Symphodus ocellatus* face à *S. tinca*, *S. mediterraneus*, *S. roissali*, *Thalassoma pavo* et *Coris julis* ont été examinées. Les questions concernaient : (1) les motivations des agresseurs ou des intrus (prédation sur les oeufs [a] et/ou conflits territoriaux [b]), (2) la reconnaissance de telle ou telle espèce (connaissance reflétée par des attaques sélectives), (3) le canal perceptif utilisé pour cette reconnaissance et (4) l'importance de l'investissement du mâle territorial dans la défense du nid, rôle qui assurerait le succès reproducteur de l'espèce.

Nos observations et nos expérimentations (poissons labridés testés, présentés aux mâles territoriaux) permettent d'affirmer que chez *S. ocellatus*, les mâles nidificateurs cantonnés reconnaissent les différents labridés testés ; que le canal perceptif utilisé pour la reconnaissance sociale est le canal visuel ; que la protection du frai apportée par le mâle territorial, tâche guidée par ses moyens visuels, est nécessaire face aux dangers que représentent ses congénères, mais aussi les autres poissons partageant son habitat.

Cependant, même s'il semble évident que les labridés méditerranéens ont l'aptitude de reconnaître et d'interagir préférentiellement avec des individus particuliers, la réponse à la question 1, concernant les motivations des agresseurs, n'est, elle, pas encore clairement tranchée.

Introduction

Généralement peu farouches, permettant une « observation rapprochée » en milieu naturel, les poissons de la famille des labridés constituent des sujets rêvés pour les recherches *in situ*.

Ainsi depuis vingt ans, grâce à la modernisation des techniques de plongée autonome, bon nombre de travaux sur les labridés européens et plus particulièrement méditerranéens ont été consacrés à des recherches concernant les structures sociales, les modes et les stratégies de reproduction, les relations entre écologie et éthologie (LEJEUNE, 1985 ; MICHEL, LEJEUNE et VOSS, 1987) ; les systèmes d'appariement et les succès reproducteurs (WERNERUS, MICHEL et VOSS, 1987 ; VAN DEN BERGHE, WERNERUS et WARNER, 1989 ; WERNERUS, LEJEUNE et VAN DEN BERGHE, 1989) ; ainsi que les moyens de communication intraspécifique, essentiellement optiques chez ces poissons (MICHEL, LEJEUNE et VOSS, 1984 ; MICHEL *et al.*, 1987 ; MICHEL et VOSS, 1988a-b).

Ces travaux ont permis de répondre à un certain nombre de questions fondamentales suscitant de nouvelles interrogations plus spécifiques et générant des hypothèses originales à explorer.

Un de ces problèmes porte sur le rôle de la nidification et la signification du comportement parental des mâles territoriaux nidificateurs. En effet, s'il est généralement admis que le nid possède une importante valeur de protection du frai, plusieurs études chez quelques autres poissons téléostéens (COLGAN et GROSS, 1977 ; PERRONE, 1978 ; KEENLEYSIDE, 1979 ; MICHEL et POULICEK, 1987 ; COLGAN et BROWN, 1988 ; ONGARATO et SNUCINS, 1993) ont également rapporté des faits qui montrent le rôle prépondérant du mâle nidificateur dans cette protection. Ainsi, si le nid, lieu de concentration des efforts mais aussi des risques, constitue un élément de protection nécessaire, il n'est néanmoins probablement pas suffisant. L'activité du mâle territorial complète donc ce rôle.

Pour tenter de cerner cette problématique, notre choix s'est porté sur *Symphodus (Crenilabrus) ocellatus* (FORSSKÅL, 1775), petit labridé méditerranéen (+/- 10 cm). Le crénilabre ocellé, poisson largement présent sur notre site de travail, possédait en effet toutes les caractéristiques nécessaires pour notre recherche : construction élaborée d'un nid par le mâle territorial et donc pontes démersales, soins parentaux jusqu'à l'éclosion, plusieurs cycles de reproduction assez courts (10 jours en moyenne) pour un même poisson durant la bonne saison, fréquentation de zones claires et peu profondes pour se reproduire (entre 3 et 12 mètres de profondeur), richesse des interactions sociales. En outre, *Symphodus (C.) ocellatus*, espèce parmi les moins farouches chez les poissons, a fait l'objet d'un certain nombre d'études nous permettant de mieux situer nos démarches descriptives et expérimentales (LEJEUNE et MICHEL, 1986 ; TABORSKY, HUDDE et WIRTZ, 1987 ; MICHEL et VOSS, 1989).

Au vu de ces informations, en analysant *in situ* la dynamique de défense

du nid, nous avons tenté par des méthodes descriptives ou expérimentales de clarifier les questions suivantes :

1. Les comportements agonistiques interspécifiques pourraient-ils dépendre du régime alimentaire de « l’envahisseur », prédateur potentiel d’oeufs, ou serait-ce plutôt des problèmes de conflits territoriaux et de dominances qui motiveraient les protagonistes (WOOTTON, 1991, chap. 8 et 9) ?
2. Dans les deux cas, y aurait-il une reconnaissance spécifique de telle ou telle espèce en fonction de son danger potentiel pour le succès de l’individu ou la survie de l’espèce ?
3. Si une telle discrimination était mise en évidence, par quels moyens s’effectue-t-elle, sachant que les moyens de communication optiques sont prépondérants chez les labridés ?
4. Enfin, plus généralement, l’investissement du mâle territorial dans la protection du nid serait-il un facteur primordial dans le succès reproducteur de l’espèce ?

Ainsi, les interactions agonistiques entre le mâle territorial nidificateur et cinq autres espèces de labridés — *Symphodus tinca*, *S. mediterraneus*, *S. roisali*, *Thalassoma pavo*, *Coris julis* — ont été étudiées.

Matériel et méthodes



Photo 1. *Symphodus ocellatus* : mâle territorial (livrée terminale) sur son nid (photo D. BAY, 06/95).

Site des plongées

Toutes nos observations et expérimentations ont été réalisées entièrement en plongée sous-marine (100 heures d'immersion du 16 mai au 7 juillet 1995) en Méditerranée, à partir de la Station de Recherches Sous-marines et Océanographiques de l'Université de Liège (STARESO) basée sur la Pointe de la Revellata en Haute-Corse, à proximité de la ville de Calvi (CORSE, France). La STARESO se situe sur la face est du massif de la Revellata, à 42° 34' 51" de latitude nord et 8° 43' 32" de longitude est.

La côte est formée de parois rocheuses granitiques qui s'enfoncent dans la mer jusqu'à des profondeurs moyennes de 8 m en face de la Station et de 30 m à l'extrémité de la Pointe de la Revellata. Ces tombants et éboulis rocheux sont recouverts de végétations algales où prédomine le genre *Cystoseira*. Au-delà, l'herbier de Posidonies (*Posidonia oceanica*) s'installe et s'étend en devenant de moins en moins dense jusqu'à l'isobathe de 38 m, faisant place alors à un fond de type sableux graveleux. Il est à remarquer que cette diversité de milieux est à la base de la spécialisation des différentes espèces de poissons et notamment des labridés (LEJEUNE, 1985).

Pour des raisons de sécurité et en tenant compte des impératifs de la plongée sous-marine (paliers, réserves d'air des bouteilles), nous avons rarement dépassé la profondeur de 10 ou 15 m pour des temps d'immersion de 75 minutes en moyenne (min. = 40', max. = 140').

Ainsi, 36 nids de *Symphodus ocellatus*, localisés entre -4 et -9 m le long d'une crête rocheuse sous-marine rectangulaire d'environ 500 m² et située à 40 m au sud-est de la Station perpendiculairement à la côte, ont été balisés et investigués successivement (6 par plongée).

Durant les observations et les expérimentations, les collectes d'informations ont été faites sur un « écritoire sous-marin », ardoise en PVC blanc dépoli permettant une prise de notes avec un crayon ordinaire.

Présentation de l'espèce

Patrons de coloration et structures sociales

Comme nous le rappelle la littérature (LEJEUNE, 1985 ; MICHEL *et al.*, 1987), chaque type social a en général une livrée spécifique. En effet, les patrons de coloration varient souvent suivant le sexe ou le type de mâle (dichromatisme), l'âge, la saison (dichromatisme non permanent) et peuvent dépendre aussi des motivations de l'individu (livrées caractéristiques de l'activité comportementale).

Ainsi dans la population des *S. ocellatus*, on distingue deux types de livrées :

- a) la **livrée initiale** arborée par les juvéniles (individus immatures), les

femelles (individus matures, produisant des oeufs) et certains mâles adultes non territoriaux (individus matures, aptes à féconder les oeufs des femelles) ;

- b) la **livrée terminale**, plus colorée, caractérisant les mâles territoriaux nidificateurs et certains mâles adultes non territoriaux. Il est à remarquer que chez *S. ocellatus*, malgré sa permanence, la livrée du mâle territorial est rehaussée et plus brillante en période de reproduction.

Par ailleurs, on peut distinguer suivant leur morphologie, leur répertoire ou leurs stratégies comportementales :

1. les **mâles territoriaux nidificateurs** (les plus grands), géniteurs « attirés » assurant les soins parentaux et la défense du nid ;
2. les **mâles satellites** ou *helpers* (mâles intermédiaires souvent de taille respectable avec un ocelle operculaire orangé assez gros), tolérés autour du nid par le mâle territorial ; ils contribueraient à attirer les femelles et à écarter les mâles initiaux ;
3. les **mâles parasites**, petits mâles non tolérés par les autres mâles (territoriaux ou même satellites) et se reproduisant soit par « fécondation éclair » ou vol de ponte (*Streaking*), soit par « fécondation sournoise » ou vol de femelle (*Sneaking*). Ces deux stratégies de reproduction dites alternatives sont facilitées par une livrée proche de celle des femelles, favorisant pour ces mâles l'approche du territoire convoité.

TABORKY *et al.* (1987) ont également observé un quatrième groupe d'individus constitué par des mâles non-reproducteurs (*Non-reproductive males*) qui ont des caractéristiques méristiques proches de celles des mâles satellites et des mâles parasites ainsi que des patrons de coloration similaires ou légèrement plus pâles. Ces mâles ne restent pas près des nids et n'ont aucune activité sexuelle. La majorité de leur temps est consacrée aux activités alimentaires.

Aspects biologiques de la reproduction

Deux paramètres importants permettent de classer les différentes espèces de labridés et globalement de constituer deux groupes : celui des labridés tropicaux et celui des labridés européens.

Ces paramètres ont trait au type de ponte, qui peut être démersale ou planctonique, et à l'existence ou non d'un changement de sexe (hermaphroditisme ou gonochorisme) chez les individus de l'espèce considérée. Bien entendu, les particularités comportementales au niveau de la reproduction sont fonction de ces caractéristiques physiologiques.

Chez les espèces à ponte démersale, le mâle féconde les oeufs après que la femelle ait pondu dans le nid ou sur le substrat. Ici, le mâle parade peu et les femelles réalisent des manoeuvres d'approche. Il prodigue à ces oeufs des soins parentaux plus ou moins évolués (ventilation, défense du nid...). Dans ce cas,

le faible taux de progéniture est compensé par le fait que sa probabilité de survie est grande grâce à ces soins parentaux (stratégie écologique de type K). Pour ces espèces, la reproduction dure généralement toute la journée.

Par contre, chez les espèces à ponte planctonique (oeufs flottants et abandonnés dans le milieu ambiant), les parades des mâles sont importantes et le rôle des femelles est limité : la ponte par la femelle et la fécondation par le mâle sont simultanées, au cours d'une rapide montée à la verticale dans la colonne d'eau. Les oeufs fécondés sont dans ce cas beaucoup plus nombreux que chez les pondeurs d'oeufs démersaux. Cependant, les risques de mortalité sont également beaucoup plus importants, vu l'absence totale de soins parentaux (stratégie de type r). Ici, les activités sexuelles sont plutôt limitées à une brève partie de la journée.

Le deuxième point de comparaison concerne l'éventuel changement de sexe au cours de la vie de l'animal. On distingue chez les poissons :

- l'**hermaphrodisme synchrone** où les deux sexes sont fonctionnels simultanément chez le même individu ; la fécondation est ici le plus souvent croisée (deux individus se fécondent mutuellement) même si l'autofécondation est possible (cas rares, voire exceptionnels) ;
- l'**hermaphrodisme séquentiel protogyne** où les tissus femelles sont fonctionnels durant la première partie de la vie de l'individu, puis cessent leur activité ; les tissus mâles deviennent alors fonctionnels. Remarquons que chez les espèces où tous les mâles sont issus de l'inversion sexuelle des femelles (mâles secondaires), la protogynie est dite stricte et on parle de monoandrie. Si certains mâles sont nés comme tels (mâles primaires), on parle alors de diandrie ;
- l'**hermaphrodisme séquentiel protandre** où les tissus mâles sont fonctionnels avant les tissus femelles. Bien que cette catégorie d'hermaphrodisme soit la plus répandue dans le règne animal, aucun cas de ce type n'est répertorié chez les labridés étudiés et connus ;
- le **gonochorisme** où il n'y a pas de changement de sexe au cours de l'ontogénèse. Comme les sexes dans ce cas sont toujours nettement séparés, il n'y a que des mâles primaires (gonochorisme vrai). On se trouve donc dans un système monoandrique, système rare chez les labridés, mais système au sein duquel les relations sociales sont souvent plus organisées que chez les espèces diandriques. Cette catégorie regroupe les espèces méditerranéennes du genre *Symphodus*, à l'exception de *S. melanocercus*, « poisson-nettoyeur » hermaphrodite (diandrie) non nidificateur.

Lorsque l'on ajoute aux deux grands paramètres présentés ci-dessus le paramètre « patrons de coloration et structures sociales » (voir plus haut), on est en mesure de définir le patron de sexualité de l'espèce, patron qui pourrait néanmoins varier selon les populations considérées.

Symphodus ocellatus est donc une espèce :

- dichromatique permanente ;
- gonochorique vraie (monoandrique) ;
- à pontes démersales ;
- nidificatrice (nids élaborés) ;
- prodiguant des soins parentaux (garde du nid et ventilation des oeufs) ;
- territoriale ;
- possédant des stratégies de reproduction alternatives (mâles satellites et parasites).

De plus, les mâles nidificateurs sont polygames et forment au printemps des arènes de reproduction disposées en mosaïques. En effet, les mâles terminaux ne sont territoriaux qu'au moment de la période d'activité sexuelle et forment des agrégations de petits territoires sur des sites précis où les femelles se rendent pour pondre librement, attirées par les parades de ces mâles.

Comportements reproducteurs cycliques des mâles territoriaux

Durant la période de reproduction (mi-mai/mi-juillet), les mâles territoriaux construisent successivement de 2 à 5 nids élaborés, chaque nid correspondant à un cycle de reproduction d'une durée moyenne de 10 jours. Ces constructions sont réalisées dans des zones claires et peu profondes, le plus souvent entre 4 et 10 m de profondeur.

Chaque cycle de nidification comporte trois phases :

- a) **phase de construction** : élaboration avec des algues d'un nid en forme de coupe (durée : 2 à 3 jours) ;
- b) **phase d'activité sexuelle** : seul moment où les femelles peuvent venir pondre dans le nid (durée : 2 à 3 jours) ;
- c) **phase de ventilation** : oxygénation (par le battement des nageoires pectorales) des oeufs jusqu'à leur éclosion qui est synchrone et nocturne (durée : 4 à 6 jours).

Communication optique chez *Symphodus ocellatus*

Élément très important pour notre propos, le canal perceptif le plus couramment utilisé chez les labridés pour la communication à courte, à moyenne et même à longue distance est la vision, généralement très développée pour les poissons vivant dans des eaux claires et translucides. De plus, l'étude au microscope électronique de la structure rétinienne de *Symphodus ocellatus* met en évidence l'existence de plusieurs types de cellules sensibles réceptrices : bâtonnets, cônes courts, cônes longs, cônes doubles (DAVE, 1990). Cette diversité des cônes est le signe de possibilités discriminatoires importantes des couleurs, supposition confirmée chez *Symphodus ocellatus* par une étude comportementale consistant en des tests de choix de nourriture artificiellement colorée (MICHEL et VOSS, 1989). Ces expériences effectuées en aquarium chez cinq

mâles territoriaux consistaient à leur présenter simultanément deux « séries » (deux couleurs) de proies artificielles (pâte de manteaux de moules cuits), colorées à l'aide d'additifs alimentaires courants. Cinq teintes (naturelle/jaune/verte/rouge/brune) sont ainsi « opposées » deux à deux. Les présentations durent chacune 15 minutes. C'est le nombre de proies consommées dans chaque couleur qui détermine s'il y a préférence et, dans l'affirmative, s'il y a une discrimination des couleurs testées. La variable « couleur du fond » a été ajoutée et croisée avec la variable « couleur de la proie ». Les résultats montrent que le rouge est toujours recherché et préféré, quelle que soit la teinte du fond.

Méthodes descriptives

Identification individuelle

Les labridés étant des poissons très colorés, il n'est pas rare de trouver un élément du patron de coloration dont les caractéristiques varient individuellement, caractéristiques qui permettent de reconnaître chaque individu étudié. Ainsi, pour reconnaître nos mâles territoriaux, nous avons adapté et utilisé la technique d'identification individuelle sans recours au marquage, préconisée par MICHEL, HELAS, DALIMIER et VOSS (1983) pour *Symphodus cinereus*, *S. roissali* et *Perca fluviatilis*. Le dessin compliqué tracé par les bordures colorées de l'ocelle operculaire est un critère de reconnaissance particulièrement distinctif chez le mâle territorial de *S. ocellatus*.

Ces bordures, principalement constituées de rouge vif, sont également soulignées de manière plus ou moins nette par d'autres couleurs. Ces lignes peuvent être de teintes bleu clair, noir et jaune. Associées, elles composent des arabesques originales. La couleur de l'ocelle ainsi que la livrée générale du poisson permettent aussi de discriminer les individus. Cette technique nous a ainsi permis d'observer plusieurs cycles de reproduction chez un même mâle ou de suivre sur de longues distances (150 à 200 m) certains mâles abandonnant leur nid, le cycle de reproduction terminé.

Observation systématique

Cette approche du type naturaliste permet d'enregistrer le comportement tel qu'il se manifeste spontanément, sans essayer de l'influencer. Au-delà de l'acquisition d'une connaissance générale de l'espèce, nous avons principalement utilisé cette méthode dans un but exploratoire, afin de susciter des hypothèses devant être vérifiées par l'approche expérimentale. Nos observations portaient bien évidemment sur les interactions agonistiques interspécifiques avec le mâle territorial nidificateur.

Comptage

Cette technique est classiquement utilisée (LEJEUNE, 1985) pour tenter de déterminer, à l'aide d'histogrammes de fréquences, à quel moment du cycle de

reproduction se trouve le mâle territorial. Cette information est primordiale, car le niveau d'agressivité peut varier suivant les phases de la reproduction (COLGAN et GROSS, 1977 ; COLGAN et BROWN, 1988 ; ONGARATO et SNUCINS, 1993). Nous avons pour cela procédé très souvent au comptage, chez nos mâles terminaux, de leurs trois principales activités comportementales caractéristiques de la période de reproduction. Ainsi, si les trois types de comportements coexistent durant chaque cycle de reproduction, ils prennent tour à tour une importance (débit) prépondérante.

Les comportements comptés ont été définis comme suit :

1. **Activités de construction** : nous ajoutons une unité chaque fois que le mâle prélevait des algues pour construire ou consolider son nid ;
2. **Activités sexuelles (accouplements)** : une unité était ajoutée pour chaque comportement de fécondation. Ainsi, les parades sexuelles ne sont pas incluses, seul le « coup de queue » donné par le mâle, comportement correspondant à la fécondation et qui suit la ponte de la femelle, est compté ;
3. **Activités de ventilation** : une unité était ajoutée chaque fois que le mâle venait au-dessus de son nid et adoptait la position caractéristique : corps incliné à 45-60°, tête vers le haut, juste au-dessus des oeufs, avec battements des nageoires pectorales.

Méthode expérimentale : technique des observations provoquées

Dispositif utilisé

Les interactions agonistiques interspécifiques étant relativement rares ou brèves en milieu naturel, nous avons mis au point un système permettant de provoquer les rencontres.

Ce dispositif se compose d'un sac en plastique transparent suffisamment solide pour être rempli d'eau de mer et être lesté de quatre poids de 45 g au niveau du bord inférieur. On y enferme un poisson puisé au préalable dans un aquarium contenant l'échantillon des espèces, fraîchement capturées, que l'on veut tester. Pour le confort (relatif !) et l'oxygénation du poisson, le sac devra être assez spacieux. Ceux servant au transport de poissons (650 mm de long sur 400 mm de large) se sont avérés très adéquats : ils nous ont permis de tester sans problème des individus longs de 20 cm. Ce sac, relié à une perche par l'intermédiaire d'un fil de nylon de longueur ajustable, est manipulé autour du nid par l'expérimentateur.

Validité du système

Ce système peu sophistiqué a l'avantage d'être très aisément manipulable en plongée. Son avantage principal réside cependant dans son efficacité.

Ainsi, un essai préalable sur notre zone de travail avec une girelle royale (*Coris julis*, livrée terminale) pour appât nous a permis d'assister à des attaques sans relâche de la part de la girelle royale territoriale de notre site. L'agressivité de celle-ci vis-à-vis de la girelle captive privée de moyens de contre-attaque était si importante que, pour soulager la prisonnière, nous avons été contraints de regagner le rivage. En effet, la girelle libre a continué à repousser sa rivale bien au-delà de son territoire pourtant vaste chez ce labridé (LEJEUNE, 1985). D'autres constatations imprévues de conflits intraspécifiques, notamment avec *Symphodus roissali* et *S. mediterraneus*, nous laissent penser que les poissons sont dupés ; le sac plastique ne constitue pas un obstacle suffisant pour rendre la situation trop artificielle. L'efficacité du système semble donc prouvée.

Mesures effectuées

Notre objectif a été de tenter, grâce à ce dispositif, de faire un début d'inventaire des espèces de poissons labridés vis-à-vis desquelles les mâles territoriaux de *Symphodus ocellatus* réagissent de manière agressive. Nous voulions d'abord savoir s'il y avait réaction vis-à-vis de l'espèce testée. Une information supplémentaire était apportée par la présentation des deux livrées (livrée initiale et livrée terminale) caractérisant le statut social des individus de l'espèce considérée. Ensuite, en cas de réactions agressives de la part de nos mâles, nous avons compté le nombre d'attaques effectuées par le mâle pendant une durée déterminée de présentation pour mesurer l'intensité de cette agressivité en fonction de l'espèce ou de la livrée testée. Nos expériences préalables ont indiqué que des présentations de 1 minute sont suffisantes pour discriminer s'il y a ou non des comportements agressifs.

Trois variantes de présentation, basées sur le fait que le mâle terminal défend une sphère imaginaire plus ou moins restreinte (territoire) autour de son nid, ont été retenues pour effectuer ces comptages :

1. **Variante P** (Près) = la présentation (1 min) s'effectue très près du nid (quelques centimètres), dans la sphère territoriale ;
2. **Variante D** (Devant) = la présentation (1 min) s'effectue à hauteur du nid (+/- 1 mètre), à la limite de la sphère territoriale ;
3. **Variante H** (Haut) = la présentation (1 min) s'effectue au-dessus du nid (+/- 1 mètre), à la limite du dessus de la sphère territoriale.

Traitement statistique des données

Notre échantillon de mâles territoriaux étant assez faible ($n = 6$), nous avons utilisé des **tests statistiques non-paramétriques**. Par ailleurs, les tests de normalité (*Kolmogorov-Smirnov test*) et d'égalité des variances (*Levene Median test*) ont montré que nos données ne suivent pas une distribution normale ($p < 0,05$) et que les variances des moyennes ne sont pas toujours semblables. Les tests non-paramétriques, n'exigeant aucune condition préalable des lois de probabilité des variables considérées, étaient donc indiqués (SIEGEL et CASTELLAN, 1988). Nous avons eu recours à trois types de tests de rangs.

Pour comparer les performances (nombre d'attaques) des six mâles territoriaux, nous avons procédé à une ANOVA simple (Kruskal-Wallis). Pour comparer les performances des mâles suivant l'espèce présentée ou suivant la variante de présentation, nous avons procédé à des ANOVA simples avec mesures répétées (Friedman). Pour mesurer la direction et la force d'un éventuel lien entre les variables « taille du poisson-testeur » et « nombre d'attaques », nous avons calculé un coefficient de corrélation (*Spearman Rank Order Correlation*). Un modèle de régression linéaire simple, faisant intervenir la taille des poissons présentés comme variable explicative, nous a permis d'expliquer une partie de la variabilité des observations (nombres d'attaques). Nos épreuves d'hypothèse s'effectuent à un seuil de 0,05. L'hypothèse est rejetée lorsque $p > 0,05$. Pour les données brutes et les statistiques descriptives, on consultera YLIEFF (1995).

Résultats

Approche descriptive préliminaire

L'observation systématique nous a permis de constater certaines conduites agressives « orientées » déjà rapportées dans la littérature. Ainsi nous confirmons les observations faites par l'équipe de TABORSKY (1987) en 1982 et 83 et qui portaient entre autres sur l'agressivité interspécifique.

On peut distinguer deux types d'attaques en dehors de l'agressivité intraspécifique ritualisée (parades latérales, combats de bouche...) :

1. **les attaques rapides et fermes**, au cours desquelles le mâle territorial essaye de heurter l'intrus lors du point culminant d'un mouvement avant accéléré : ce type d'attaque est fréquent vis-à-vis des autres espèces de poissons, principalement envers les labridés du genre *Symphodus* ;
2. **les attaques plus modérées (moins brèves)**, type à deux composants : approche d'abord lente puis brusquement rapide avec ouverture des opercules à des degrés variables (exhibition des ocelles rouges) lors du face-à-face ; l'intrus est cependant rarement touché par la bouche du *S. ocellatus*. Ces attaques sont souvent dirigées vers un congénère (COLGAN et GROSS, 1977).

Néanmoins, nous avons pu observer ce type de séquence entre un mâle territorial *ocellatus* et un *Symphodus tinca* mâle, territorial également. Cette observation ponctuelle nous permet de voir qu'ici c'est le *S. ocellatus* qui va provoquer sur son nid le *S. tinca*. En effet, il s'approche de celui-ci et attend d'être attaqué pour riposter, s'enfuir presque immédiatement et retourner sur son propre nid où il ventile (comportement de substitution ?). Ce scénario se répète plus de dix fois et nous donne l'occasion d'assister à un combat, pourtant interspécifique, avec « parades » latérales. Les séquences constituant ces comportements sont ici très nettes. Ainsi ces interactions spectaculaires entre un

mâle territorial d'*ocellatus* et un *S. tinca* sur son nid (substrat de ponte) nous font penser que les conflits entre ces deux espèces pourraient porter sur des problèmes de compétition territoriale.

Le comptage global des comportements (15 min/nid), liés à la reproduction et aux interactions agonistiques interspécifiques, permet d'avoir une idée approximative des espèces les plus fréquemment repoussées. On aura également une idée, en fonction de la distribution des comportements agonistiques, des phases du cycle de reproduction qui sont critiques.

En concordance avec TABORSKY *et al.* (1987), nous relevons que les attaques du type « rapide et ferme » sont extrêmement fréquentes envers tout *Symphodus tinca* — livrée initiale et livrée terminale confondues — passant à moins de deux mètres du nid : sur une période de 15 minutes d'observation, on assiste dans un peu plus de 50 % des cas à au moins une altercation avec un *S. tinca*. Les fréquences des attaques vis-à-vis de *S. mediterraneus* et de *S. roissali* sont très comparables, mais représentent des investissements nettement moindres que ceux consacrés aux agressions portées sur le crénilabre tanche.

Par contre, nous ne relevons jamais de conduites agressives envers *Coris julis*, que ce soit vis-à-vis de la girelle royale de notre zone de travail ou vis-à-vis des individus initiaux. Bien plus, le « test de l'oursin » (particulièrement apprécié par les girelles), qui consiste à ouvrir un oursin près du nid pour appâter des prédateurs potentiels, permet de constater que lorsqu'une girelle, pouvant être de taille très respectable (15 cm), se précipite près du nid — si ce n'est pas dans le nid — pour se repaître du mets convoité, le mâle territorial de *S. ocellatus* ne la repousse pas. En fait, on constate vite que c'est la girelle qui repousse le mâle nidificateur. Celui-ci n'essaye d'ailleurs pas de prendre part au repas. *Symphodus ocellatus* craindrait-il les dents de la girelle, dents — nous en avons eu la preuve — suffisamment acérées pour percer un sac de plastique résistant.

Enfin, des interactions agonistiques entre *Symphodus ocellatus* et *Chromis chromis* (castagnoles) ont été observées. Ces interactions sont surtout manifestées par des attaques partant, non pas des crénilabres, mais bien des castagnoles. Les agressions ont été principalement constatées entre la fin du mois de juin et le début du mois de juillet, pleine période de reproduction chez *Chromis chromis*. Nous avons notamment constaté le départ prématuré d'un *S. ocellatus*, chassé de son nid par une castagnole nidifiant non loin de là.

En outre, on signalera l'aide (directe ou indirecte) fournie par les mâles satellites qui repoussent de temps à autre les intrus appartenant à d'autres espèces que la sienne. Mais n'est-ce pas l'apprentissage normal d'un mâle qui deviendra peut-être bientôt territorial et nidificateur ? Par ailleurs, il semble que les phases du cycle reproducteur concernées par ces interactions sont principalement la phase d'activités sexuelles et surtout la phase de ventilation lorsque le nid est plein d'œufs (d'après nos comptages).

Approche expérimentale

Nous avons présenté à 6 mâles territoriaux nidificateurs 12 spécimens (12 sessions) d'espèces ou de livrées différentes (labridés des genres *Symphodus*, *Coris* et *Thalassoma*).

Chaque jour, nous avons provoqué les mâles *ocellatus* avec une espèce ou une livrée différente en suivant l'ordre ci-dessous (en fonction des captures) :

* L.S. (Longueur Standard) : du bout du museau à la base du pédoncule caudal.

** L.T. (Longueur Totale) : ici le voile de la nageoire caudale est compris dans la mesure.

On consultera MICHEL *et al.* (1987) pour avoir plus de détails concernant la biologie et le comportement des six espèces présentées aux mâles territoriaux.

Sess. N°	Espèce	Livrée	L.S.* (cm)	L.T.** (cm)
1	<i>Symphodus tinca</i>	L. initiale	16	18,5
2	<i>Coris julis</i>	L. terminale	14	15,5
3	<i>Thalassoma pavo</i>	L. initiale	8,5	10
4	<i>Symphodus melanocercus</i>	L. initiale	7,5	8,5
5	<i>Symphodus tinca</i>	L. terminale	17,5	19,5
6	<i>Symphodus mediterraneus</i>	L. terminale	10	11,5
7	<i>Thalassoma pavo</i>	L. terminale	1	15
8	<i>Symphodus roissali</i>	L. terminale	10	12
9	<i>Coris julis</i>	L. initiale	11,5	13,5
10	<i>Symphodus mediterraneus</i>	L. initiale	8	9,5
11	<i>Symphodus roissali</i>	L. initiale	8,5	10
12	(<i>Symphodus ocellatus</i>)	L. initiale (femelle)	5	6

Nous n'aborderons pas dans les analyses qui suivent les sessions concernant *Symphodus melanocercus* et la femelle de *Symphodus ocellatus*. En effet, il n'y a eu aucune attaque de la part des six mâles territoriaux vis-à-vis de ces spécimens. C'est évidemment ce à quoi nous nous attendions puisque, d'une part, *S. melanocercus* est un poisson déparasiteur qui approche les autres espèces pour les nettoyer et ne doit donc pas susciter d'agressivité et que, d'autre part, il semble normal, en période de reproduction, qu'une femelle ne provoque pas de réactions agressives chez un mâle. Soulignons que dans le cas du *S. melanocercus*, un de nos mâles a adopté la posture particulière (position oblique, tête vers le haut) d'incitation au nettoyage.

Agressivité interspécifique envers les 2 livrées différentes des 5 espèces testées

Une première analyse a consisté à évaluer l'ampleur des différences individuelles (au niveau des comportements agressifs reflétés par le nombre d'attaques) chez les 6 mâles territoriaux nidificateurs constituant notre échantillon. L'analyse statistique non-paramétrique (Kruskal-Wallis) révèle qu'il n'y a pas de différences significatives ($p = 0,990 > 0,05$) entre les scores des 6 mâles territoriaux nidificateurs testés (**fig. 1**). Cela pourrait signifier que pour cette expérience (incitation à la défense du nid) la variable « phase du cycle » de reproduction influence peu les scores. En effet, même si nos expérimentations se sont déroulées au cours de la seconde moitié des cycles, nous n'avons pas toujours pu contrôler idéalement cette variable fluctuante dans le temps.

Une seconde analyse nous a permis de traiter les résultats moyens. L'analyse statistique non-paramétrique (Friedman) révèle que les mâles réagis-

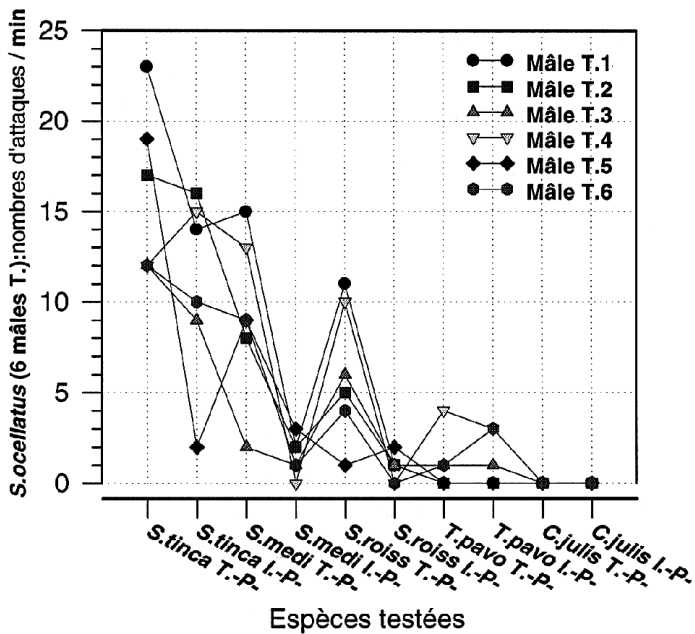


Fig. 1. Nombre d'agressions interspécifiques envers 5 espèces avec 2 livrées : scores individuels des 6 mâles territoriaux nidificateurs (Variante P).

sent de manière significativement différente en fonction de l'espèce pour les deux livrées de présentation (**fig. 2**).

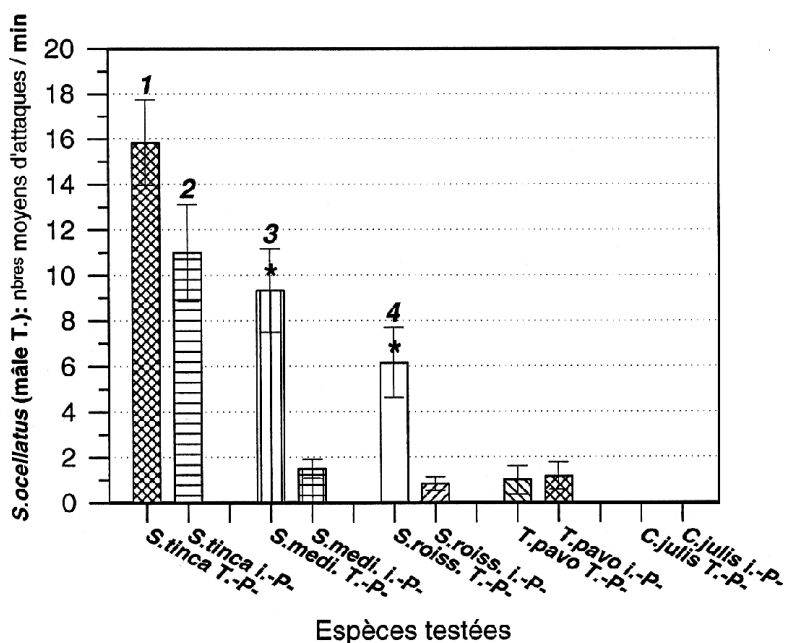


Fig. 2. Nombre d'agressions interspécifiques envers 5 espèces avec 2 livrées : scores moyens pour la « Variante P » (n = 6). Les lignes verticales indiquent les E.S.M. ; * p < 0,05 pour les comparaisons entre la livrée terminale et la livrée initiale chez une espèce donnée. On a aussi p < 0,05 pour :
 1 & *S. med.* i., *S. roiss.* T. i., *T. pavo* T. i., *C. julis* T. i. ;
 2 & *S. med.* i., *S. roiss.* T. i., *T. pavo* T. i., *C. julis* T. i. ;
 3 & *S. roiss.* T. i., *T. pavo* T. i., *C. julis* T. i. ;
 4 & *S. med.* i., *T. pavo* T. i., *C. julis* T. i.

Toutes livrées confondues : p < 0,000001.

- Pour les livrées terminales (T) : p = 0,001 < 0,01.
- Pour les livrées initiales (i) : p = 0,02 < 0,05.

Le test compare alors les groupes « deux à deux ». Il ressort principalement que *S. tinca* (T) diffère significativement de *C. julis* (T et i), *T. pavo* (T et i), *S. roissali* (T et i) et *S. mediterraneus* (i). Il ne diffère pas significativement de *S. mediterraneus* (T), ni de la livrée initiale.

Des résultats très similaires sont obtenus pour *S. tinca* (i), ainsi que pour *S. mediterraneus* (T) et *S. roissali* (T) par rapport à *T. pavo* et *C. julis* mais aussi par rapport à la livrée initiale de ces deux espèces (voir **fig. 2**).

En outre, les résultats sont plus tranchés pour les livrées terminales que pour les livrées initiales.

Agressivité interspécifique en fonction de la variante de présentation (P/D/H) (pour les 4 espèces entraînant des attaques en « Variante P » chez le mâle territorial nidificateur)

L'analyse statistique (Friedman) révèle que les mâles réagissent de manière significativement différente en fonction de la variante de présentation chez :

- *S. tinca* : Livrée terminale, $p = 0,006 < 0,01$ / Livrée initiale, $p = 0,006 < 0,01$;
- *S. mediterraneus* : L.T., $p = 0,004 < 0,01$ / L.i., $p = 0,007 < 0,01$;
- *S. roissali* : L.T., $p = 0,006 < 0,01$ / L.i., $p = 0,018 < 0,05$.

Le test compare alors les groupes comme précédemment. Il ressort principalement que les réponses agressives en variantes D et H sont fort proches. L'intensité des attaques est donc nettement supérieure près du nid (voir **fig. 3**). Ceci semble logique puisque dans les conditions D et H, on se trouve à la limite de la « sphère » territoriale.

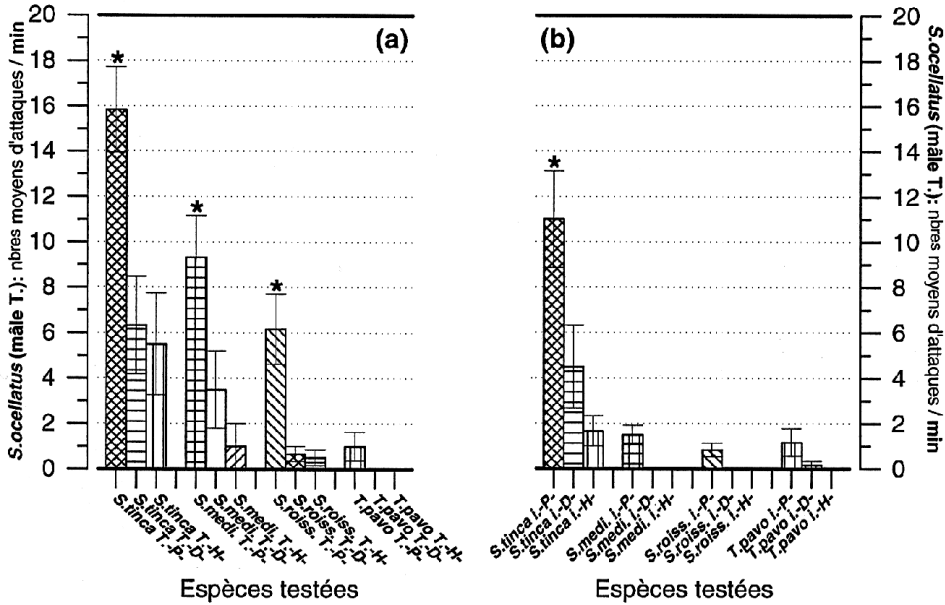


Fig. 3. Nombre d'agressions interspécifiques envers les 4 espèces entraînant des attaques en « Variante P » chez le mâle territorial nidificateur : scores moyens (n = 6) en fonction de la variante de présentation (P/D/H).

(a) Livrées terminales, (b) Livrées initiales ; les lignes verticales indiquent les E.S.M. ; * $p < 0,05$ pour les comparaisons entre le traitement « Variante P » et les traitements « Variantes D et H » pour une espèce et une livrée donnée.

ONGARATO et SNUCINS (1993) qui ont étudié la défense du nid chez un centrarchidé, *Micropterus dolomieu* (achigan à petite bouche), obtiennent des résultats très similaires en présentant leurs leurres (en résine) à 3, 2, 1 puis 0 mètre du nid du mâle territorial. Les comportements agressifs sont inversement proportionnels à la distance qui sépare l'intrus du nid. D'ailleurs, COLGAN et BROWN (1988) ont pris comme critère de mesure pour ce même type d'étude la mesure de la distance à laquelle les agresseurs étaient attaqués par le mâle territorial nidificateur.

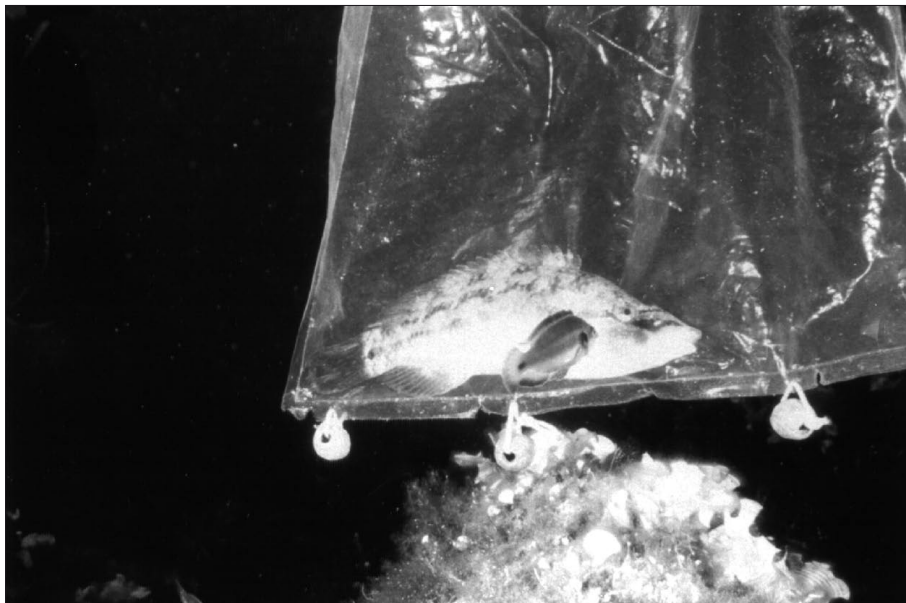


Photo 2. *Symphodus ocellatus* : attaque violente d'un mâle territorial vis-à-vis d'un spécimen de *Symphodus tinca* (livrée initiale ; L.T. : 18,5 cm) (photo D. BAY, 06/95).

Agressivité interspécifique en fonction de la taille des spécimens présentés (pour les 4 espèces entraînant des attaques en « Variante P » chez le mâle territorial nidificateur)

Nous avons tenté ici l'analyse causale d'un facteur qui semble influencer le nombre d'attaques portées par le mâle territorial. Pour PERRONE (1978) par exemple, plus la taille de l'intrus est grande, plus les comportements agressifs augmentent mais surtout, la distance (du nid) à laquelle les parents du poisson cichlidé *Cichlasoma maculicauda* commencent à attaquer s'accroît. En outre, pour éliminer les effets de la taille sur les comportements de défense chez *Micropterus dolomieu*, ONGARATO et SNUCINS (1993) ont fabriqué des leurres différents mais de même taille (21 cm).

Concernant notre recherche, le calcul de la corrélation entre la taille des poissons présentés aux mâles territoriaux et les nombres d'attaques portées par ceux-ci a révélé une association positive relativement importante ($r = 0,67$). Nous avons procédé ensuite à l'analyse qui considère comme variable explicative les tailles des espèces testées (**fig. 4**). Ce modèle de régression linéaire simple permet d'expliquer plus de 45 % de la variabilité des observations (nombres d'attaques). Bien qu'une recherche comme celle de COLGAN et BROWN (1988) ne montre pas de différences significatives dans les distances d'attaque en fonction de la taille des intrus prédateurs potentiels d'oeufs, cette variable indépendante semble prendre, dans notre étude, une bonne place (près de la moitié) pour une ébauche de modèle explicatif de type linéaire. Nous verrons, dans la discussion, d'autres facteurs éventuellement quantifiables susceptibles d'enrichir le modèle.

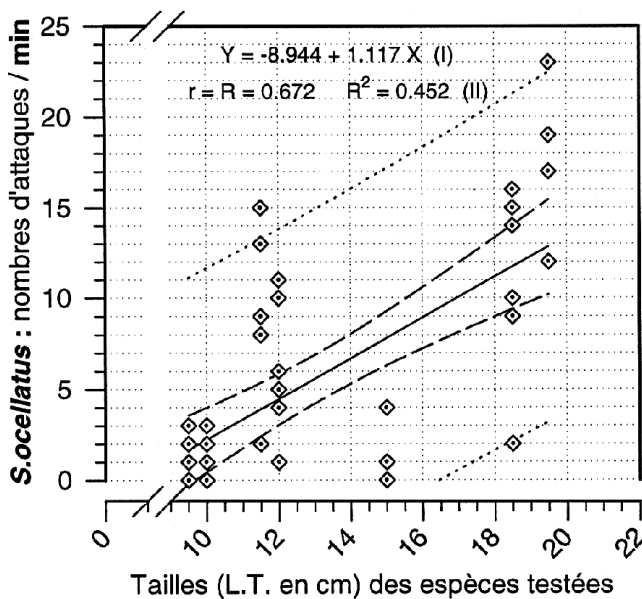


Fig. 4. Relation entre le nombre d'agressions interspécifiques et la taille des spécimens des 4 espèces (avec 2 livrées) entraînant des attaques (« Variante P ») chez le mâle territorial nidificateur. Nombre d'observations ($n = 48$ (6 [4 x 2])).

(I) Equation de régression linéaire simple ;

(II) Valeur des coefficients de corrélation (r) et de détermination (R^2) avec $p < 0,01$.

Les lignes en traits discontinus délimitent l'intervalle de confiance (95 %) pour la régression, les lignes en pointillés délimitent l'intervalle de confiance (95 %) pour la population (tolérance).

Discussion

Notre démarche a été orientée autour des réponses à quatre questions relatives au rôle du mâle territorial dans la défense de son nid. Considérant les résultats de nos observations, de nos comptages et de nos expériences, nous pensons apporter des éléments de réponse.

Ils concernent les interactions agonistiques interspécifiques au niveau des motivations des protagonistes (1), la reconnaissance de telle ou telle espèce (2), le canal perceptif utilisé pour cette reconnaissance (3) et enfin plus généralement l'importance de l'investissement du mâle territorial dans la protection du nid (4).

1. Motivations des protagonistes : régime alimentaire de « l'envahisseur », prédateur potentiel d'oeufs (a) ou conflits territoriaux et de dominance (b) ?

— **Hypothèse a** : nous avons pu observer à quelques reprises des *Symphodus tinca* s'alimenter dans des nids d'*ocellatus* désertés quelques secondes par les mâles territoriaux. *S. tinca*, espèce chassée avec la plus forte intensité par les mâles territoriaux nidificateurs de notre étude, est en plus un véritable broyeur de substrat lors de ses prises de nourriture. Ce crénilabre constitue donc une menace importante pour les nids. Néanmoins, *Coris julis* n'est jamais attaquée alors qu'elle est réputée prédatrice potentielle d'oeufs (LEJEUNE, 1985) !

— **Hypothèse b** : les différences dans les fréquences d'attaques dirigées soit vers les pondeurs d'oeufs sur substrat (démersaux) comme les *Symphodus*, soit vers les pondeurs d'oeufs pélagiques (planctoniques) comme *Coris julis* et *Thalassoma pavo* sont manifestes. Ces résultats traduiraient plutôt des problèmes de dominance territoriale avec une certaine compétition pour les ressources (substrats de ponte) entre les espèces du genre *Symphodus*.

En effet, les frontières bathymétriques des microbiotopes se chevauchent pour *S. ocellatus*, *S. tinca* et *S. mediterraneus*. Si de plus, pour des espèces utilisant le même microbiotope pour se reproduire, comme *S. roissali* et *S. ocellatus*, les périodes d'accouplement sont différentes ; celles-ci se recouvrent au moment où la première espèce termine ses cycles de reproduction et la deuxième les commence (MICHEL *et al.*, 1987). Des observations réalisées en d'autres points de la Méditerranée ont également signalé cette superposition des deux périodes chez *S. ocellatus* et *S. roissali* avec une agressivité et une compétition pour l'espace entre ces deux espèces (MICHEL, comm. pers.).

Ainsi le rôle de facteur limitant que joue le paramètre physico-chimique « disparition sélective et successive des différentes longueurs d'ondes lumineuses avec l'augmentation de la profondeur » — dans la sélection par chaque espèce de *Symphodus* d'un microbiotope de reproduction adapté à leur

communication optique s'appuyant sur des signaux colorés (MICHEL et VOSS, 1988a-b) — ne supprime pas tout conflit territorial.

Par ailleurs, nous avons observé différentes espèces de *Symphodus*, agressives l'une envers l'autre durant les phases de la reproduction, s'associer en groupes mixtes lors des comportements alimentaires.

L'explication des comportements agressifs interspécifiques entre les crénilabres est donc un problème délicat pour lequel il est difficile, sur base de nos données, de privilégier soit la thèse du régime alimentaire de « l'envahisseur », soit la thèse du conflit de territoire. Toutefois, cette dernière, bien que ne manquant pas d'arguments concernant les labridés méditerranéens les plus communs, semble moins fréquemment avancée dans la littérature pour d'autres poissons téléostéens que celle soutenant une dynamique de défense sélective du nid par le mâle territorial (ou les parents) suivant la menace potentielle pour sa couvée (PERRONE, 1978 ; COLGAN et BROWN, 1988 ; ONGARATO et SNUCINS, 1993).

2. Y a-t-il reconnaissance spécifique de telle ou telle espèce ?

Les scores différents obtenus concernant la fréquence des attaques interspécifiques suivant l'espèce et la livrée présentée nous donnent à penser que *Symphodus ocellatus* reconnaît les labridés présentés et même leurs livrées respectives. Néanmoins, nous avons établi que la variable « taille du poisson-testeur » était un facteur prédictif non négligeable avec un coefficient de détermination de 0,45 (voir **fig. 4**).

Dés lors, peut-on conclure simplement que les différences observées démontrent des réelles capacités de reconnaissance sociale interspécifique chez *S. ocellatus* ? Nous le pensons car l'absence d'agressivité des mâles territoriaux envers *Coris julis* et les faibles scores d'attaques menées contre *Thalassoma pavo* permettent de soutenir que la variable « taille du poisson-testeur » n'est pas un paramètre isolé qui jouerait un rôle initial dans le déclenchement des comportements agressifs chez *Symphodus ocellatus* durant les cycles de reproduction. En effet, la taille des spécimens (L.T. : 15,5, 13,5 cm et 15 et 10 cm) présentés est largement suffisante pour provoquer des comportements agonistiques intenses chez les mâles territoriaux comme le montrent les résultats obtenus avec les *Symphodus*.

Nous suggérons que cette reconnaissance sociale puisse s'effectuer en deux temps. En effet, souvent au début de la présentation du leurre, le mâle territorial nidificateur écarte plusieurs fois ses opercules à des degrés variables et exhibe ainsi ses ocelles bordés de rouge, comportements qui caractérisent l'agression intraspécifique. Ce serait la « Phase de Confusion ». Ensuite, les attaques deviennent violentes et fréquemment dirigées vers le museau ou les opercules de l'intrus : l'agressivité à ce moment n'est plus ritualisée et symbolique. On pourrait appeler cet état la « Phase de Discrimination ». Nous en arrivons ainsi à la troisième question.

3. Quel est le principal canal perceptif utilisé pour cette discrimination sociale ?

Cette reconnaissance doit être visuelle: nous l'avons signalé, ce sens est prépondérant chez les labridés. De plus le sens olfactif très peu développé chez ces poissons (RIDET et BAUCHOT, 1984) ne peut s'exercer ici : le plastique du sac hermétique empêche l'odeur des animaux présentés de se diffuser dans le milieu ambiant.

Néanmoins, comme chez d'autres animaux équipés pour la vision, *S. ocellatus* se trouve confronté au problème de « l'équivalence des stimuli ». Ce problème vient du fait que si le stimulus qui contrôle le comportement est un réseau de lumières, c'est-à-dire une image statique et bidimensionnelle sur la rétine, alors un nombre infini d'images ont les mêmes effets, différents de ceux d'un autre ensemble d'images. Il va de soi que toutes les images correspondant à un objet particulier doivent avoir des aspects communs qui, détectés, déclenchent le comportement (BRUCE et GREEN, 1993). Les images rétinienne des *S. ocellatus* doivent être fort variables puisqu'elles dépendent de l'angle de vue, de la distance et de la posture des autres individus perpétuellement en mouvement dans ce milieu tridimensionnel qu'est la mer ou tout autre espace aquatique. En fait, les critères de reconnaissance sont simplifiés par l'existence de « signaux-clés ».

Ces signaux optiques émis peuvent avoir trait :

- **à la forme du corps, à sa couleur et à leurs modifications éventuelles** (critères morphologiques), comme la physionomie plus massive des crénilabres par rapport à la girelle ;
- **aux mouvements et aux positions et attitudes de l'individu** (critères spacio-temporels), comme l'attitude de soumission de « courbure en S » du mâle satellite face au mâle territorial ;
- **aux marques colorées** (critères spécifiques aux espèces et à leurs livrées), comme les deux ocelles operculaires bordés de rouge étincelant chez *S. ocellatus*, le masque noir de *S. tinca* ou les zones jaune vif à la base des nageoires pectorales et autour de l'oeil chez *S. mediterraneus*.

Bien entendu, ces signaux peuvent être associés et constituent ainsi les facteurs sur lesquels se base le système visuel de reconnaissance sociale intra- et interspécifique. Ces facteurs doivent être pris en compte si l'on veut améliorer le modèle explicatif.

4. Enfin, peut-on affirmer que l'investissement du mâle territorial dans la protection du nid et du frai est un facteur primordial dans le succès reproducteur de l'espèce ?

Notre étude le confirme et nous pouvons dire que quelle que soit l'interprétation retenue (Question 1, hypothèse a ou b), le rôle du mâle territorial nidificateur est la sauvegarde de son site de reproduction et du substrat de ponte, la défense du nid et la protection des œufs (SARGENT et GROSS, 1993).

Conclusions

Notre recherche nous a permis d'aborder un aspect des soins parentaux chez les poissons téléostéens, aspect peu ou pas étudié chez les labridés méditerranéens. Celui-ci concerne les comportements agonistiques interspécifiques du mâle territorial nidificateur de *Symphodus ocellatus* qui sont impliqués dans la défense du nid et donc dans la protection du frai.

Au terme de ce travail, nous pensons avoir apporté des éléments de réponse à trois des quatre questions posées au départ. Ainsi, sur base des résultats obtenus lors de nos observations, de nos mesures et de nos expérimentations, **on peut affirmer que chez *S. ocellatus*** :

- (I) les mâles territoriaux nidificateurs reconnaissent les différents labridés méditerranéens communs présentés, y compris leurs livrées respectives ;
- (II) le canal perceptif le plus couramment utilisé pour la reconnaissance sociale à moyenne ou à courte distance est le canal optique ;
- (III) la protection du nid et du frai assurée par le mâle territorial, tâche guidée par ses moyens visuels, est nécessaire face aux dangers que représentent non seulement ses congénères, mais aussi les autres poissons durant la période de reproduction : l'investissement du mâle territorial nidificateur est donc un facteur primordial dans le succès reproducteur de l'espèce.

Toutefois, si la question du « Pourquoi ces investissements parentaux ? » semble évidente, l'explication des causes des interactions agonistiques interspécifiques ne sont pas encore clairement démontrées : faut-il privilégier la thèse du régime alimentaire de « l'envahisseur », prédateur potentiel d'oeufs (a) ou celle des conflits territoriaux et de dominances (b) ? De nouvelles expériences *in situ* devraient permettre de répondre clairement à cette question.

REMERCIEMENTS

Sans l'aide efficace du Docteur D. BAY (Directeur de la Station), sa connaissance du site et ses talents de photographe, sans l'hospitalité de Mme F. BAY, notre hôtesse, sans le concours de toute l'équipe de STARESO, nos recherches auraient été rendues plus difficiles. Nous remercions plus particulièrement le Docteur P. LEJEUNE pour ses suggestions et P'tit LU, qui n'a pas son pareil pour capturer les poissons.

Sans l'aide matérielle, logistique et financière du Service d'Ethologie et de Psychologie animale (Prof. J.-C. RUWET), du Laboratoire d'Eco-Ethologie des Vertébrés aquatiques (Dr J. VOSS), rien de ce que nous avons pu faire n'aurait été réalisé.

Cette recherche a été soutenue financièrement par la Fondation LEFRANC et la Fondation pour la Recherche Océanographique et Sous-marine. Nous remercions vivement ces deux institutions.

BIBLIOGRAPHIE

- VAN DEN BERGHE E., F. WERNERUS and R.R. WARNER (1989). — Female choice and the mating cost of peripheral males. *Anim. Behav.*, **38** : 875-884.
- BRUCE V. et P.R. GREEN (1993). — *La Perception Visuelle. Physiologie, psychologie et écologie* (2° ed.) (traduit de l'anglais par Bruyer R.). Presses Universitaires de Grenoble, Grenoble, 511 p.
- COLGAN P.W. and J.A. BROWN (1988). — Dynamics of nest defense by male centrarchid fish. *Behavioural Processes*, **17** : 17-26.
- COLGAN P.W. and M.R. GROSS (1977). — Dynamics of Agression in Male Pumpkinseed Sunfish (*Lepomis gibbosus*) over the Reproductive Phase. *Z. Tierpsychol.*, **43** : 139-151.
- DAVE D. (1990). — Approche comparative des caractéristiques rétinienne et de leur adéquation au comportement de communication optique chez des poissons d'habitats différents. Mémoire de Licence en Zoologie (non publié), Université de Liège, 50 p.
- KEENLEYSIDE M.H. (1979). — *Diversity and Adaptation in Fish Behaviour*. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg-New York, 208 p.
- LEJEUNE P. (1985). — Le comportement social des Labridés méditerranéens (Etude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridae méditerranéens des genres *Symphodus* RAFINESQUE, 1810 et *Coris* LACÉPÈDE, 1802). *Cah. Ethol. appl.*, **5** (2) : XII + 208 p.
- LEJEUNE P. et C. MICHEL (1986). — L'éclosion synchrone et nocturne des oeufs de *Symphodus ocellatus* (Pisces : Labridae). Une adaptation complémentaire au comportement de nidification. *Biology of Behaviour*, **11** : 36-43.
- MICHEL C., T. HELAS, N. DALIMIER et J. VOSS (1983). — Identification individuelle des poissons, en milieu naturel, sans recours au marquage. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, **59** (1), 57-64.
- MICHEL C., P. LEJEUNE et J. VOSS (1984). — Introduction à l'étude du comportement de communication intraspécifique des poissons Labridés méditerranéens. *Oceanis*, **10** (5), pp. 539-549.
- MICHEL C., P. LEJEUNE et J. VOSS (1987). — Biologie et Comportement des Labridés Européens (Labres, Crénilabres, Rouquiers, Vieilles et Girelles). *Rev. fr. Aquariologie*, (1-2), 80 p.
- MICHEL C. et M. POULICEK (1987). — Les mollusques des biocénoses à algues photophiles en Méditerranée. III. Le problème du nid des poissons labridés. *Cah. Biol. Mar.*, **28** : 1-13.
- MICHEL C. et J. VOSS (1988a). — Communication optique chez les Labridés. *Bull. Soc. Roy. Liège*, **57** (4-5) : 379-388.
- MICHEL C. et J. VOSS (1988b). — Limitation du milieu de reproduction en relation avec la disparition des couleurs. *Bull. SFECA*, **3** (1) : 139-141.
- MICHEL C. et J. VOSS (1989). — Influence de la couleur des proies dans le choix de la nourriture chez *Symphodus ocellatus* (FORSSKÅL, 1775) Pisces, Labridae. Deuxième Congrès International d'Aquariologie (1988), Monaco 1989. *Bull. Inst. océano. Monaco*, n° spécial 5 : 169-172.
- ONGARATO R.J. and E.J. SNUCINS — (1993). Aggression of guarding male smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) towards potential brood predators near the nest. *Can. J. Zool.*, **71** : 437-440.
- PERRONE M. (1978). — The economy of brood defence by parental cichlid fishes, *Cichlasoma maculicauda*. *Oikos*, **31** : 137-141.

- RIDET J.M. et R. BAUCHOT (1984). — L'olfaction chez les Téléostéens. *Cybiurn*, **8** (1) : 15-25.
- SARGENT R.C. and M.R. GROSS (1993). — Williams' Principle : An explanation of parental care in teleost fishes. 333-361 in : Pitcher T.J. (Ed.) : *Behaviour of Teleost Fishes* (2° ed.). Chapman & Hall (Fish and Fisheries Series 7), London, 715 p.
- SIEGEL S. and N.J. CASTELLAN (1988). — *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw-Hill International Editions (Statistics Series), New York, 399 p.
- TABORSKY M., B. HUDDE and P. WIRTZ (1987). — Reproductive behaviour and ecology of *Symphodus (Crenilabrus) ocellatus*, a european wrasse with four types of male behaviour. *Behaviour*, **102** : 82-118.
- WERNERUS F., C. MICHEL et J. VOSS (1987). — Introduction à l'étude de la sélection sexuelle chez *Symphodus ocellatus* (FORSSKÅL, 1775) et *S. melanocercus* (RISSO, 1810), poissons labridés méditerranéens. *Cah. Ethol. appl.*, **7** (2) : 19-38.
- WERNERUS F. (1989). — Stratégies d'appariement de Labridés méditerranéens (Etude des mécanismes sous-tendant les systèmes d'appariement de quatre espèces de poissons labridés méditerranéens des genres *Symphodus* (RAFINESQUE, 1810) et *Thalassoma* (LINNÉ, 1758). *Cah. Ethol. appl.*, **9** (2) : 117-320.
- WERNERUS F.M., P. LEJEUNE and E.P. VAN DEN BERGHE (1989). — Transmission of mating success among neighboring males in the Mediterranean labrid fish *Symphodus ocellatus*. *Biology of Behaviour*, **14** : 195-206.
- WOOTTON R.J. (1991). — *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall (Fish and Fisheries Series 1), London, 404 p.
- YLIEFF M.Y. (1995). — Etude *in situ* de la dynamique de la défense du nid par le mâle territorial (agressions interspécifiques) chez *Symphodus (C.) ocellatus* (FORSSKÅL, 1775), poisson labridé méditerranéen. Mémoire de Licence en Psychologie (non publié), Université de Liège, 60 p.