

Revue trimestrielle

Distribution : 3ème trim. 1985

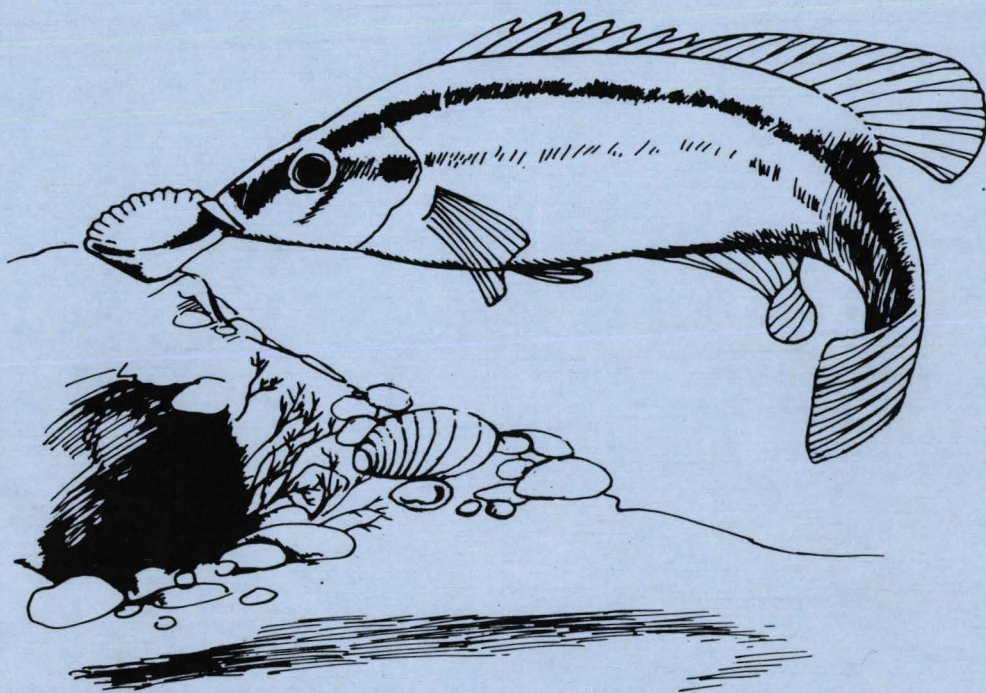
ANNEE 1985

Volume 5, Fascicule 2

CAHIERS d'ETHOLOGIE APPLIQUEE

à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion
et au contrôle des ressources et productions animales

Collection Enquêtes et Dossiers : 8



LE COMPORTEMENT SOCIAL DES LABRIDÉS MÉDITERRANÉENS

par
P. LEJEUNE

Publié avec l'aide financière du Ministère de l'Éducation nationale et de la Culture française.

Le service d'Ethologie et Psychologie animale de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège a commencé l'édition, à partir de l'année 1981, d'une nouvelle revue trimestrielle consacrée à la Protection et à la Conservation de la Vie sauvage, à la Gestion et au Contrôle des Ressources et Productions animales. Elle s'intitule :

LES CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE

Le service, organisé autour de la chaire d'Ethologie, est composé essentiellement de zoologistes naturalistes se consacrant par priorité à l'étude du comportement, des structures sociales et de la dynamique des populations des vertébrés sauvages. Il pratique donc la recherche de terrain, en milieu rural et forestier, comme dans les sites privilégiés que sont les réserves naturelles et parcs nationaux, en Europe et en Afrique. Il se voue à la conservation des milieux naturels et à la protection des espèces.

Le service a de lourdes charges d'enseignement et s'adresse à un large éventail d'étudiants susceptibles d'utiliser l'éthologie dans leur métier (zoologues, psychologues, sociologues, zootechniciens, vétérinaires). Il est l'émanation des milieux académiques et a d'étroits contacts avec des associations d'amateurs (ornithologistes, aquariophiles, pêcheurs). Il côtoie des fundamentalistes, théoriciens et expérimentateurs, comme des praticiens, producteurs, gestionnaires, décideurs. De ce fait, le service a le souci de prolonger ses recherches fondamentales et réflexions théoriques par un engagement dans la pratique et l'action. Il aborde ainsi des problèmes liés à l'étude des animaux domestiques et du gibier, au contrôle et à la gestion des populations animales, à l'aménagement du milieu rural, à la valorisation des ressources et productions animales.

Dans sa composition, le service est d'ailleurs le point de rencontre d'individualités et d'unités de recherche qui traduisent différentes attitudes vis-à-vis de l'animal sauvage ou domestique, libre ou captif, protégé ou contrôlé, menacé ou produit. Il est ainsi un creuset où s'affrontent et se fécondent opinions et travaux au carrefour de l'Ecologie et de l'Ethologie, de la Zoologie et de la Zootechnie, de la Protection et de la Production, des Sciences naturelles, économiques ou humaines, des Sciences douces, fondamentales ou appliquées.

C'est pour faire connaître cette part de notre activité qui prolonge nos recherches à caractère plus fondamental par des engagements dans le concret, et pour dégager les problèmes déontologiques et d'éthique du chercheur et du praticien que ces engagements supposent que sont créés les CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE. Ils s'adressent à tous ceux - naturalistes, zoologues, zootechniciens, vétérinaires, agronomes, forestiers, aquariophiles, ornithologues, pêcheurs, pisciculteurs, producteurs, éleveurs, amateurs ou professionnels - qui recherchent un contact constructif avec les animaux sauvages ou domestiques, qu'intéressent la conservation et la protection des espèces sauvages et de leur habitat, la gestion des parcs et réserves, l'aménagement du milieu rural, l'utilisation rationnelle des ressources animales, la promotion raisonnable des productions animales, le bien-être des animaux domestiques.

Les Cahiers d'Ethologie Appliquée paraissent en 4 livraisons annuellement : deux fascicules d'articles et chroniques (sous couverture verte) et deux fascicules d'une collection "Enquêtes et Dossiers", traitant un sujet d'une manière approfondie (sous couverture bleue). L'ensemble est numéroté de 1 à 4.

Toute la correspondance relative aux Cahiers (Administration, Abonnements, Echanges, Recensions d'ouvrages, etc.) doit être adressée à :

Cahiers d'Ethologie appliquée - Service d'Ethologie - Institut de Zoologie de l'Université - Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique

Abonnements

Institutions, Associations	1.000 F.B.
Particuliers	750 F.B.
Etudiants et diplômés depuis moins de deux ans (signaler la date de proclamation du diplôme)	500 F.B.

Pour l'étranger, le prix de l'abonnement est majoré du montant des frais bancaires, soit :

Institutions	1.250 F.B.
Particuliers	1.000 F.B.
Etudiants	750 F.B.

<u>Prix de vente au numéro</u> : Belgique	250 F.B.
Etranger	350 F.B.

Paiement exclusivement par virement au compte 340-0000044-82 du Patrimoine de l'Université de Liège, avec la mention "Abonnement Cahiers d'Ethologie, 6114/P07".

Pour l'étranger, en cas de paiement par chèque bancaire ou mandat international, l'établir impersonnellement au nom de : Patrimoine de l'Univ. de Liège, Place du 20 Août 7, B-4020 Liège, Belgique, avec indication de la même mention que ci-dessus.

Rédacteur en chef - Editeur responsable

Prof. J.C1. RUWET
Chaire d'Ethologie et Psychologie animale
Université de Liège - Institut de Zoologie
Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique

Dépôt légal : D/1985/0480/9

CAHIERS d'ETHOLOGIE APPLIQUEE

à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion
et au contrôle des ressources et productions animales

Collection Enquêtes et Dossiers : 8

LE COMPORTEMENT SOCIAL DES LABRIDÉS MÉDITERRANÉENS

par

P. LEJEUNE

citation complète :

Étude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridés méditerranéens des genres *Symphodus* RAFINESQUE, 1810, et *Coris* LACEPEDE, 1802

Thèse présentée et défendue publiquement le 8 juin 1984

devant le jury d'examens composé de

MM. Jean GODEAUX (Liège), Président ; Bruno CONDE (Nancy),
Charles JEUNIAUX (Liège), Jean-Pierre QUIGNARD (Montpellier),
examineurs, Jean-Claude RUWET et Jacques VOSS (Liège), promoteurs.

Travaux du service d'Ethologie et Psychologie animale

Musée de Zoologie — Aquarium

Institut de Zoologie de l'Université de Liège

quai Van Beneden, 22

B - 4020 LIEGE

BELGIQUE

PRÉFACE

Au sein de l'océanographie, la biologie marine constitue un domaine particulièrement riche dont les activités ne cessent de se développer depuis quelques décennies. Jadis, la majorité des recherches s'effectuaient à partir de la surface et les informations étaient collectées au hasard par des instruments le plus souvent aveugles. Notre connaissance des animaux aquatiques, et notamment des poissons, était acquise de manière indirecte, spécialement d'après l'examen des prises des pêcheurs (exception faite de quelques rares procédés photographiques ou cinématographiques). Aussi les connaissances écologiques, et les connaissances éthologiques encore davantage, sont-elles restées rares, fragmentaires sinon absentes. Même les espèces qui font l'objet d'une commercialisation intense restent peu connues à ces deux points de vue. Les rapports officiels de la pêche dans le monde, produits par la F.A.O. pour 1981, font valoir la "mise à terre" de quelque 67.000.000 tonnes de poissons. Mais que connaît-on en fait de l'écologie et du comportement de ces poissons, des modalités de leur reproduction, de leur comportement social, des modalités de regroupement et de dispersion des géniteurs, des jeunes, etc...?

Et pourtant, vouloir "gérer la mer" implique une connaissance de plus en plus approfondie de ses habitants.

Il y a une dizaine d'années, après l'essor de la plongée sous-marine en scaphandre autonome et l'exploration des fonds marins côtiers par quelques chercheurs "naturalistes", les études éthologiques de terrain ont débuté. Une véritable révolution de pensée s'est produite car l'observation directe des poissons dans leur milieu a ouvert au chercheur une vision complètement nouvelle, beaucoup plus tangible. Sa façon de penser, d'expérimenter s'en est trouvée fortement modifiée. Le chercheur ne pratique plus une "récolte aveugle" des informations, mais il localise, observe, sélectionne, et expérimente "sur le terrain" et son travail s'effectue sur des animaux qui disposent de leurs pleines capacités.

Les travaux éthologiques sur les poissons dans leur milieu naturel sont encore très rares et quelques chercheurs, disposant des moyens financiers appropriés, ont tout d'abord commencé l'étude du comportement de quelques espèces tropicales vivant dans des eaux très chaudes.

Profitant de l'ouverture d'idées de quelques "patrons éclairés" et notamment du Professeur DUBUISSON, l'Université de Liège a développé un secteur important d'activités de recherche océanographique. Faut-il rappeler la création de l'Aquarium universitaire de Liège, l'organisation de l'expédition à la Grande Barrière de Corail d'Australie, la création de la Station Océanographique STARESO à Calvi en Corse ?

Dans ce contexte, j'ai eu le privilège de proposer le développement d'une unité de recherche en "Ethologie marine". Disposant de moyens limités, quelques chercheurs se sont attelés, non sans audace, à la tâche d'apprendre à mieux connaître les caractéristiques sociales, alimentaires, de reproduction, de communication intraspécifique de quelques familles de poissons habitant les côtes rocheuses de la Méditerranée. Commencés il y a une dizaine d'années, ces travaux ont été concrétisés par des thèses de licence en sciences zoologiques de plus en plus nombreuses donnant lieu à des publications de plus en plus fouillées. Et j'éprouve aujourd'hui le grand plaisir de saluer le travail de recherche de la première thèse de doctorat issu de cette unité de recherche d'"Ethologie marine".

En cinq années, au prix d'un nombre incalculable d'heures d'observation en plongée, dans des conditions souvent pénibles, voire dangereuses, le Docteur Pierre LEJEUNE a réussi à rassembler une documentation importante sur le comportement social des poissons Labridés de Méditerranée. Il a eu le talent d'aborder l'étude de nombreux aspects de l'activité comportementale de ces poissons et de confronter ses données aux diverses hypothèses émises dans la littérature sur l'hermaphrodisme chez les vertébrés, les relations entre écologie et éthologie, l'inversion sexuelle, le rôle de la nidification, de la ponte pélagique et de la ponte démersale, les stades de développement des oeufs et des alevins, les stratégies adaptatives développées par les diverses espèces de Labridés.

La thèse de Pierre LEJEUNE est un travail de base qui ouvre de multiples perspectives dans tous les secteurs de l'étude éco-éthologique des poissons marins.

J. VOSS

Remerciements

C'est pour nous un agréable devoir d'exprimer notre gratitude à Mr le Professeur J.C. RUWET qui nous a fait confiance et accueilli dans son laboratoire ; à Mr le Docteur J. VOSS, Conservateur de l'Aquarium de l'Université de Liège, qui a eu la hardiesse de proposer, puis de guider une recherche totalement réalisée en plongée ; à MM. R. VAISSIERE, Professeur à l'Université de Nice et L. CAILLERE, Professeur à l'Université de Lyon qui, lors de mon séjour dans leurs laboratoires, nous ont laissé toute liberté pour continuer ce travail ; à Mr R.R. WARNER, Professeur à l'Université de Californie qui, en nous offrant son temps, son énergie et sa compétence, a profondément influencé notre démarche scientifique.

Nous tenons à remercier tous ceux qui, de quelque façon, ont aidé à la réalisation de notre recherche : C. MICHEL, chercheur IRSIA, qui a participé activement aussi bien sous l'eau que dans le laboratoire à nos derniers travaux ; toute l'équipe de STARESO ; tous nos compagnons de plongée et, en particulier, P'tit Lu, J.M. BOVEROUX, M. POULICEK, C. FALCONETTI et A. MEINESZ, maîtres assistants à l'Université de Nice, S. HOUBART ; M. TABORSKY, chercheur au Max Planck Institut et P. WIRTZ, Professeur à l'Université de Freiburg, avec qui j'ai confronté utilement mes idées, mon père pour la révision du manuscrit et Madame C. MARCHAND pour la réalisation pratique de ce mémoire.

Nous tenons à remercier Françoise et Daniel BAY, Directeur-adjoint à la Station de Recherches Sous-Marines STARESO, non seulement parce qu'ils nous ont offert toutes les facilités pour parvenir au terme de ce travail, mais surtout parce qu'ils ont toujours su manifester leurs encouragements au bon moment, même lorsque l'avenir de notre recherche n'était pas assuré. Sans les encouragements et la compréhension de Alix, qui a supporté pendant 5 ans un mari fantôme, ce travail n'aurait jamais vu le jour.

Enfin, nous désirons exprimer notre reconnaissance à l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture (I.R.S.I.A.), la Fondation Mathieu et la Fondation Océanographique belge (C.O.B.) qui ont accordé leurs soutiens financiers à notre recherche.

Avertissement

La plupart des termes et expressions utilisés pour définir les divers aspects de la biologie de la reproduction des Labridés sont d'origine anglo-saxonne. Dans ce travail, nous avons dû opter pour une traduction.

On pourra trouver la définition de tous les termes et expressions marqués d'un * dans le glossaire qui termine ce mémoire.

SOMMAIRE

	pages
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I : IMPORTANCE DES LABRIDES : MISE AU POINT SYNTHETIQUE CONCERNANT DIVERS ASPECTS IMPORTANTES DE LA BIOLOGIE DES LABRIDES (SYSTEMATIQUE, ECOLOGIE, ETHOLOGIE ET HERMAPHRODISME)	5
A. Introduction	5
B. Position systématique des Labridés	5
C. Systématique des poissons du sous-ordre des Labroïdes. Définition des deux systèmes de reproduction	5
C.1. Systématique des Labroïdes	5
C.2. Répartition géographique des deux systèmes de reproduction	6
D. Aspect synthétique de l'écologie des Labroïdes	6
D.1. Habitat	6
D.2. Alimentation	8
D.3. Comportements grégaires	9
D.4. Taille	9
D.5. Densité de population	9
E. Aspect synthétique de l'éthologie des Labroïdes	10
E.1. Influence des deux types de pontes sur les comportements reproducteurs	10
E.2. Comportements sociaux et aspects sociaux de la reproduction	12
F. Aspect physiologique de la reproduction des Labroïdes : l'hermaphrodisme protogyne	15
F.1. L'hermaphrodisme chez les poissons	15
F.2. L'hermaphrodisme protogyne des Labroïdes	16
G. Conclusion	21
CHAPITRE II : ETUDE IN SITU DES COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS ET SOCIAUX DES LABRIDES MEDITERRANEENS DES GENRES <u>Symphodus</u> ET <u>Coris</u>	23
Introduction	23
Première partie : méthodes utilisées pour l'acquisition des données qualitatives et quantitatives concernant les comportements étudiés	23

E.3. Comportement des mâles initiaux	76
E.4. Comportement des femelles	76
E.5. Comportements hivernaux	77
F. <u>Symphodus tinca</u> (Linné, 1758)	77
F.1. Présentation générale	77
F.2. Comportement des grands mâles	77
F.3. Comportement des mâles moyens	80
F.4. Comportement des petits mâles	85
F.5. Comportement des femelles	86
F.6. Comportements hivernaux	86
G. <u>Symphodus doderleini</u>	88
G.1. Présentation générale	88
G.2. Comportement des mâles	88
G.3. Comportement des femelles	94
G.4. Comportements hivernaux	94
H. <u>Symphodus melanocercus</u>	94
H.1. Présentation générale	94
H.2. Comportements reproducteurs des grands mâles	95
H.3. Comportement des petits mâles	99
H.4. Comportement des femelles	99
H.5. Comportement de la population en dehors de la phase matinale d'activité sexuelle	99
H.6. Comportements hivernaux	99
I. Notes concernant les comportements reproducteurs et sociaux des espèces méditerranéennes du genre <u>Labrus</u>	102
Troisième partie : étude des comportements reproducteurs et sociaux de <u>Coris julis</u> (Linné, 1758)	
A. <u>Coris julis</u> (Linné, 1758)	103
A.1. Présentation générale	103
A.2. Comportements reproducteurs des mâles terminaux	104
A.3. Comportements des mâles initiaux	108
A.4. Comportement des femelles	108
A.5. Comportements sociaux entre individus terminaux et individus initiaux	109
B. Note concernant le comportement social de <u>Xyrichtys novacula</u> (Linné, 1758)	109
Conclusions	110
CHAPITRE III : ETUDE DE DIVERS ASPECTS DE L'ÉCOLOGIE DES LABRIDES MÉDITERRANÉENS DES GENRES <u>Symphodus</u> et <u>Coris</u>	
Introduction	113

Première partie : caractéristiques biologiques et physique de notre zone de travail	114
A. Situation géographique de notre zone de travail. Caractéristiques générales des différents milieux qui la composent	114
A.1. Le milieu rocheux	114
A.2. L'herbier à Posidonies (<u>Posidonia oceanica</u>)	114
A.3. Fonds sableux	114
B. Caractéristiques physiques des milieux littoraux de la baie de la Revellata	116
Deuxième partie : écologie générale des adultes	117
A. Habitat, densité de population	117
A.1. Méthode	117
A.2. Résultats	118
A.3. Conclusion	121
B. Régime et comportements alimentaires	123
B.1. Régime alimentaire	123
B.2. Comportements alimentaires	124
B.3. Conclusions	125
C. Prédation sur les adultes	126
C.1. Type de prédation et adaptation	126
C.2. Conclusion	126
D. Croissance linéaire - longévité	126
D.1. Introduction : méthodes	126
D.2. Résultats	127
D.3. Conclusions	130
Troisième partie : aspect écologique de la reproduction des adultes	129
A. Période de reproduction	129
A.1. Introduction	129
A.2. Résultats	129
A.3. Conclusions	131
B. Localisation et densité des sites de reproduction	132
B.1. Méthodes	132
B.2. Résultats	132
B.3. Conclusions	135
C. Périodicité journalière du comportement reproducteur	136
Conclusion du chapitre	137
CHAPITRE IV : L'OEUF ET LA LARVE DES LABRIDES MEDITER- RANEENS DES GENRES <u>Symphodus</u> ET <u>Coris</u>	139
Introduction	139

	pages
Première partie : l'oeuf des Labridés méditerranéens des genres <u>Symphodus</u> et <u>Coris</u>	139
A. Description des oeufs	139
A.1. Morphologie de l'oeuf	139
A.2. Taille des oeufs.	140
B. Durée du développement embryonnaire	140
B.1. Méthode	140
B.2. Durée du développement embryonnaire des <u>Symphodus</u>	140
B.3. Durée du développement embryonnaire de <u>Coris julis</u>	140
B.4. Conclusions	140
C. Nombre d'oeufs dans les nids de <u>Symphodus</u>	142
C.1. Méthodes	142
C.2. Résultats	143
C.3. Conclusions	143
D. Nombre d'oeufs pondus par la femelle à chaque ponte	144
D.1. Introduction, méthodes	144
D.2. Résultats	144
D.3. Conclusions	145
E. Prédation subie par les oeufs	146
E.1. Prédation dans les nids de <u>Symphodus</u>	146
E.2. Protection apportée par le nid	147
E.3. Prédation sur les oeufs abandonnés	147
E.4. Conclusions	149
Deuxième partie : stade larvaire des Labridés méditerranéens des genres <u>Symphodus</u> et <u>Coris</u>	149
A. Description des larves	149
A.1. Introduction	149
A.2. Morphologie des larves	149
A.3. Conclusions	150
B. Stade planctonique larvaire chez les <u>Symphodus</u>	150
B.1. Introduction, méthode	150
B.2. Résultats	150
B.3. Conclusions	150
C. Eclotions synchrone et nocturne chez les <u>Symphodus</u>	151
C.1. Introduction	151
C.2. Première expérience	151
C.3. Deuxième expérience	153
C.4. Ecllosion des larves de <u>Coris julis</u>	154
C.5. Conclusions	154

	pages
D. Durée de la phase planctonique larvaire	154
D.1. Introduction, méthode	154
D.2. Résultats	155
D.3. Ressources alimentaires au cours de la phase planctonique larvaire	155
D.4. Comportement des jeunes Labridés de l'année au retour sur le fond	155
D.5. Conclusions	155
E. Conclusions	156
CHAPITRE V : ETUDE DES "PHENOMENES" RELATIFS A L'HERMAPHRO- DISME CHEZ LES <u>Symphodus</u> ET CHEZ <u>Coris julis</u>	157
Introduction	157
Première partie : hypothèses concernant la signification adaptative de l'hermaphrodisme	157
A. Premières hypothèses	157
B. Hypothèses relatives à des espèces confrontées fréquem- ment à des situations particulières	158
B.1. Hermaphrodisme correspondant à des difficultés de rencontre entre sexes	158
B.2. Hermaphrodisme en relation avec une dispersion restreinte de la descendance	158
C. Modèle "basé sur l'avantage apporté par la taille" (size advantage model)	159
D. Conclusions	160
Deuxième partie : comparaison interspécifique des phénomènes relatifs à l'hermaphrodisme chez les <u>Sym-</u> <u>phodus</u>	161
A. Introduction	161
B. Sex ratio	161
B.1. Introduction, méthodes	161
B.2. Résultats	161
B.3. Conclusions	162
C. Sélection sexuelle mâle	162
C.1. Introduction	162
C.2. Méthode	162
C.3. <u>Symphodus roissali</u>	163
C.4. <u>Symphodus ocellatus</u>	165
C.5. <u>Symphodus tinca</u>	166
C.6. <u>Symphodus melanocercus</u>	167
C.7. Conclusion	168

	pages
D. Patron de sexualité mâle	169
D.1. <u>Symphodus</u> nidificateurs	169
D.2. <u>Symphodus</u> melanocercus	169
E. Conclusions	170
Troisième partie : comparaison intraspécifique des	
"phénomènes" relatifs à l'hermaphrodisme	
chez <u>Coris julis</u>	171
A. Introduction	171
B. Localisation des deux populations	171
C. Densité de population	172
D. Taille du territoire des mâles terminaux	172
E. Périodicité journalière de l'activité sexuelle et	
prédation sur les oeufs	173
F. Succès reproducteur des mâles terminaux et impact des	
mâles initiaux sur le succès des mâles terminaux	173
G. Proportions des mâles terminaux dans les deux populations.	173
H. Taille et âge des individus terminaux et intermédiaires. .	174
I. Conclusions	175
DISCUSSION	177
Introduction	177
1. Les deux modes de ponte chez les Labridés	177
2. Les soins parentaux chez les <u>Symphodus</u>	180
3. Les comportements sociaux et les modes d'appariement	
chez les Labridés	185
4. L'hermaphrodisme protogyne chez les Labridés	190
CONCLUSION GENERALE	190
GLOSSAIRE	191
BIBLIOGRAPHIE	194

INTRODUCTION

Actuellement, les éthologistes se sont surtout penchés sur des questions telles que les mécanismes neurologiques et hormonaux qui sous-tendent le comportement, les déclencheurs du comportement, les capacités d'apprentissage, la ritualisation, l'ontogénèse du comportement, etc.

A côté de ces divers aspects que l'on réunit généralement sous le terme d'éthologie causale (WITTENBERGER, 1981), on s'interroge de plus en plus souvent, ces dernières années, sur le rôle adaptatif des comportements reproducteurs et sociaux dans le cadre de leur contexte environnemental naturel. L'ensemble de ces travaux se trouve généralement regroupé sous le "vocabulaire" d'écoéthologie (KREBS et DAVIES, 1981).

L'écoéthologie peut essentiellement se résumer en une question : comment un comportement ou une structure sociale contribuent-ils à la survie de l'individu et de sa lignée au sein de son espèce ? (rôle fonctionnel et adaptatif du comportement : RUWET, 1969 ; CLUTTON, BROCK et HARVEY, 1978 ; KREBS et DAVIES, 1981 ; WITTENBERGER, 1981). Cette question initiale induit trois questions complémentaires : quelles sont les origines de ce comportement ? Quelle est son évolution et sous l'effet de quelles "pressions" a-t-il évolué ?

Les écoéthologistes pressentent et admettent que les comportements et les structures sociales observés constituent - au même titre que les caractéristiques physiologiques et morphologiques - des réponses aux pressions écologiques passées et présentes qui permettent à l'organisme d'être adapté à son environnement (KREBS et DAVIES, 1981 ; WITTENBERGER, 1981). Sur cette base, en cherchant à définir le rôle fonctionnel et adaptatif du comportement (mais aussi son origine et son évolution), ils ont pu établir des corrélations entre, d'une part, les comportements et les structures sociales observés chez un animal et, d'autre part, les différentes caractéristiques de son environnement (répartition des ressources alimentaires, répartition des prédateurs, variations physico-chimiques du milieu, etc.). Comme les pressions écologiques qui s'exercent sur un organisme sont nombreuses et variées, il n'est pas aisé d'établir clairement un lien entre tel comportement et telle ou telle "composante active" de l'environnement, surtout si l'on se limite à l'étude d'une seule espèce. C'est à ce niveau que se trouve le recours nécessaire, mais difficile à la méthode comparative. KREBS et DAVIES (1981) résument cette méthode et ses objectifs de la façon suivante : "Lorsqu'on se pose des questions concernant le rôle fonctionnel du comportement d'une espèce animale, on se demande généralement pourquoi ce comportement est différent de celui d'une autre espèce. En d'autres termes, pourquoi une espèce A est-elle grégaire, alors que l'espèce B est solitaire ? Pourquoi les mâles d'une espèce A sont-ils monogames* alors que les mâles de l'espèce B sont polygames* ? etc. Les observations sur le terrain ont clairement montré que des espèces apparentées avaient souvent des comportements très différents.

Une méthode efficace pour identifier les variables écologiques qui influent sur l'évolution de tel ou tel comportement consiste à comparer une série d'espèces apparentées de façon à déterminer exactement quelles différences dans leurs comportements sont le reflet de différences entre leurs environnements écologiques respectifs".

Chez les poissons, l'étude du rôle fonctionnel et adaptatif, de l'origine et de l'évolution des comportements reproducteurs et sociaux est très récente, puisqu'elle remonte à moins de 10 ans. L'étude écoéthologique des poissons a, en effet, dû attendre l'essor de la plongée sous-marine et la mise au point de techniques d'observations sous l'eau. La plupart des travaux réalisés ces dernières années ont eu trait à l'étude de la "stratégie" de reproduction de quelques espèces marines et dulçaquicoles tropicales. Ils ont permis la formulation de concepts et d'idées stimulantes sur le caractère adaptatif, l'origine et l'évolution des "stratégies" de reproduction chez les poissons (1).

L'objectif de ce travail est une confrontation de ces idées - formulées à partir d'exemples divers et de manière éparse - aux résultats d'une analyse comparative portant sur les "stratégies" de reproduction et l'écologie d'une dizaine d'espèces marines apparentées et vivant en milieu tempéré. Pour réaliser ce travail, nous avons choisi les Labridés méditerranéens. En effet, cette famille paraissait rassembler sur le même site accessible des espèces dont les comportements et l'écologie semblaient favorables à une telle étude : soins parentaux ou non, oeuf planctonique ou oeuf démersal, modes d'appariement* et structures sociales probablement différents, femelles susceptibles de changer de sexe, contextes écologiques variés.

Notre travail a fait apparaître clairement l'opportunité que constituaient les Labridés méditerranéens, en mettant en évidence des différences qui sont beaucoup plus importantes que celles que nous avions prévues. Ce sont ces différences tant sur le plan éthologique que sur le plan écologique qui donnent toute sa valeur à la discussion qui suit l'exposé des résultats.

Dans le premier chapitre, nous avons replacé la famille des Labridés dans son contexte mondial. Nous avons défini l'importance de cette famille et fait le point des connaissances acquises concernant ces poissons dans les domaines de la systématique, l'écologie, l'éthologie et l'hermaphrodisme.

Dans le deuxième chapitre, nous avons décrit nos observations concernant les comportements reproducteurs et sociaux de 8 Symphodus (= Crénilabrus) et Coris julis. Les conclusions de ce chapitre se présentent sous la forme d'une classification de ces 9 espèces au sein de quatre catégories définies dans le cadre de l'ensemble des comportements observés.

(1) Des travaux et des synthèses exemplaires récentes comme ceux de BARLOW (1974, 1975, 1981), BAYLIS (1978, 1981), FRICKE (1975, 1980), REESE (1975), ROBERTSON et HOFFMAN (1977), ROBERTSON (1981, 1983), WARNER (1978), WARNER et ROBERTSON (1978), KEENLEYSIDE (1981) ont proposé des hypothèses adaptatives sur des exemples divers et à propos de points aussi différents que les comportements sociaux, les modes d'appariement, les soins parentaux, le devenir des oeufs et des larves, l'hermaphrodisme.

Au troisième chapitre, nous avons développé notre étude de l'écologie de ces 9 pièces. Nous avons profité de ce chapitre pour discuter déjà, en diverses occasions, le caractère adaptatif des comportements décrits précédemment.

Le quatrième chapitre est consacré aux oeufs et aux larves. Il met en évidence des adaptations diverses au niveau de ces deux stades très importants du cycle vital de nos poissons.

Dans le cinquième chapitre, nous avons exposé les résultats de nos recherches concernant l'inversion sexuelle protogyne chez les Symphodus et Coris julis. Nous avons, en même temps, discuté ces résultats dans le cadre des théories les plus récentes concernant la "signification adaptative" de l'hermaphrodisme protogyne.

Enfin, la discussion finale s'articule autour de quatre thèmes principaux : les deux modes de ponte chez les Labridés, les soins parentaux chez les Labridés, l'hermaphrodisme protogyne des Labridés.

CHAPITRE I

Importance des Labridés : mise au point synthétique concernant divers aspects importants de la Biologie des Labridés (Systématique, Écologie, Éthologie et Hermaphrodisme)

A. INTRODUCTION

=====

Les Labridés sont représentés par environ 500 espèces réparties dans le monde entier. L'impact de cette famille dans tous les milieux qu'elle occupe est très considérable. En effet, dans toutes les mers du monde, par leur densité et leur variété, les Labridés constituent une part importante des faunes ichtyologiques littorales. Les Labres ont eu une influence certaine sur tous les peuples vivant de la mer. Ils ont suscité l'intérêt des hommes de science depuis toujours.

B. POSITION SYSTEMATIQUE DES LABRIDÉS

=====

Les Labridés sont des poissons perciformes. Avec la famille des Scaridés (poissons-perroquets), les Labridés constituent le sous-ordre des Labroïdes. Les systématiciens justifient notamment la séparation entre SCARIDES et LABRIDES par la spécialisation en forme de bec des mâchoires des poissons-perroquets. Cependant, entre les deux familles, les comportements ainsi que la physiologie de la reproduction sont très similaires. C'est pourquoi nous avons considéré au même titre les connaissances acquises chez les Scaridés et chez les Labridés.

C. SYSTEMATIQUE DES POISSONS DU SOUS ORDRE DES LABROÏDES.

DEFINITION DES DEUX SYSTEMES DE REPRODUCTION

=====

C.1. Systématique des Labroïdes

Pendant longtemps, la systématique des Labridés et des Scaridés est restée imprécise. Les genres étaient mal définis et faisaient l'objet de polémiques continuelles. Le nombre d'espèces variait constamment et certains noms actuels n'ont pas moins de 25 synonymes. Cette imprécision découlait largement du polymorphisme que tous

Les Labroïdes manifestent à des degrés divers. Ainsi, la détermination de critères spécifiques chez un individu mort s'avère très difficile, tellement les deux sexes, les juvéniles et les adultes, et même parfois les individus d'une même catégorie sont morphologiquement différents.

QUIGNARD (1966) clarifie la systématique des Labroïdes européens. En particulier, il met en évidence deux systèmes fondamentaux : l'un correspond à des Labroïdes dont la ponte est démersale alors que l'autre correspond à des espèces dont la ponte est planctonique.

En Europe, les Labroïdes pondreurs d'oeufs planctoniques sont moins représentés que les Labroïdes pondreurs d'oeufs démersaux (tableau 1.1). Par contre, à l'échelle mondiale, les Labroïdes pondreurs d'oeufs démersaux ne représentent que 15 espèces face à plusieurs centaines de Labridés et Scaridés pondreurs d'oeufs planctoniques.

C.2. Répartition géographique des deux systèmes de reproduction

La répartition géographique des Labroïdes à ponte démersale reste relativement locale et européenne si on la compare à celle des Labroïdes à ponte planctonique (fig.1.1). L'unique point de contact véritable entre les deux systèmes est la Méditerranée.

Le centre d'extension des Labroïdes à ponte planctonique se situe dans la région indopacifique et la grande majorité des espèces appartenant à cette branche est tropicale. Très souvent, nous ferons référence au terme "Labres tropicaux" pour qualifier les Labroïdes à ponte planctonique. En effet, cette appellation un peu limitative est utilisée partout dans la littérature malgré les travaux de plus en plus nombreux qui décrivent des Labridés à ponte planctonique non tropicaux (REINBOTH, 1962 ; WARNER, 1975 ; OLLA et SAMET, 1977 ; LEJEUNE, 1982).

D. ASPECT SYNTHETIQUE DE L'ECOLOGIE DES LABROÏDES

=====

D.1. Habitat

Les Labroïdes vivent généralement sur les substrats durs (rocheux ou coralliens) et dans une moindre mesure sur les fonds à herbiers (herbier de Posidonies en Méditerranée champ de laminaires dans l'Atlantique, herbiers de phanérogames diverses dans les milieux tropicaux). Les espèces vivant sur les fonds de sable nus ou peu colonisés sont rares (Xyrichtys novacula) et sont adaptées à s'enfouir dans le sable au moindre danger ou durant la nuit. Les Labroïdes sont tous diurnes. Malgré quelques exceptions comme les genres Acantholabrus et Lappanella, qui vivent entre 80 et 300 mètres de profondeur, ce sont des poissons littoraux qui se maintiennent entre 0 et 50 mètres.

Les Labres vivent à proximité du fond. Ils ne s'aventurent que rarement dans l'eau libre à l'exception d'une espèce de l'Atlantique tropical qui en fait son habitat (Clepticus parrae) (ROBERTSON et HOFFMAN, 1977).

Tableau 1.1. Labroïdes pondeurs d'œufs démersaux et Labroïdes pondeurs d'œufs planctoniques en Europe

GENRE	NOMBRE D'ESPECES	
	œuf planctonique	œuf démersal
<u>Labrus</u>	-	4
<u>Symphodus</u>	-	9
<u>Centrolabrus</u>	-	2
<u>Ctenolabrus</u>	1 (1)	1 ? (1)
<u>Coris</u>	1	-
<u>Thalassoma</u>	1	-
<u>Xyrichthys</u>	1	-
<u>Lappanella</u>	?	?
<u>Acantholabrus</u>	?	?
<u>Sparisoma</u>	1	-

(1) Selon HILLDEN (1981), cette espèce pourrait pondre en même temps des œufs planctoniques et des œufs démersaux.

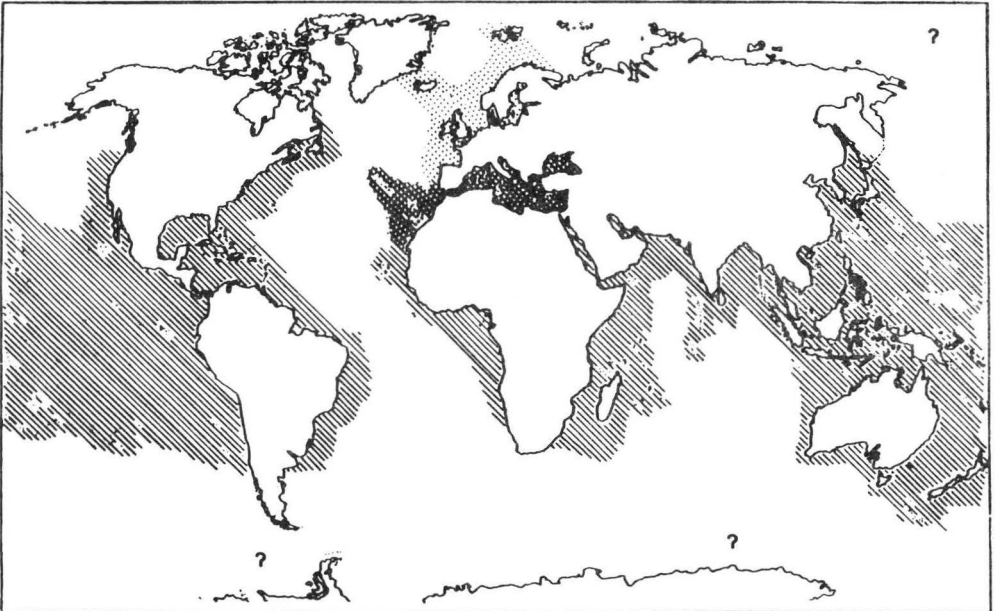


Figure 1.1 : Répartition géographique des Labroïdes à ponte planctonique et des Labroïdes à ponte démersale. Hachuré = Labroïdes à ponte planctonique ; Pointillé = Labroïdes à ponte démersale ; Hachuré + Pointillé = cohabitation des deux systèmes.

D.2. Alimentation

Le régime alimentaire est probablement le caractère écologique qui a divergé le plus chez les Labroïdes. Les adaptations qu'impliquent ces divergences sont nombreuses et ont souvent été utilisées comme caractère systématique.

RANDALL (1963, 1972), WINN et BARDACH (1960), VIVIEN (1973), CHOAT (1969) donnent des indications très précises concernant l'éthologie alimentaire des Labroïdes coralliens de la région indopacifique et de l'Atlantique tropical. Chez ces derniers, les Scaridés herbivores sont nettement séparés des Labridés dont toutes les espèces sont carnivores. Les Scaridés sont des herbivores. Ils broutent les algues qui poussent sur les coraux. Ils ingèrent en même temps une certaine quantité de calcaire du substrat et des algues endolithes.

Chez les Labridés coralliens, on trouve toutes les variétés de régimes alimentaires carnivores. Certaines espèces s'alimentent strictement de zooplancton (Clepticus). D'autres se sont spécialisées dans le nettoyage des autres poissons et se nourrissent de parasites (Labroïdes). Certains gros Labridés sont ichtyophages (Cheilinius) alors que toute une série d'autres espèces plus petites et moins spécialisées s'alimentent aux dépens du zoobenthos des sédiments (Halichoeres) ou des substrats durs (Thalassoma). Comme les Scaridés dont les dents ont fusionné pour former un bec, certains Labridés tropicaux ont aussi développé des adaptations morphologiques de la région buccale. Deux exemples sont le museau allongé des Gomphosus et la bouche particulièrement protractile des Epibulus qui leur permettent de capturer le zoobenthos dans les petites anfractuosités des coraux (fig.1.2.).

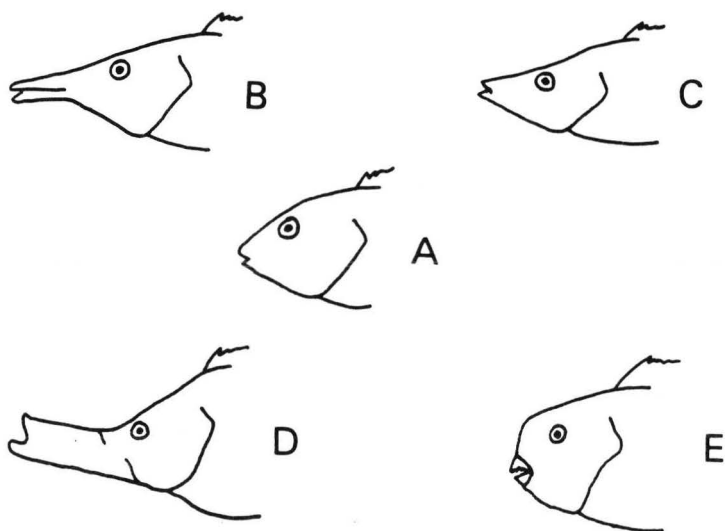


Figure 1.2. : Différentes adaptations morphologiques de la région buccale chez les Labroïdes.

- A : Non spécialisé (Halichoeres trimaculatus)
- B : Allongement de la région buccale (Gomphosus tricolor)
- C : idem (Symphodus rostratus)
- D : bouche protractile formant un tube (Epibulus insidiator)
- E : dents fusionnées pour former un bec (Scarus gibbus)

D.3. Comportements grégaires

A l'exception du genre Clepticus dont nous avons parlé plus haut, les Labres ne sont pas réellement des poissons grégaires. Cependant, lorsqu'ils recherchent leur nourriture, les individus jeunes et les espèces de petite taille s'associent souvent en groupes mixtes pour se déplacer.

D.4. Taille

Les Labridés et les Scaridés sont des poissons de taille modeste. La plupart des spécimens adultes de toutes espèces mesurent entre 50 et 300 mm de longueur totale. Leur longévité est de quelques années. Cependant, certaines sortent complètement de ces limites. Le Labrus bergylta (Labridé européen de l'Atlantique nord) peut atteindre une longueur de 600 mm à l'âge de 15 à 17 ans (GUIGNARD, 1966) ; le Pimelometopon pulchrum (côte ouest U.S.A.) atteint 800 mm de long pour un âge probable de 30 ans (WARNER, 1975) alors que le Cheilinius undulatus (Indopacifique) a parfois 2 mètres de long pour un poids de 80 kg (BAGNIS, 1974).

D.5. Densité de population

Il est difficile de dégager des caractéristiques générales concernant ce paramètre écologique. Chaque espèce et chaque milieu est en effet un cas particulier. A défaut de pouvoir présenter une synthèse générale, il nous paraît intéressant de comparer les densités de population absolue de 4 espèces phylogénétiquement très proches, de taille et d'écologie différentes. De plus, chacune de ces 4 espèces est le Labridé dominant aux points où ont été effectuées les mesures (tableau 1.2).

Tableau 1.2. Densité de population absolue (nombre d'individus par m²) de 4 Labridés.

Espèce	Lieu	Densité nb/m ²	Habitat de l'espèce	Source
<u>Thalassoma bifasciatum</u>	Océan Atlantique (Antilles)	0,4	récif corail	LEJEUNE et BAY (1983)
<u>Thalassoma lucasanum</u>	Océan Pacifique (Panama)	1,9	récif corail	WARNER et HOFFMAN (1980)
<u>Thalassoma lunare</u>	Océan Indien (Thaïlande)	0,6	récif corail	Données personnelles
<u>Coris julis</u>	Méditerranée (France)	0,2	rocher	idem

Cette comparaison, nécessairement limitée, montre quelle densité un "Labridé typique" peut atteindre dans le milieu où il est dominant. De plus, elle met en évidence l'absence de différences très importantes entre des situations analogues dans différents océans.

E. ASPECT SYNTHETIQUE DE L'ETHOLOGIE DES LABROIDES

=====

E.1. Influence des deux types de pontes sur les comportements reproducteurs

Chez les poissons, les modalités de ponte et de fécondation sont très différentes lorsqu'il s'agit d'oeufs planctoniques ou d'oeufs démersaux. Les Labroïdes n'échappent pas à cette règle. La structure de la parade sexuelle et de l'accouplement des Labroïdes à ponte planctonique va donc être très différente de celle des Labroïdes à ponte démersale.

1) Structure de la parade sexuelle de l'accouplement chez les Labroïdes à ponte planctonique

WINN et BARDACH (1960) sont les premiers à aborder ce sujet en décrivant la parade sexuelle et l'accouplement de plusieurs Scaridés des Bermudes. De nombreux travaux viennent ensuite compléter ces données, de sorte que, actuellement, la parade sexuelle d'environ une cinquantaine de Labroïdes tropicaux est connue (RANDALL et RANDALL, 1963 ; FEDDERN, 1965 ; MOYER et SHEPARD, 1975 ; ROBERTSON et HOFFMAN, 1977 ; WARNER et ROBERTSON, 1978 ; ROBERTSON et WARNER, 1978 ; POTTLE et GREEN, 1979 ; OLLA et SAMET, 1977 ; THRESHER, 1979 ; WARNER, 1982).

La comparaison des données acquises concernant la parade sexuelle et l'accouplement des Labroïdes à ponte planctonique montre l'unité et la constance des caractéristiques de ceux-ci. La parade et l'accouplement d'un Labroïde à ponte planctonique peuvent se résumer ainsi : le mâle approche une femelle et tourne autour et au-dessus d'elle en effectuant une parade qui inclut des ondulations rapides du corps ainsi que des "bonds" dans la colonne d'eau. Ces mouvements de parade ressemblent beaucoup à ceux de l'acte de ponte lui-même. Si la femelle est prête à pondre, elle se rapproche un peu du mâle : les deux poissons montent alors très vite l'un contre l'autre et presque à la verticale dans la colonne d'eau où ils expulsent leurs gamètes avant de redescendre très vite vers le fond.

RANDALL et RANDALL (1963), REINBOTH (1973), WARNER et ROBERTSON (1978) et ROBERTSON et WARNER (1978) mettent en évidence l'existence chez certaines espèces d'un deuxième mode d'accouplement. A côté de l'accouplement "à deux" décrit plus haut, ces espèces peuvent se reproduire en groupes. Il s'agit généralement d'un groupe de 20 à 100 petits mâles qui, sans parade apparente, entraînent une femelle très motivée dans une "ruée" ascendante, et fécondent ses oeufs. Ces petits mâles, qui ont généralement le même patron de coloration que les femelles, ne peuvent entrer en compétition avec les grands mâles et maintenir, comme ces derniers, un territoire. Cependant, ils accèdent à une certaine fécondité par ces pontes en groupe. Chez certaines espèces, ce mode de reproduction est plus fréquent que la ponte à deux géniteurs (Thalassoma lucasanum, WARNER, 1982). Chez toutes les espèces où ces petits mâles

existent (1), ils tentent, outre les fécondations multiples, d'augmenter leur fécondité par deux autres moyens : soit un petit mâle intercepté dans le territoire d'un grand mâle une femelle excitée par la parade de ce dernier et pond avec celle-ci (fécondation volée), soit il s'associe au mouvement ascensionnel de ponte d'un grand mâle avant de s'enfuir (fécondation parasite).

Généralement, les Labroïdes à ponte planctonique pondent à un moment précis de la journée qui correspond à certains courants de marée ou bien au lever ou au coucher du soleil.

En résumé, la parade et l'accouplement des Labroïdes à ponte planctonique peuvent se caractériser par :

- une parade qui imite les mouvements d'accouplement et qui est essentiellement réalisée par les mâles ;
- une montée à la verticale dans la colonne d'eau ;
- une fécondation et une ponte simultanées ;
- la possibilité de fécondation multiple ;
- la limitation des accouplements à une période de la journée.

2) Structure de la parade sexuelle et de l'accouplement chez les Labroïdes à ponte démersale

Les travaux concernant les comportements reproducteurs des Labroïdes à ponte démersale sont peu nombreux. SOLJAN (1930) est le premier à décrire le comportement nidificateur de certains Symphodus (= Crenilabrus). FIEDLER (1964) établit des éthogrammes pour 6 Symphodus. Il complète les données qu'il a obtenues en aquarium par des observations en milieu naturel, en Méditerranée. POTTS (1974) étudie les patrons de coloration et les comportements reproducteurs chez le Symphodus melops. Enfin, SJOLANDER, LARSON et ENGSTRÖM (1972), puis HILLDEN (1981) apportent de nombreuses informations concernant l'écologie et l'éthologie du Ctenolabrus rupestris et quelques données relatives à Labrus bergylta.

Il est difficile de dégager un schéma général concernant la parade et l'accouplement des Labroïdes à ponte démersale. Les différentes parades varient beaucoup. Avant de présenter dans le chapitre II nos propres éthogrammes ainsi que plusieurs éthogrammes nouveaux, nous nous contenterons ici de dégager seulement les caractéristiques communes de la parade et de l'accouplement des Labroïdes à ponte démersale :

- la ponte et la fécondation ne sont pas simultanées : le mâle féconde les oeufs après que la femelle les ait déposés sur le substrat ;
- la femelle réalise une parade d'approche du mâle ; le mâle parade peu ;
- la reproduction n'est généralement pas limitée à une partie de la journée ;
- le mâle prodigue à la ponte des soins parentaux plus ou moins développés (de la simple garde de la plaque de ponte au dépôt des oeufs dans un nid).

(1) Certaines espèces (Labroïdes dimidiatus) sont strictement hermaphrodites protogynes. Tous les mâles sont issus des femelles et il n'y a donc pas de jeunes mâles (pas de mâles génotypiques).

E.2. Comportements sociaux et aspects sociaux de la reproduction

L'essentiel des connaissances acquises à ce jour concernant les systèmes sociaux des Labroïdes provient de travaux qui s'intéressent aux Labridés et Scaridés tropicaux. A l'exception d'une étude concernant Ctenolabrus rupestris de la Baltique (HILLDEN, 1981), aucune étude n'a été consacrée aux systèmes sociaux des Labridés européens. Un des objectifs de ce travail est de combler cette lacune.

Chez les Labres tropicaux, les relations sociales qui s'établissent entre les individus d'une même espèce se manifestent essentiellement au moment de la reproduction. En dehors de celle-ci, les relations sociales sont toujours très lâches.

1) Comportements sociaux en dehors de la reproduction

En dehors de la reproduction, les Labridés et Scaridés tropicaux forment souvent des troupes où les individus se déplacent ensemble à la recherche de nourriture. Ces troupes, qui regroupent des juvéniles, des jeunes mâles et des femelles le plus souvent, peuvent avoir des proportions variables, allant d'une vingtaine d'individus chez Halichoeres maculipinna (THRESHER, 1979) à plusieurs centaines de poissons chez Scarus croicensis (ROBERTSON et WARNER, 1978). Ces troupes sont cependant beaucoup moins cohérentes que les bancs des poissons sociaux. En effet, la composition de la troupe n'est pas constante, et la durée de vie du groupe est courte. De plus, les troupes sont souvent composées en proportion variable de Labroïdes de différentes espèces (THRESHER, 1979). Les troupes ne sont pas indispensables à la survie de l'individu et fréquemment, des poissons les quittent pour s'alimenter seuls avant de rejoindre une autre troupe au gré du hasard.

2) Aspects sociaux de la reproduction

L'étude des aspects sociaux de la reproduction chez les Labroïdes est très récente. WINN et BARDACH (1960) esquissent une description des relations sociales chez les poissons-perroquets des Bermudes. RANDALL et RANDALL (1963), OGDEN et BUCKMAN (1973) et enfin, BARLOW (1975) apportent des informations plus nombreuses et une interprétation des systèmes sociaux chez les Scaridés des Caraïbes. ROBERTSON et HOFFMAN (1977) décrivent les systèmes sociaux de trois Labridés tropicaux. Ensuite, WARNER et ROBERTSON (1978), ROBERTSON et WARNER (1978), THRESHER (1979), WARNER et HOFFMAN (1980), WARNER (1982) élargissent nos connaissances des systèmes sociaux chez les Labroïdes tropicaux à une vingtaine d'espèces. En condensant l'ensemble de ces travaux, nous pouvons affirmer que chez les Labridés tropicaux, les contacts sociaux pendant la reproduction sont polygames. Le type de polygamie que présentent les différentes espèces est directement lié à la compétition entre les mâles pour les femelles et donc, à la capacité plus ou moins importante qu'ont certains mâles de monopoliser celles-ci. Ainsi, on peut montrer qu'il existe chez les différents Labroïdes tropicaux des systèmes sociaux polygames allant du harem à la complète promiscuité. Quatre exemples illustrent ces différents niveaux d'organisation de la polygamie :

a) Labroides dimidiatus (ROBERTSON et HOFFMAN, 1977)

Les mâles de ce poisson nettoyeur de l'océan indopacifique sont capables de maintenir un groupe de femelles sur leurs territoires permanents*. La composition de ce groupe est stable sur de longues périodes de

temps. A l'intérieur du territoire du mâle, les femelles sont dispersées sur des territoires plus petits qu'elles défendent contre les femelles de même taille ou plus petites. Tous les mouvements des femelles ne dépassent jamais les limites du territoire du mâle. Le mâle domine toutes les femelles même les plus grandes. Les femelles ne pondent qu'avec leur mâle et le mâle ne pond qu'avec ces dernières. Il n'y a pas d'autres modes de reproduction. Ce système est de type Harem*. Les relations entre mâles et femelles ainsi qu'entre femelles sont strictement organisés et localisés.

Dans un tel système, la compétition entre mâles pour établir un harem est généralement forte (un exemple est le cas des éléphants de mer ; LEBOEUF, 1974). Dans le cas particulier des Labroides dimidiatus cette compétition est beaucoup plus faible. En effet, les mâles sont tous issus de l'inversion sexuelle des femelles (protogynie stricte). Cette inversion sexuelle est socialement contrôlée et ne se produit que chez la femelle la plus élevée dans la hiérarchie du harem et seulement après la mort du mâle titulaire de ce harem. La femelle devenue mâle n'a pas à entrer en compétition avec les autres mâles puisqu'elle hérite de ce harem et d'un territoire où elle était déjà dominante. Dans ce système, le choix des femelles pour le mâle avec qui elles vont s'accoupler est nul.

b) Scarus croicensis (ROBERTSON et WARNER, 1978 ; OGDEN et BUCKMAN, 1973)

Les mâles terminaux⁽¹⁾ de ce poisson-perroquet des Caraïbes défendent un territoire qui est permanent. Dans le territoire, plusieurs femelles se maintiennent et pondent fréquemment avec le grand mâle. Cependant, elles ne sont pas gardées par ce dernier qui, d'ailleurs, pond fréquemment avec des femelles de passage.

A côté de ce système, le Scarus croicensis se reproduit aussi quelquefois par ponte en groupe (fécondation multiple de la ponte d'une femelle par de nombreux mâles initiaux (1) ou plus fréquemment par fécondation parasite* d'un mâle initial (1) sur la ponte en couple* d'un mâle terminal. Ces mâles initiaux subissent des agressions continuelles de la part des grands mâles territoriaux.

Dans un tel système social, les relations entre mâles et femelles restent relativement organisées, puisque de nombreuses femelles se maintiennent dans les territoires permanents des grands mâles. La compétition entre mâles est très forte et ce sont les mâles terminaux qui monopolisent la majorité des femelles. Le choix des femelles pour le mâle avec lequel elles vont s'accoupler est limité pour celles qui se maintiennent dans un territoire et beaucoup plus libre pour les autres.

(1) Bien que certains Labroides soient monochromatiques* (c'est le cas du Labroides dimidiatus), la plupart des Labroides sont dichromatiques*. La population présente donc deux patrons de coloration : l'un qui regroupe les femelles et les jeunes mâles et qui est dit "phase initiale"*(elle est souvent terne), l'autre beaucoup plus coloré, dit "phase terminale"* qui est celui du grand mâle. En simplifiant, on utilise souvent les expressions : "mâle terminal" ou "individu initial".

- c) *Thalassoma bifasciatum* (REINBOTH, 1973 ; WARNER, ROBERTSON et LEIGH, 1975 ; ROBERTSON et HOFFMAN, 1977 ; WARNER et ROBERTSON, 1978 ; WARNER et HOFFMAN, 1980)

Les mâles terminaux de ce Labridé des Caraïbes ne paradent que pendant une période précise de la journée. A ce moment, ils se concentrent en un point toujours le même du récif de corail où chaque mâle terminal défend chaque jour le même petit territoire et tente d'attirer les femelles. Celles-ci, lorsqu'elles sont prêtes à pondre, viennent visiter les concentrations. Les pontes se font "à deux" au sein du territoire du mâle, mais souvent des petits mâles initiaux interfèrent dans les pontes et fécondent les oeufs de la femelle avec le mâle terminal. Très fréquemment, à côté des concentrations de mâles terminaux, les petits mâles initiaux se reproduisent par fécondation en groupe*. Les petits mâles initiaux sont toujours l'objet d'agressions très violentes de la part des grands mâles terminaux.

Dans ce système où les concentrations de grands mâles terminaux peuvent être assimilées à des arènes de reproduction* telles qu'on les rencontre chez les oiseaux, les relations entre mâle et femelle sont peu organisées. La compétition entre mâles est très forte, non seulement pour attirer les femelles au sein de l'arène de reproduction*, mais aussi pour les empêcher d'aller pondre avec les groupes de petits mâles. Chez *Thalassoma bifasciatum*, le choix de la femelle pour le mâle avec qui elle pond est total.

- d) *Thalassoma lucasanum* (WARNER, 1982)

Chez ce Labridé du Pacifique, les mâles terminaux* sont très rares et la reproduction est essentiellement assurée par les mâles initiaux*. Ceux-ci forment, chaque jour, durant une période précise, des concentrations dépassant parfois plusieurs milliers d'individus. Au sein de celles-ci, les mâles et les femelles pondent en groupe* (chaque femelle voit sa ponte fécondée par plusieurs dizaines de mâles).

Dans ce système, les relations entre mâles et femelles ne sont pratiquement pas organisées. Il n'y a pas de compétition directe entre les mâles et il ne peut y avoir de choix du mâle de la part des femelles puisque la ponte est fécondée au hasard par plusieurs mâles.

Comme le démontrent ces 4 exemples, les systèmes sociaux associés à la reproduction des Labroïdes tropicaux présentent des niveaux d'organisation très variée. Cependant, il est clair que tous ces systèmes sont apparentés et il n'est pas difficile de classer les autres Labroïdes tropicaux connus dans les limites définies par nos 4 exemples et en différents points de l'échelle d'organisation d'un système fondamentalement polygame*.

D'une manière très générale, les systèmes sociaux moyennement organisés (arène de reproduction ou territoire permanent) sont ceux de la majorité des espèces ; les systèmes sociaux très organisés (harem) sont assez communs, alors que les systèmes sociaux "non organisés" sont rares.

F. ASPECT PHYSIOLOGIQUE DE LA REPRODUCTION DES LABROÏDES : L'HERMAPHRODISME PROTOGYNE.

=====

F.1. L'hermaphrodisme chez les poissons

Les poissons sont les seuls parmi les vertébrés qui présentent naturellement (1) des espèces hermaphrodites. L'ampleur du phénomène est exceptionnelle chez les poissons. SMITH (1975) considère que l'hermaphrodisme a dû apparaître séparément et évoluer une dizaine de fois dans ce groupe. Actuellement, on dénombre des espèces hermaphrodites dans 7 ordres et une vingtaine de familles (tableau 1.3).

Tableau 1.3. Poissons hermaphrodites connus : A. Hermaphrodisme synchrone
 B. Hermaphrodisme protogyne
 C. Hermaphrodisme protandre
 (Selon WARNER, 1978 ; REINBOTH, 1970 ; SMITH, 1975 ; POLYCANSKY, 1982)

Ordre	Famille	Type d'hermaphrodisme
Atheriniforme	Cyprinodontidae	A
	Poeciliidae	B
Aulopiforme	Toutes sauf Harpadontidae et Synodontidae	A
Ostariophysii	Cobitidae	C
Perciforme	Cepolidae	B
	Cichlidae	B
	Emmelichthyidae	B
	Labridae	B
	Scaridae	B
	Serranidae	A + B
	Sparidae	B + C
	Pomacentridae	C
	Pseudogrammidae	A
	Polynemidae	C
	Pomacanthidae	B
Grammistidae	B	
Synbranchiforme	Synbranchidae	B
Scorpaeniforme	Platycephalidae	C
Stomiatiforme	Gonostomatidae	C

1) De nombreux cas d'hermaphrodisme expérimentaux ont été créés chez les Amphibiens. Quelques expériences ont été réalisées chez les oiseaux, mais elles n'ont jamais abouti à une inversion sexuelle fonctionnelle (WARNER, 1978 ; POLICANSKY, 1982).

SMITH (1967) suivant ATZ (1964) définit l'hermaphrodisme comme le fait qu'un individu "porte" des tissus gonadiques mâle et femelle reconnaissables. Cet hermaphrodisme est considéré comme fonctionnel, si ces tissus mâle et femelle peuvent produire des gamètes et si la formation des organes sexuels permet la réalisation de la fécondation (auto-fécondation ou fécondation croisée suivant les cas). Lorsqu'il n'y a pas hermaphrodisme et que les sexes sont parfaitement séparés, on parle d'espèces gonochoriques. Chez un poisson hermaphrodite, les parties mâle et femelle des gonades ne sont pas nécessairement présentes ou prêtes à produire des gamètes au même moment. On distingue, en conséquence, trois catégories d'hermaphrodisme chez les poissons :

- l'hermaphrodisme synchrone où les tissus mâle et femelle des gonades sont présents ensemble et capables de produire des gamètes en même temps.
- l'hermaphrodisme séquentiel : les tissus mâle et femelle des gonades ne sont pas fonctionnels en même temps, mais se succèdent dans la vie de l'organisme. L'hermaphrodisme séquentiel se subdivise lui-même en deux types : l'hermaphrodisme protandre où les tissus mâles de la gonade sont fonctionnels avant les tissus femelles ; l'hermaphrodisme protogyne où les tissus femelles de la gonade sont fonctionnels avant les tissus mâles.

Alors que dans le règne animal l'hermaphrodisme protandre est le plus répandu (ATZ, 1964 ; GHISELIN, 1969 ; REINBOTH, 1970 ; WARNER, 1978 ; POLICANSKY, 1982), chez les poissons, par contre, la forme protogyne de l'hermaphrodisme séquentiel est la plus commune (tableau 1.3). En particulier, dans le sous-ordre des Labroïdes, de nombreuses espèces hermaphroditiques protogynes ont été décrites, alors qu'aucun cas d'hermaphrodisme protandre ou synchrone n'a été signalé.

F.2. L'hermaphrodisme protogyne des Labroïdes

REINBOTH (1957, 1962), en étudiant le cycle sexuel de la Girelle (Coris julis), est le premier à prouver qu'un Labridé peut subir une inversion sexuelle protogyne. Il découvre en effet que la majorité des petits individus peu colorés sont des femelles, alors que tous les grands individus très colorés sont des mâles. Il montre que les grandes femelles, lorsqu'elles changent de patron de coloration, subissent des modifications au niveau des gonades et se mettent à produire du sperme. Plus tard, ses investigations histologiques sur la gonade de Coris julis prouvent la réalité de ses hypothèses (REINBOTH, 1962). Les travaux de pionnier sont bientôt complétés par les recherches de nombreux autres biologistes. Ils portent aussi bien sur des Labroïdes à ponte planctonique (BACCI et RAZZAUTI, 1957 ; OKADA, 1962 ; SORDI, 1967 ; QUIGNARD, 1966 ; ROEDE, 1966, 1972 ; REINBOTH, 1972 ; DIENER, 1976 ; ROBERTSON, 1972, 1974 ; CHOAT et ROBERTSON, 1975 ; WARNER, 1977 ; WARNER et ROBERTSON, 1978 ; ROBERTSON et WARNER, 1978 ; WARNER, 1975, 1978, 1982) que sur des Labroïdes à ponte démersale (SORDI, 1962, 1964 ; QUIGNARD, 1966 ; DIPPER et PULLIN, 1979).

Actuellement, à l'exception de quelques espèces qui pourraient être gonochoriques (QUIGNARD, 1966 ; DIPPER et PULLIN, 1979 ; ROBERTSON et WARNER, 1978), la presque totalité des espèces qui ont été étudiées (une cinquantaine) se sont révélées être hermaphroditiques protogynes. Chez les Labroïdes, la manifestation de cet hermaphrodisme protogyne prend cependant des formes très diverses qui nous obligent ici à définir un certain nombre de concepts relatifs à la biologie de la reproduction et à l'hermaphrodisme chez les Labroïdes.

1) Définition de quelques concepts relatifs à la biologie de la reproduction des Labroïdes (nous basons ces définitions sur la mise au point terminologique réalisée par WARNER et ROBERTSON, 1978)

a) mâles primaires, mâles secondaires ; monoandrie, diandrie

Les travaux de REINBOTH sur les Labridés l'ont conduit à découvrir qu'il existe deux types de mâles chez ces derniers : ceux qui sont nés comme tels et que l'on nomme mâles primaires et ceux qui résultent du changement de sexe des femelles et que l'on nomme mâle secondaires.

Chez la plupart des espèces, l'inversion sexuelle qui permet la formation de mâles secondaires se produit chez des femelles qui ont été capturées auparavant. On nomme ces mâles "mâles secondaires postmatures". Cependant, les travaux de CHOAT et ROBERTSON (1975) ont montré que chez certains Scaridés, l'inversion sexuelle pouvait être précoce et se produire systématiquement chez des femelles juvéniles avant leur maturité sexuelle. On qualifie alors ces mâles de "mâles secondaires prématures". Lorsqu'une espèce possède à la fois des mâles primaires et des mâles secondaires, c'est-à-dire deux types de mâles, on dit que l'espèce est diandrique. Cependant, chez certaines espèces, les mâles primaires n'existent pas ; on dit alors que l'espèce est monoandrique et que la protogynie est stricte. Rappelons que les espèces qui n'ont que des mâles primaires (pas de mâles secondaires et donc pas d'hermaphrodisme) sont dites gonochoriques.

Chez les espèces diandriques, les proportions entre mâles primaires et mâles secondaires varient considérablement suivant l'espèce et parfois suivant les populations d'une même espèce (WARNER et HOFFMAN, 1980 ; WARNER et ROBERTSON, 1978 ; WARNER, 1982).

b) femelles primaires, femelles hermaphrodites

Chez certaines espèces, un certain nombre de femelles ne changent jamais de sexe. On les appelle femelles primaires par analogie avec les mâles primaires. Les femelles qui changent de sexe sont dites femelles hermaphrodites.

c) individus initiaux, individus terminaux, monochromatisme, dichromatisme

Chez les Labroïdes, l'inversion sexuelle est souvent liée à un changement de patron de coloration. Cependant, chez de nombreuses espèces, le synchronisme entre le changement de coloration et l'inversion sexuelle n'est pas parfait. Chez certains Scaridés, les deux phénomènes peuvent être complètement séparés.

Lorsqu'un Labroïde présente deux patrons de coloration, on dit que l'espèce est dichromatique. Généralement, le patron de coloration des individus les plus jeunes est terne et porte le nom de phase colorée initiale (ce sont des "individus initiaux"). Cette phase colorée est composée de femelles, de mâles primaires et parfois de mâles secondaires (s'il n'y a pas synchronisation entre inversion sexuelle et changement de patron de coloration). Le deuxième patron de coloration qui correspond à des individus plus âgés est brillamment coloré et porte

le nom de phase colorée terminale (on parle alors d'individus terminaux). Cette phase colorée correspond toujours à des mâles (mâles primaires âgés et mâles secondaires).

Le dichromatisme est dit complet, si au moins une partie des éléments colorés du patron de coloration terminal ne se retrouve pas dans le patron de coloration initial. Le dichromatisme est partiel, si le patron de coloration terminal se développe à partir des éléments colorés de la livrée initiale.

Le dichromatisme est temporaire chez les espèces dont les individus terminaux peuvent réacquérir le patron de coloration initial. Il est permanent si la livrée terminale est définitive. On parle de patron de coloration intermédiaire pour définir les individus en train d'acquérir un patron de coloration terminal sans avoir complètement perdu les caractères de la livrée initiale.

Malgré l'existence d'inversion sexuelle protogyne, certaines espèces n'ont qu'un seul patron de coloration durant toute leur vie. Ces espèces sont alors dites monochromatiques.

d) Patron de sexualité

Dans la population d'une espèce, la répartition des différentes catégories d'individus que nous avons définies dans les points (a), (b) et (c) précédents porte le nom de patron de sexualité. Ce patron de sexualité peut parfois varier suivant les populations d'une même espèce. Le patron de sexualité local ne concerne que des données relatives à une population locale et peut différer du patron de sexualité de l'espèce qui résulte des données provenant de nombreuses populations

2) Diversité de l'expression de l'hermaphroditisme protogyne chez les Labroïdes

On peut présenter les patrons de sexualité des Labroïdes par les quelques caractéristiques suivantes :

- Chez les Labridés, la majorité des espèces sont diandriques, mais la monoandrie n'est pas rare. Chez les Scaridés, on trouve en proportions égales des espèces monoandriques et des espèces diandriques.
- Chez les Labroïdes, la diandrie semble associée à des systèmes sociaux moyennement ou peu organisés. Ces espèces, qui ont un système social moyennement ou peu organisé, sont souvent dichromatiques.
- Chez les Labroïdes, la monoandrie est souvent associée à un système social très organisé. Chez les Labridés, les espèces monoandriques sont souvent monochromatiques ; chez les Scaridés, elles sont le plus souvent dichromatiques.
- Les mâles secondaires prématures ne semblent pas exister chez les Labridés. Ils sont fréquents chez les Scaridés. Souvent les espèces ayant des mâles secondaires prématures sont monoandriques et, dans ce cas, les mâles jouent le rôle fonctionnel de mâles primaires. On peut considérer que ces poissons hermaphrodites à mâles secondaires prématures sont revenus secondairement à une situation de gonochorisme appelée gonochorisme secondaire.

- Le sex ratio des espèces hermaphrodites est "biaisé" vers les femelles.
- Chez les Labroïdes, l'absence d'hermaphrodisme (gonochorisme vrai) semble rare.

3) Aspect anatomique de l'inversion sexuelle protogyne chez les Labroïdes

REINBOTH (1962, 1975), grâce à ses études histologiques de la gonade des Labridés, décrit en détail les différentes étapes de la transformation de l'ovaire en testicule. En particulier, il met en évidence les caractéristiques qui différencient le testicule des mâles primaires de celui des mâles secondaires. Ainsi, il a permis à beaucoup de scientifiques de décrire le patron de sexualité de nombreux autres Labroïdes.

a) Etapes de la transformation de l'ovaire en testicule chez les Labroïdes

La gonade des femelles de Labroïdes hermaphrodites ne possède pas, comme chez d'autres poissons (Sparidés, Emmelichtiidés : REINBOTH, 1975), de tissus mâles en état de latence qui cotoient les tissus femelles actifs durant cette phase de la vie. L'ovaire de Labroïdes hermaphrodite est totalement femelle et ne montre pas d'indice d'un futur tissu testiculaire. L'inversion sexuelle se produit par dégénérescence complète du tissu ovarien et envahissement de l'ovaire par le tissu testiculaire. L'origine de ce tissu testiculaire est mal connue. Chez Coris julis (REINBOTH, 1962), les spermatogonies se différencieraient à partir de bourgeons qui se forment au niveau de la paroi de l'ovaire et envahiraient de manière centripète les tissus ovariens en dégénérescence. Chez d'autres Labroïdes, les spermatogonies seraient formées à partir de cellules indifférenciées se situant au sein même du tissu ovarien (ou même peut-être à partir d'ovogonie différenciée ?). Dans le premier cas, le testicule ne conserve pas la structure lamellaire de l'ancien ovaire. Dans le second cas, la structure lamellaire est conservée dans le testicule secondaire.

b) Différence entre testicule primaire et testicule secondaire

L'origine du testicule secondaire est l'ensemble de l'ovaire lui-même. En conséquence, le testicule secondaire conserve de nombreux caractères morphologiques de l'ovaire. En particulier, comme pour l'ovaire, la section transversale du testicule secondaire est arrondie (sauf chez les individus dont l'inversion sexuelle est ancienne), la cavité ovarienne de l'ovaire est maintenue. Par ailleurs, l'évacuation des produits sexuels du testicule secondaire ne s'effectue pas par la lumière de l'ovaire puis l'oviducte, mais par des spermiductes qui se creusent secondairement tout autour de la gonade dans la paroi de celle-ci. La structure de la gonade primaire est fondamentalement différente. La section transversale est généralement triangulaire ; il n'y a pas de cavité au centre ni de structure lamellaire et les produits sexuels sont évacués par un spermiducte creusé dans la région ventrale de la gonade.

Les différences entre testicule primaire et testicule secondaire permettent, lors de l'analyse histologique des gonades de Labroïdes, de tirer deux conclusions essentielles concernant l'espèce que

l'on étudie :

- L'existence de testicule secondaire prouve que l'espèce est hermaphrodite, même si l'on n'a pas observé l'inversion sexuelle elle-même. L'observation de l'inversion sexuelle est, en effet, beaucoup plus difficile, puisqu'elle concerne un phénomène très limité dans le temps.
- Il est possible d'établir un patron de sexualité complet ; en effet, on peut déterminer sans ambiguïté les proportions entre mâles primaires, mâles secondaires et femelles.

4) Inversion sexuelle et classe d'âge ; durée de l'inversion sexuelle

a) Inversion sexuelle et classe d'âge

Outre la possibilité, chez différents Labroïdes, d'inversion sexuelle prémature et postmature, deux situations peuvent se présenter quant à l'âge auquel se produit l'inversion sexuelle :

- le cas assez général des Labridés est une inversion qui touche des femelles qui ont toutes approximativement le même âge et la même taille ;
- le cas notamment de certains Scaridés, où l'inversion sexuelle touche des femelles dont l'âge et la taille peuvent se situer dans une plage très large.

b) Durée de l'inversion sexuelle

On estime de manière générale que le processus d'inversion sexuelle dure en moyenne de quelques jours à quelques semaines (REINBOTH, 1962). Chez certaines espèces où l'inversion sexuelle est socialement contrôlée (harem de Labroides dimidiatus développé dans un exemple plus haut), la femelle la plus élevée dans la hiérarchie du harem* se comporte en mâle déjà une heure après la disparition du mâle titulaire (ROBERTSON et CHOAT, 1974). Il semble cependant que le comportement mâle nécessaire à la cohésion du harem apparaisse chez ces espèces bien avant que l'inversion sexuelle ne soit terminée.

5) Aspects hormonaux et génétiques de l'inversion sexuelle

a) Aspects hormonaux de l'inversion sexuelle protogyne

La théorie largement suivie admet que l'hypophyse, sous l'influence de facteurs internes et externes, agirait chez la femelle par voie hormonale sur l'équilibre naturel des hormones stéroïdes mâles et femelles en augmentant la proportion d'hormone stéroïde mâle. Cette augmentation provoquerait une régression massive des tissus germinaux femelles et donc une diminution des hormones stéroïdes femelles qu'ils produisent. Cette diminution lèverait une inhibition qui porte sur les futures cellules sexuelles mâles et la gamétogenèse mâle. Un tissu germinal mâle commencerait alors son développement (REINBOTH, 1962, 1975 ; CHAN, WAI-SUM et HUI, 1975). Cette théorie, développée notamment par analogie avec certains processus se produisant chez les invertébrés hermaphrodites (CHARNIAUX-COTTON, 1975), n'a cependant pas totalement été confirmée. Les seules expériences réalisées chez les Labridés sont

des injections d'hormone androgène (methyltestostérone, testostérone propionate) à des femelles. Dans tous les cas, ces injections ont provoqué d'abord une certaine régression des tissus germinaux femelles avant l'apparition et la croissance des tissus germinaux mâles (REINBOTH, 1975).

b) Aspects génétiques de l'inversion sexuelle protogyne

Chez les poissons, les chromosomes sexuels ne sont pas toujours hétéromorphiques et il semble bien qu'il y ait beaucoup de loci homologues entre ces derniers (OHNO, 1967 ; WARNER, 1978). On admet cependant qu'il y a hétérogamétie et, suivant l'espèce, c'est soit le mâle, soit la femelle, soit plus rarement les deux sexes qui sont hétérogamétiques (WARNER, 1978). De plus, il semble qu'une part importante du contrôle de la détermination du sexe est due aux autosomes (WARNER, 1978). Chez les poissons, la détermination génétique du sexe semble en conséquence peu poussée et certainement beaucoup moins marquée que chez les vertébrés supérieurs. Ainsi, la manifestation d'un sexe phénotypique fonctionnel différent du sexe génotypique serait assez aisée chez les poissons (REINBOTH, 1975 ; WARNER, 1978).

Il y a peu de travaux concernant la génétique des Labridés hermaphrodites protogynes. Dans un travail récent, DUCHAC, HUBER, MULLER et SENN (1982) ont décrit les karyotypes de Coris julis. Selon ces auteurs, on peut trouver trois karyotypes différents en examinant la paire de chromosomes 48. L'un correspond aux mâles primaires. Le deuxième est commun aux mâles secondaires et à une minorité de femelles. Le troisième correspond à la majorité des femelles. Bien que DUCHAC, HUBER, MULLER et SENN ne tirent aucune conclusion concernant le mécanisme génétique de l'inversion sexuelle, on peut penser, à l'examen de leurs données, que l'inversion sexuelle ne se produit que chez une minorité de femelles possédant dès la naissance un chromosome différent de tous ceux présents dans le karyotype des mâles primaires et de la majorité des femelles.

MEHL et REINBOTH (1975) arrivent à une conclusion très différente en mettant en évidence un granule de chromatine sexuelle dans le noyau en interphase des cellules hépatiques des mâles secondaires chez Coris julis. Or, ce granule n'existe pas chez les femelles. Selon ces deux auteurs, cette différence pourrait être due à l'activation d'un matériel génétique qui était inhibé avant l'inversion sexuelle.

Actuellement, on peut dire que les données génétiques concernant l'hermaphroditisme des Labridés sont trop fragmentaires pour permettre de comprendre les mécanismes génétiques réels de cet hermaphroditisme.

G. CONCLUSION

=====

L'analyse bibliographique, qui est à la base de ce premier chapitre, nous a appris que la presque totalité des travaux concernant l'éthologie, l'écologie et la physiologie de la reproduction des Labroïdes ont trait à des espèces tropicales pondeuses d'oeufs planctoniques. Plusieurs remarques s'imposent alors concernant les Labroïdes à oeufs démersaux.

- Les comportements de ces derniers sont mal connus. En effet, ils n'ont été véritablement abordés que par l'unique travail de pionnier, forcément incomplet, que réalisa FIEDLER (1964) et dont les données sont

souvent "biaisées" par la nécessité technique à cette époque d'observer davantage en aquarium qu'en milieu naturel.

- Il n'y a pas de recherche qui se soit attachée à décrire les systèmes sociaux et en particulier, les aspects sociaux de la reproduction des Labroïdes à oeufs démersaux.
- Certains travaux donnent des informations concernant l'écologie des Labroïdes à oeufs démersaux (QUIGNARD, 1966), mais aucun n'a réalisé de véritable pont entre les données éthologiques et les données écologiques connues.
- Si le patron de sexualité de certains Labridés à ponte démersale est bien connu (en particulier celui du genre Labrus), il demande à être précisé chez toutes les autres espèces. En particulier, la question : "les Symphodus sont-ils hermaphrodites ?" était posée.
- La Méditerranée est un point géographique privilégié puisque les Labridés à ponte démersale y cotoient dans les mêmes milieux littoraux quelques Labroïdes à ponte planctonique dont le représentant le plus commun est Coris julis. Or, l'écologie et l'éthologie de ce poisson étaient parfaitement méconnues.

Le travail exposé ci-après tente de combler les lacunes que nous venons de constater concernant l'écologie, l'éthologie et la physiologie de la reproduction des Labridés à pontes démersales. Un travail parallèle concernant Coris julis nous placera au centre du vaste courant de recherche qui a déjà touché les Labroïdes tropicaux. Il nous permettra, grâce à l'expérience de ce Labridé à ponte planctonique; d'intégrer nos résultats à l'ensemble du sous-ordre de Labroïdes.

CHAPITRE II

Étude in situ des comportements reproducteurs et sociaux des Labridés méditerranéens des genres *Symphodus* et *Coris*

INTRODUCTION

=====

Ce chapitre est consacré à notre description des comportements reproducteurs de 9 Labridés méditerranéens. Dans cet ensemble, 8 espèces sont pondeuses d'oeufs démersaux et appartiennent au genre *Symphodus* (= *Crenilabrus*). Une espèce pond des oeufs planctoniques (*Coris julis*). Ce chapitre débute par une description des méthodes qui nous ont permis d'acquérir les données qualitatives et quantitatives qui sont la base des éthogrammes présentés ci-après. Nous traiterons ensuite successivement les cas de chaque espèce avec plus ou moins de détails suivant, d'une part, l'importance que nous avons accordée à chaque espèce et, d'autre part, la quantité de données qu'il a été possible de récolter dans chaque cas.

Bien que nous ayons voulu être complet en abordant tous les aspects de l'éthologie de ces poissons, notre attention s'est surtout centrée sur les comportements reproducteurs et sociaux.

P R E M I È R E P A R T I E

METHODES UTILISEES POUR L'ACQUISITION DES DONNEES QUALITATIVES ET QUANTITATIVES CONCERNANT LES COMPORTEMENTS ETUDIES

Toutes les données et observations présentées ci-après ont été récoltées dans le milieu naturel des poissons. Nous avons utilisé un scaphandre autonome de plongée et nous avons toujours travaillé dans une zone entre la surface et au plus, -50 mètres. Les résultats présentés dans les chapitres qui suivent correspondent à un travail en immersion d'environ 800 heures.

A. SITUATION GEOGRAPHIQUE DE LA ZONE DE TRAVAIL

Nos observations ont été réalisées en Méditerranée, à partir de la Station de recherches sous-marines et océanographiques STARESO de l'Université de Liège installée dans la baie de la Revellata, à proximité de la ville de Calvi, en Corse (fig.3.1.).

B. ACQUISITION DES DONNEES QUALITATIVES

B.1. Approche naturaliste

La mise au point des éthogrammes a fait l'objet, pour chaque espèce, d'un très long travail d'approche naturaliste. En effet, nous pensons que l'analyse quantitative d'un comportement ne peut être bien menée que si l'éthologiste s'est réellement "imprégné" préalablement de l'animal qu'il étudie. Notre approche naturaliste des poissons a requis un temps considérable. Elle s'est révélée être la base et le complément nécessaires à l'approche quantitative.

B.2. Enregistrement des observations

Pour l'enregistrement des observations faites en plongée, nous avons eu recours à trois systèmes différents et complémentaires :

- L'écritoire sous-marin (voir description dans LEJEUNE, 1978). Peu encombrant et très efficace lorsqu'il ne s'agit pas de description extrêmement précise, nous l'avons essentiellement utilisé lors de plongées d'exploration.
- Le magnétophone sous-marin (voir description dans LEJEUNE, 1978). Plus encombrant que l'écritoire sous-marin, nous l'avons utilisé pour décrire très précisément des séquences comportementales que nous avons déjà observées et décrites grossièrement précédemment.
- Film et photographies. Pour analyser en détail certaines séquences comportementales rapides, nous avons eu recours à la prise de films super 8 et de photographies sous-marines 24X36.

B.3. Marquage des poissons

Pour avoir des informations concernant la stabilité d'un comportement et éviter ainsi les généralisations abusives, il est nécessaire de reconnaître des individus pendant des périodes assez longues.

Pour reconnaître les poissons, nous avons utilisé différentes techniques.

1) Marques naturelles

Les Labridés sont des poissons très colorés et il n'est pas rare de trouver un élément du patron de coloration dont la forme varie individuellement (voir MICHEL, HELAS, DALIMIER et VOSS, 1983). La composition de tables de reconnaissance individuelle sur un écritoire sous-marin nous a permis de suivre des individus de plusieurs espèces durant

quelques mois (tableau 2.1, A). Nous avons utilisé ce moyen pour reconnaître surtout les individus terminaux* dont les éléments colorés sont très bien marqués. L'avantage de cette technique est d'éviter le traumatisme d'une capture et d'un marquage. Le désavantage réside dans l'impossibilité de reconnaître l'individu à distance (exception faite des marques naturelles particulièrement claires chez Coris julis). Ce moyen

Tableau 2.1. Types de marquages utilisés. A : marquage naturel ; B : marquage à l'aide de perle colorée ; C : marquage par injection sous-cutanée de colorant ; D : marquage par "mutilation".

Espèce	Catégorie d'individus	Type de marquage
<u>Symphodus ocellatus</u>	initiaux	C
	terminaux	C
<u>Symphodus roissali</u>	initiaux	A + D
	terminaux	A + C
<u>Symphodus cinereus</u>	initiaux	-
	terminaux	A
<u>Symphodus rostratus</u>	mâles	A
	femelles	A
<u>Symphodus mediterraneus</u>	initiaux	D
	terminaux	A
<u>Symphodus doderteini</u>	mâles	A
	femelles	A
<u>Symphodus melanocercus</u>	mâles	A + D
	femelles	A + D
<u>Symphodus tinca</u>	terminaux	B + A
	initiaux	B + C
<u>Coris julis</u>	Terminaux	A
	initiaux	C

s'est donc révélé particulièrement efficace pour les mâles nidificateurs très colorés et que l'on peut observer de très près.

Outre les marques naturelles que nous venons de décrire, nous avons fréquemment saisi l'opportunité de marques naturelles occasionnelles comme une particularité physique quelconque ou une cicatrice bien visible. Ce type de marquage naturel a l'avantage d'être fréquent et extrêmement durable. Ainsi, par exemple, nous avons suivi un Symphodus cinereus nidificateur durant trois années successives.

2) Marquage artificiel

Nous avons appliqué différentes techniques suivant le type de poisson à marquer.

a) Marquage à l'aide de perles (tableau 2.1, B)

Ce marquage consiste à accrocher à l'individu une petite perle colorée à l'aide d'un fin fil d'acier inoxydable (0,2 mm de diamètre) que l'on passe au travers de la masse musculaire dorsale à l'aide d'une aiguille de seringue. Ce type de marquage, qui permet d'identifier le poisson de très loin, a cependant le désavantage d'occasionner un traumatisme important et durable, surtout chez les petits poissons. Nous avons utilisé cette technique uniquement chez Symphodus tinca. En effet, le caractère craintif des grands spécimens de cette espèce, qui peut atteindre 30 cm de long, nécessite un marquage reconnaissable à distance. Par ailleurs, la taille imposante des grands Symphodus tinca limite considérablement l'importance du traumatisme. Chaque fois que nous avons appliqué cette technique à des poissons plus petits comme le recommande FIELDER (1964), ceux-ci ont manifesté longtemps des troubles importants.

b) Marquage par injection sous-cutanée de colorant (tableau 2.1, C)

Cette technique consiste à injecter sous une écaille un colorant non-toxique qui produit une tache reconnaissable, de la taille de cette écaille. Plusieurs injections en différents points du corps du poisson permettent de composer un marquage très varié qui traumatise peu l'animal. Nous avons utilisé des peintures acryliques (selon une méthode décrite par THRESCHER, 1978) et du bleu alcyan (selon une méthode de WIRTZ, communication personnelle). Les peintures acryliques ont l'avantage de présenter un large éventail de colorations possibles et donc d'être visibles, quelle que soit la coloration naturelle du poisson. Elles ont le désavantage de devenir peu visibles après quelques mois. Le bleu alcyan ne peut être utilisé que chez des poissons dont la couleur contraste avec le bleu. Il a l'avantage de rester visible très longtemps (souvent plus d'un an chez les Labridés).

c) Marquage par "mutilation" (tableau 2.1, D)

Ce marquage consiste à prélever quelques écailles en un point précis du corps de l'animal, afin de créer une petite blessure qui est désinfectée à l'aide de mercurochrome. Une fois l'animal dans son milieu naturel, la blessure se referme vite, mais la cicatrice reste visible

très longtemps. Ainsi, nous avons suivi un Symphodus melanocercus durant plus d'un an.

3) Capture des poissons vivants

Nous avons capturé les grands Labridés (Symphodus tinca) à l'aide de filets dormants immergés au crépuscule. Les petits Labridés ont été capturés, soit à l'aide de pièges appâtés avec des oursins et manipulés depuis la surface (Nasse-Girellier), soit à l'aide d'une épui-sette manipulée en plongée, soit avec un filet cylindrique qui se replie sur le fond et est relevé par le plongeur lorsque le poisson tente de manger l'appât placé en son centre.

Dans tous les cas, le poisson est marqué aussitôt après sa capture, sans anesthésie. Il est remis à la mer, quelques minutes après, à l'endroit précis où il a été pris.

C. ACQUISITION DES DONNEES QUANTITATIVES

C.1. Mesure des déplacements

La longueur et le type de déplacement sont des données importantes en écoéthologie. Pour obtenir des mesures précises de ce déplacement, nous avons conçu une carte de notre zone de travail à partir de relevés sous-marins et de photos aériennes. Cette carte couvre une zone côtière de 500 mètres entre la surface et environ 15 mètres de profondeur. Notre carte mentionne la position d'un réseau dense de points correspondant à des repères naturels (rochers typiques, limites d'herbiers, chenaux intermattes, ...) et artificiels (instrumentation de STARESO, lignes sous-marines, petits flotteurs, ...). C'est ainsi que nous avons pu tracer en plongée le trajet du poisson par rapport aux points de repère. Le déplacement du poisson est alors mesuré ultérieurement sur la carte.

C.2. Mesure des surfaces territoriales et du domaine vital. Estimation de la sédentarité.

1) Mesure des surfaces territoriales

Lorsqu'ils sont sexuellement actifs, les Labridés mâles défendent un territoire. Les limites de celui-ci sont cependant rarement bien définies et fluctuent souvent.

Nous avons mis au point deux méthodes pour estimer la taille du territoire des Labridés. La première consiste à suivre le propriétaire du territoire dans tous ses déplacements. On note alors l'ampleur des déplacements, la position des combats territoriaux, et on dispose sur les limites territoriales estimées de la sorte, une série de petits flotteurs lestés. Lors d'observations successives, on corrige son estimation en déplaçant les flotteurs jusqu'à ce que la surface comprise par ceux-ci contienne tous les déplacements du poisson au cours desquels ses combats ont été victorieux. La taille du territoire est alors directement mesurée en plongée à l'aide d'un décimètre et d'une boussole (pour avoir l'orientation des côtés).

Cette méthode a l'avantage de pouvoir être utilisée sur toutes les surfaces et notamment sur des fonds uniformes où il n'y a pas de points de repère (herbier, fonds sableux). Elle est très précise, mais demande un travail de très longue haleine.

Nous avons développé une autre technique pour mesurer des territoires à grande profondeur, où il est impossible d'effectuer des observations de longue durée. Cette méthode consiste à tracer le déplacement du poisson ainsi que la position de ses combats territoriaux sur une feuille plastique transparente qui couvre le relevé cartographique du point que l'on étudie (celui-ci est lui-même dessiné sur un écritoire sous-marin). Au cours de plongées successives, on remplit ainsi plusieurs feuilles transparentes dont la superposition donnera une image du territoire. Cette méthode est nettement moins précise que la précédente. Elle ne peut s'utiliser que sur un terrain où les points de repère sont nombreux. Elle a l'avantage d'être rapide et réalisable dans les limites de temps imposées par la plongée profonde.

2) Mesure du domaine vital. Estimation de la sédentarité.

On réalise ces deux mesures en notant sur une carte, le plus souvent possible et pendant de longues périodes, la position de divers individus marqués. Le regroupement des différents points correspondant à un individu permet d'estimer l'importance de son sédentarisme et la taille de son domaine vital.

C.3. Mesure de la fréquence et de la durée des comportements ; mesure de la durée des activités.

Nous avons mesuré la fréquence et la durée des comportements à l'aide d'un magnétophone étanche qui enregistre en continu la description des comportements du poisson. En analysant l'enregistrement, on peut, par comptage, obtenir une mesure de la fréquence des comportements, alors que le temps de défilement de la bande magnétique est une mesure de la durée des comportements. Fréquemment, plutôt que de mesurer séparément la durée de chaque comportement, nous avons préféré porter notre attention sur la durée d'une activité, c'est-à-dire un ensemble de comportements qui concourent à la même réalisation (activité alimentaire, activité de construction, etc). Ces mesures nous paraissent importantes car elles sont un reflet de l'énergie qu'a investi l'animal dans chaque activité.

La mesure de la durée d'une activité est délicate car elle exige que l'observateur soit capable de replacer chaque comportement dans une activité précise au moment de l'enregistrement sur le terrain. Pour cela, il doit avoir acquis une grande habitude du poisson qu'il étudie. Cette remarque souligne l'importance de la démarche que nous avons suivie : d'abord une longue approche naturaliste, ensuite un travail de mesure quantitative.

ETUDE DES COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS ET SOCIAUX DES LABRIDES MEDITERRANEENS DU GENRE Symphodus

A. Symphodus roissali (Risso, 1810) (= Crenilabrus quinquemaculatus)

A.1. Présentation générale

Symphodus roissali est un petit crénilabre méditerranéen dont la taille maximum n'excède pas 14 centimètres. On le rencontre généralement sur des fonds rocheux très peu profonds. Il recherche souvent sa nourriture dans les champs de cystoseires à moins d'un mètre de la surface où il parvient à se déplacer dans les brisants. QUIGNARD (1966) étudie ses caractéristiques méristiques. FIEDLER (1964) compose pour cette espèce un éthogramme assez précis. HELAS, LEJEUNE, MICHEL et VOSS (1982) décrivent les patrons de coloration de cette espèce.

Symphodus roissali est une espèce qui présente un dichromatisme non permanent*. Pendant la reproduction, on distingue deux phases colorées bien différentes :

- phase initiale* : elle est composée de jeunes mâles et de femelles. La couleur de base des flancs est beige, alors que la région ventrale est plus argentée. Chaque écaille est en partie colorée par du brun très foncé dont l'intensité varie suivant la position de l'écaille sur les flancs et le ventre du poisson. L'animal a ainsi un aspect maculé. Le poisson peut jouer sur l'intensité du brun des écailles en différents points de son corps. Ainsi, il peut faire apparaître deux lignes longitudinales brunes notamment lorsqu'il est en état de soumission. La gorge est argentée et les joues présentent des lignes obliques noires (ces lignes n'existent pas chez les individus initiaux non sexuellement actifs). L'opercule porte un petit ocelle brun orangé au-dessus des nageoires pectorales. Les individus initiaux portent une papille génitale bleu ciel.

Il est possible de distinguer morphologiquement les mâles des femelles de la phase initiale. En effet, l'ocelle operculaire des mâles est plus grand et plus coloré, alors que la papille génitale est beaucoup plus petite sous un ventre beaucoup moins rebondi. Pendant les mois de repos sexuel, les deux sexes sont rigoureusement identiques.

- phase terminale* : elle est composée uniquement de mâles. Le corps est vivement coloré. Sur fond vert ou gris bleuté, les flancs et le dos du poisson sont maculés de taches brunes ou rougeâtres ; le ventre est plus clair, blanchâtre ou jaune doré ; la gorge et les côtés de la tête sont parcourus par des bandes vertes et rouge foncé alternantes. Derrière l'oeil, sur l'opercule, il y a un ocelle rouge brun bien marqué. L'oeil, noir, est entouré d'un cercle vermillon très caractéristique, lui-même cerclé de jaune. La nageoire dorsale porte cinq taches brun orangé dont les deux postérieures sont très colorées et parfaitement ovoïdes. Malgré une coloration très brillante, cette livrée est

étonnamment homochrome avec le couvert de *Cystoseires* des eaux superficielles, où nidifie *Symphodus roissali*. Pendant les mois de repos sexuel, les individus terminaux sont beaucoup plus ternes et ressemblent aux individus initiaux.

A.2. Comportement des mâles terminaux

1) Comportement agonistique

Durant tout l'hiver, les mâles terminaux recherchent leur nourriture isolément et il n'y a pas d'interaction entre les différents individus. A la fin du mois de février, les mâles terminaux acquièrent une coloration beaucoup plus "brillante" et ils se maintiennent dans la zone où auront lieu les nidifications. Chaque mâle terminal se trouve alors périodiquement engagé dans les combats qui peuvent être violents. Ces combats ne sont pas réguliers et chaque mâle terminal changera souvent de place jusqu'à ce qu'il puisse installer sa dominance sur un site de nidification.

La séquence complète du combat entre deux mâles terminaux se déroule comme suit : en s'approchant l'un de l'autre, les deux adversaires déploient leurs nageoires impaires et abaissent le plancher buccal. Cette approche est lente et peut conduire à deux réactions différentes : soit les deux poissons se placent tête-bêche, parallèlement, à quelques centimètres l'un de l'autre et entament une parade latérale tournante et ascendante dans la colonne d'eau (figure 2.1, A) ; soit ils se placent tous les deux dans la même direction et réalisent une parade latérale rectiligne (figure 2.1, B).

Si le combat se prolonge, il se poursuit par des attaques physiques. L'un des deux poissons tente de mordre le flanc ou de saisir l'opercule de l'adversaire. Il s'ensuit une mêlée désordonnée où chacun essaie de mordre l'adversaire tout en évitant ses coups. Si les protagonistes se retrouvent face à face, ils se heurtent brièvement en se prenant par la bouche. Souvent, un des poissons s'écarte comme pour fuir, mais

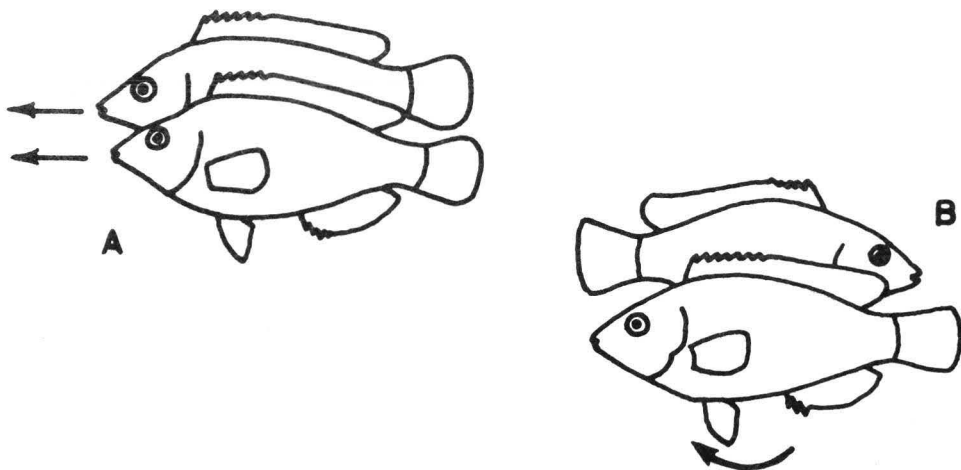


Figure 2.1. : *Symphodus roissali* (mâles terminaux). Comportements agonistiques. A : parade latérale tournante et ascendante ; B : parade latérale rectiligne.

réattaque lorsque l'adversaire s'est retourné. Le combat prend fin lorsqu'un des deux poissons prend la fuite très rapidement.

La séquence idéale que nous venons de décrire est rarement aussi complète dans la réalité. Une simple parade latérale suivie d'une prise de bouche constitue la majorité des combats. Même durant la phase d'installation territoriale, ces combats sont peu fréquents et l'animal peut sans problème continuer à s'alimenter pendant la majeure partie du temps. Il est curieux de constater que les comportements agonistiques apparaissent bien avant que le mâle ne s'installe sur son premier site de nidification et qu'ultérieurement, durant la période de reproduction, il changera plusieurs fois de site de nidification sans combats.

2) Aspect cyclique du comportement nidificateur

Le comportement de nidification de *Symphodus roissali* est cyclique. Le nid est façonné durant une première période que nous appellerons phase de construction. Au cours d'une seconde appelée "phase d'activité sexuelle", les femelles viennent visiter le nid et y déposer leurs oeufs. La troisième phase d'un cycle de nidification ("phase de ventilation") est consacrée essentiellement aux soins parentaux.

La figure 2.2 prouve et illustre l'aspect cyclique du comportement nidificateur de *Symphodus roissali*. Elle montre que chaque phase est caractérisée par un mélange d'activités diverses dont une prédomine :

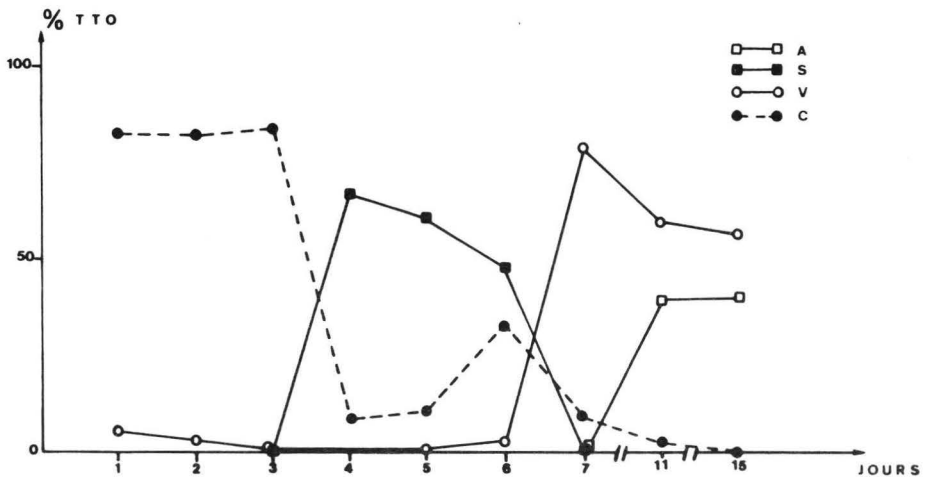


Figure 2.2 : *Symphodus roissali*. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le mâle terminal à chaque activité (1) pendant un cycle de nidification d'un mâle terminal. Moyennes entre une observation de 60 min. le matin et une de 60 min. l'après-midi. Carré vide : activité alimentaire (A), carré plein = activité sexuelle (S), cercle vide = activité ventilatoire (V), cercle plein = activité de construction (C). Phase de construction = jour 1 à 3, phase d'activité sexuelle = jour 4 à 6, phase de ventilation = jour 7 à 15.

- (1) La mesure de la durée d'une activité inclut la durée du comportement lui-même plus la durée des déplacements et la durée des comportements exploratoires éventuellement liés à ce comportement (remarque valable pour toutes les mesures qui suivent).

la construction pour la première phase, l'activité sexuelle pour la deuxième, les soins parentaux pour la troisième.

3) Durée et synchronisation des cycles de reproduction

Le début de la période de reproduction se produit par un démarrage explosif. En deux jours, tous les mâles terminaux prêts à se reproduire débutent leur premier cycle de reproduction (fig. 2.3). Nous avons observé un tel démarrage synchronisé le 24 mars 1979, le 13 mars 1980 et le 15 mars 1982 (nous n'étions pas présent dans notre zone de travail en mars 1981).

Les durées des différentes phases ainsi que la durée totale du cycle varient chez les différents mâles terminaux (tableau 2.2). Les phases de construction et d'activité sexuelle sont courtes. La phase de ventilation est plus longue et varie beaucoup. Les mâles terminaux ayant fini un premier cycle sont inactifs un certain temps avant de reconstruire un nouveau nid. Cette phase inactive est très variable individuellement. La construction des nouveaux nids marque le début d'une seconde vague de reproduction qui apparaît environ 5 à 6 semaines après la première (figure 2.4).

La plupart des mâles terminaux bouclent plusieurs cycles de nidification au cours de la période de reproduction. Parmi 12 mâles terminaux marqués, un a effectué un cycle, 7 ont bouclé 2 cycles et 4 ont effectué 3 cycles. A la fin de la période de reproduction, il n'y a plus de synchronisation entre les mâles terminaux.

Au cours des cycles successifs, les mâles terminaux construisent leurs nids à des distances très variées du précédent. Certains mâles restent presque à la même place et refabriquent un nid à 2 ou 3 mètres du précédent. Généralement, ils utilisent une partie des matériaux de l'ancien nid pour élaborer le nouveau. D'autres mâles se déplacent plus et, suivant les circonstances, ils peuvent construire le nouveau nid très loin du précédent (plus de 20m, distance moyenne entre 2 nids successifs : $10.3 \pm 9.3m$, $n=11$). La construction d'un nouveau nid, même proche du précédent, implique de nouvelles relations avec les mâles terminaux voisins. Il est étonnant de constater que ces nouvelles relations s'établissent pratiquement sans heurts.

Tableau 2.2. Symphodus roissali : durée moyenne + 1 écart-type, durée minimum et maximum (en jours) des différentes phases du cycle de nidification des mâles terminaux (n=18).

Phases	Longueur moyenne	Minimum	Maximum
Construction	2.4 ± 0.8	1	4
Activité sexuelle	2.4 ± 0.8	2	4
Ventilation	10.6 ± 2.5	6	14
Cycle total	15.6 ± 2.5	11	19

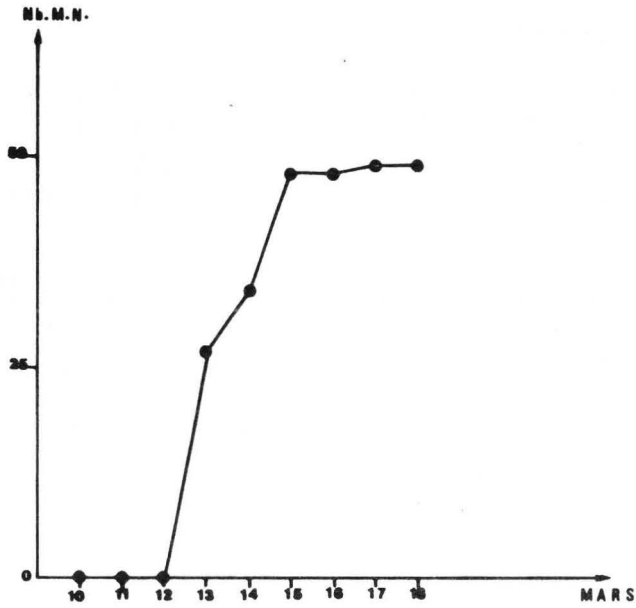


Figure 2.3 : *Symphodus roissali*. Nombre de mâles terminaux construisant un nid (Nb. M.N.) le long du même transect de 300 mètres. Observation quotidienne (mars 1980).

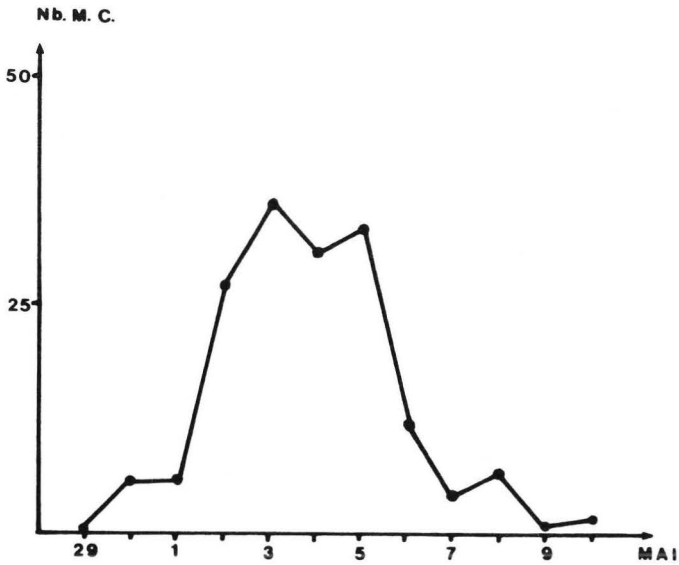


Figure 2.4 : *Symphodus roissali*. Nombre de mâles terminaux construisant un nid (Nb. M.C.) le long du même transect de 300 mètres : observation quotidienne (avril-mai 1982).

4) Phase de construction

Pour construire son nid, le mâle terminal va consacrer tout son temps à effectuer la navette entre son site de nidification et les points où il prélève les matériaux du nid. Symphodus roissali prélève souvent les matériaux de son nid à quelques mètres du site de nidification. Cependant, il n'est pas rare qu'il recherche les matériaux à plus de dix mètres du nid en construction.

Nous avons mesuré les activités de Symphodus roissali lors de la phase de construction (figure 2.5). La figure montre que l'activité du poisson est centrée sur la construction. Il n'y a pratiquement pas d'activité sexuelle et jamais de ponte. Les interactions agonistiques entre mâles sont peu fréquentes et correspondent à quelques oppositions territoriales (interaction entre mâles terminaux) et au rejet des mâles initiaux qui s'approchent trop du nid. Le mâle terminal repousse toutes

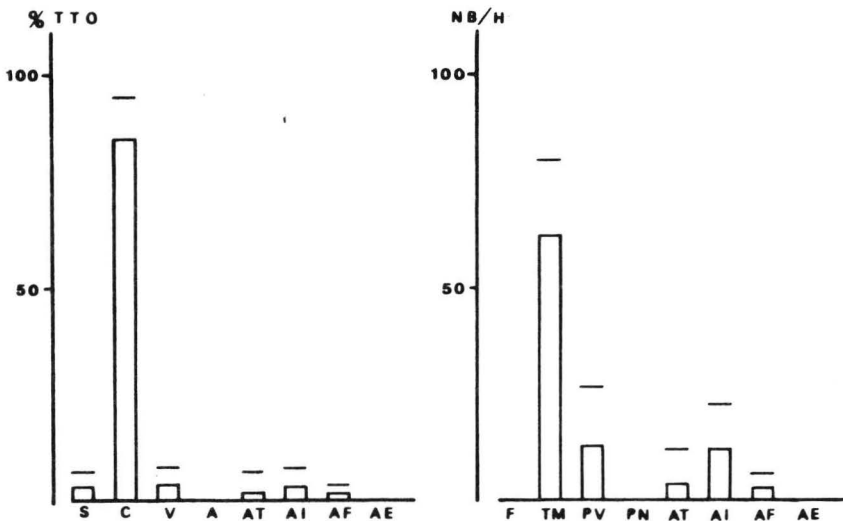


Figure 2.5 : Symphodus roissali. Mâles terminaux en phase de construction pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) que le poisson consacre à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min. (n=7).

- S = activité sexuelle
- C = activité de construction
- V = activité de ventilation
- A = activité alimentaire
- AT = agression mâle terminal - mâle terminal
- AI = agression mâle terminal - mâle initial
- AF = agression mâle terminal - femelle
- AE = agression mâle terminal - autre espèce
- F = fécondation
- TM = transport de matériaux
- PV = période ventilatoire
- PN = prise de nourriture

La barrette représente + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

Les femelles qui tentent de s'approcher du nid. Cependant, les femelles qui visitent le mâle constructeur sont rares, ce qui explique le faible nombre d'interactions agonistiques intersexuelles. L'agression interspécifique est pratiquement nulle. La figure 2.5 montre que, dès la phase de construction, le mâle terminal ne s'alimente plus et qu'il ventile déjà son nid fréquemment, mais pendant des périodes très courtes.

Le nid de Symphodus roissali est constitué pour l'essentiel d'algues que le mâle terminal arrache, puis transporte dans sa bouche jusqu'au site de nidification. Il accumule les algues au niveau d'une dépression ou une crevasse du substrat rocheux. Pourvu que la conformation du sol permette d'accumuler des algues, le mâle terminal placera son nid aussi bien sur des surfaces horizontales que sur des surfaces inclinées (parfois presque jusqu'à la verticale). Lorsqu'il arrive au nid avec de nouvelles algues en bouche, le poisson les enchevêtre avec les précédentes à l'aide de quelques coups de queue accompagnés de mouvements saccadés de la tête (le poisson est souvent placé presque perpendiculairement au plan du nid). Il consolide ensuite sa construction à l'aide de quelques coups de "museau". Durant la phase de construction, le mâle terminal utilise essentiellement comme matériaux, des touffes épaisses de Cystoseira balearica. Il prélève en quantité moindre Dyctyopteris membranacea, Jania rubens, Halopteris pilicina, Stypocaulon scoparium (1).

Au début de la phase de reproduction, le nid a l'aspect d'une coupe épaisse, d'une quinzaine de centimètres de diamètre, dont l'un des bords est plus relevé, car le mâle accumule plus d'algues du côté opposé à la trajectoire qu'il suit habituellement pour entrer dans le nid.

5) Phase de reproduction

Lorsque le nid est prêt, le mâle attire les femelles en effectuant une parade sexuelle. Chaque fois qu'une femelle passe à proximité, il nage très vite vers elle, la contourne de près, puis revient au nid. Durant cette très courte parade, le poisson nage en forçant le mouvement ondulatoire des parties postérieures du corps.

L'exhibition de cette parade sexuelle est en fait très rare. En effet, les femelles se présentent presque toujours spontanément au nid d'un mâle terminal qui a fini sa construction. Le mâle attend la femelle légèrement au-dessus du nid, la tête orientée vers le bord le plus relevé du nid (figure 2.6). La femelle s'approche du mâle terminal en se présentant latéralement avec le corps fortement courbé. Le ventre et la papille génitale colorée sont bien exhibées (figure 2.6). Le mâle quitte le nid, la femelle y pénètre, puis le mâle vient se placer derrière elle. Elle frappe alors de son ventre le fond du nid (figure 2.7). Elle est immédiatement suivie par le mâle qui, dans le même mouvement, féconde les oeufs qui viennent d'être déposés. Après un bref mouvement tournant, la femelle, toujours suivie par le mâle, répond de la même manière.

Plusieurs pontes et fécondations peuvent ainsi se succéder dans le mouvement tournant au-dessus du nid.

(1) Nous remercions le Professeur C.F. BOUDOURESQUE (Université de Marseille) pour les identifications.

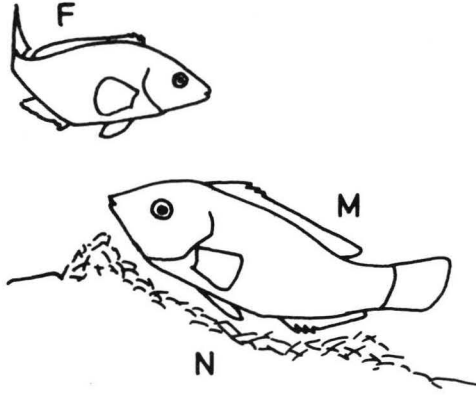


Figure 2.6 : Symphodus roissali. Attitude d'une femelle qui s'approche d'un mâle sexuellement actif. M = mâle, F = femelle, N = nid (d'après photo sous-marine).

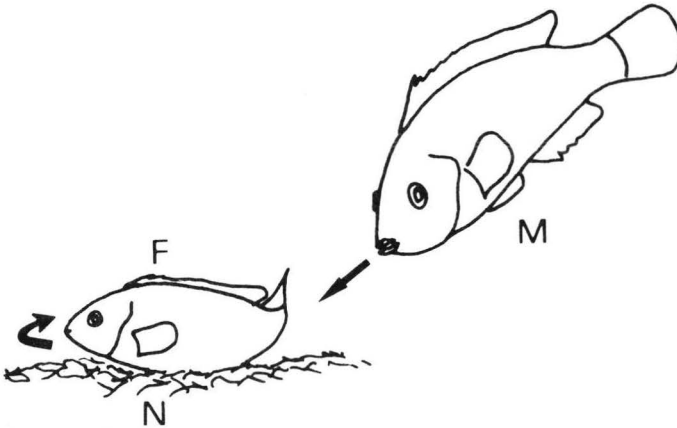


Figure 2.7 : Symphodus roissali. Mouvement tournant de la femelle (F) au moment de la ponte dans le nid (N). M = mâle (d'après photo sous-marine).

Souvent, plusieurs femelles se pressent à l'entrée du nid, en présentation latérale. Elles pondront successivement avec le mâle terminal. A côté des femelles, plusieurs mâles initiaux se maintiennent autour du nid et tentent constamment de s'approcher en exhibant le même comportement de présentation latérale que les femelles. Chaque fois qu'ils en ont la possibilité, ils plongent dans le nid, parfois à plusieurs et fécondent les oeufs de la dernière ponte en même temps que le mâle terminal ou juste après celui-ci. Le mâle terminal sort très fréquemment du nid pour agresser les mâles initiaux. Lorsque le nid est à l'apogée de son activité, les pontes se succèdent très rapidement et les occasions de fécondation pour les mâles initiaux sont nombreuses. Lorsqu'un nid est "très actif", il est parfois entouré par une dizaine d'individus femelles et mâles, les uns en quête de ponte, les autres recherchant les fécondations parasites*.

Symphodus roissali est sexuellement actif toute la journée, mais à intervalle variable, il repousse les femelles, éloigne les mâles initiaux et se met à recouvrir avec des algues les oeufs qui ont été déposés.

Ce comportement constructeur succède en un temps très court au comportement de parade et de ponte. Les couches successives d'algues qu'il construit ainsi augmentent considérablement le volume du nid. Pour recouvrir les oeufs et ainsi créer des lits de ponte successifs, il utilise essentiellement Cystoseira balearica. De temps à autre, il recrache sur le nid une "bouchée" de sable coquiller. La durée et le nombre des périodes de recouvrement des oeufs sont très variables. De plus, l'activité sexuelle des mâles terminaux est très variée. A certains moments, le nid est entouré de nombreuses femelles et les fréquences de ponte sont très élevées ; à d'autres moments, les femelles sont plus rares autour du nid et les pontes sont peu nombreuses.

Pour obtenir une information objective concernant l'activité moyenne d'un mâle terminal durant la deuxième phase du cycle de reproduction, nous avons mesuré la fréquence des comportements et la durée des activités de plusieurs mâles choisis au hasard, mais toujours dans la deuxième phase de leur cycle de nidification (figure 2.8). Cette figure montre que, en moyenne, trois activités prédominent sur toutes les autres dans la deuxième phase du cycle de reproduction : l'activité sexuelle est la plus importante et la fréquence de fécondation est élevée ; l'activité de construction occupe encore 20% du temps et correspond aux périodes de recouvrement des oeufs ; enfin, les agressions contre les mâles initiaux sont nombreuses et le mâle terminal y consacre beaucoup de temps. En fait, la fréquence de ces agressions est un reflet indirect du harcèlement continu qu'exercent les mâles initiaux sur les mâles terminaux.

Le succès d'un nid est très variable (1). Certains nids ne sont visités que rarement par les femelles alors que d'autres, parfois proches, sont constamment visités. La variabilité du succès d'un nid ne semble pas dépendre du mâle terminal car des mâles sans succès au cours d'un cycle de nidification ont parfois un succès énorme au cycle suivant (ou inversement). Il semble que les nids les plus visités sont les nids les moins dissimulés.

(1) Cette variabilité se reflète notamment au niveau des écarts-types des mesures de la figure 2.8.

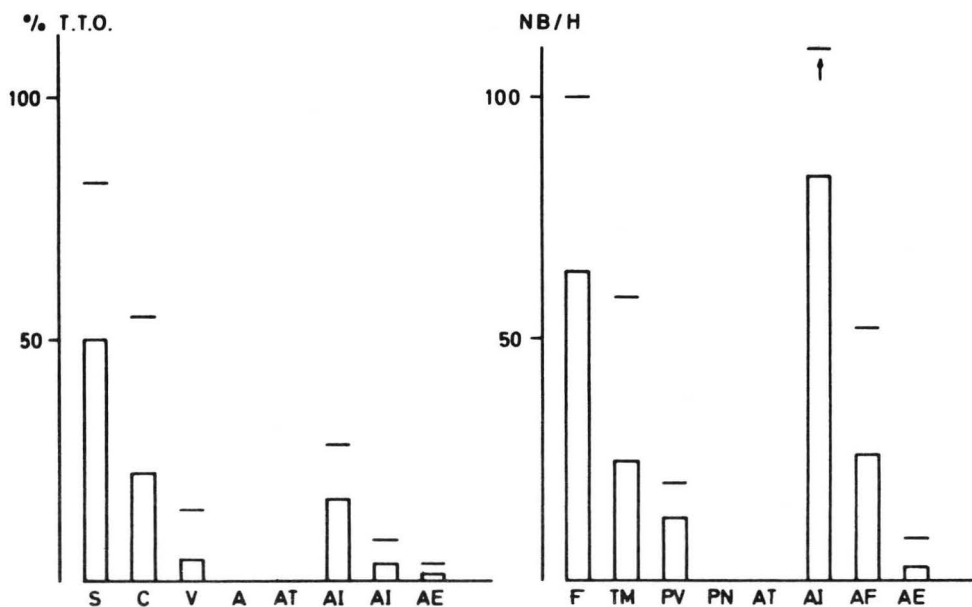


Figure 2.8 : *Symphodus roissali*. Mâles terminaux en phase d'activité sexuelle : pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) que le poisson consacre à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=9).

- S = activité sexuelle
- C = activité de construction
- V = activité de ventilation
- A = activité alimentaire
- AT = agression mâle terminal - mâle terminal
- AI = agression mâle terminal - mâle initial
- AF = agression mâle terminal - femelle
- AE = agression mâle terminal - autre espèce
- F = fécondation
- TM = transport de matériaux
- PV = période ventilatoire
- PN = prise de nourriture

La barrette représente + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

Enfin, il y a une corrélation positive entre le succès d'un nid (nombre de femelles qui visitent le nid) et le nombre de mâles initiaux qui gravitent autour (coefficient de corrélation = + 0.87 pour n = 19).

A la fin de la phase d'activité sexuelle, le mâle terminal modifie son comportement constructeur. Au lieu d'apporter du gros brin de *Cystoseira balearica*, il recouvre son nid avec des brins beaucoup plus petits de la même cystoseire mélangés avec une quantité importante d'algue rouge (*Jania corallina*, *Plerocladia*, etc.). La couche de protection ainsi formée a une texture beaucoup plus fine que les couches précédentes (figure 2.9). Le poisson ne recouvre pas la totalité de son nid avec cette couche de protection. Dans la région opposée au bord le plus élevé, la couche de base affleure sur une petite surface (figure 2.9). Le mâle terminal ventilerait les oeufs au-dessus de ce trou de ventilation.

A ce moment, le nid a pris des proportions considérables. Les dimensions moyennes sont : diamètre : 18.3 ± 3.3 cm, épaisseur : 8.1 ± 2.4 cm ; diamètre au trou de ventilation : 5.2 ± 1.5 (n=9).

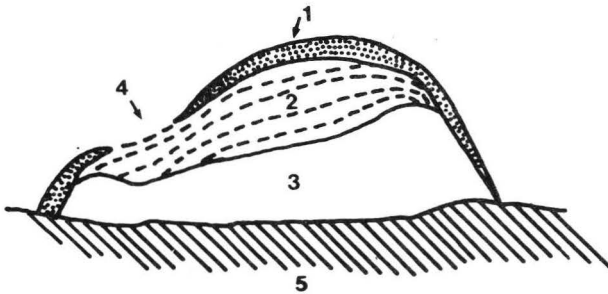


Figure 2.9 : *Symphodus roissali*. Structure du nid.

1. Couche de protection
2. Lits de ponte successifs
3. Couche de base
4. Trou de ventilation
5. Substrat rocheux.

6) Phase de ventilation

Au début de la phase de ventilation, le mâle repousse les femelles qui voudraient encore pondre dans le nid. Il va passer alors de longues périodes à ventiler les oeufs au-dessus du trou de ventilation (figure 2.10). La tête est toujours relevée et dirigée vers le bord le plus élevé du nid.

Le mâle terminal continue à avoir une activité de construction (figure 2.10). Il apporte encore des algues, étend la couche de protection et remet en place les algues déplacées par la houle. Rapidement, il quitte de temps en temps le nid pour se réalimenter. Au cours de la longue phase de ventilation, la fréquence des comportements constructeurs diminue, alors que les sorties pour rechercher de la nourriture sont de plus en plus nombreuses (figure 2.10).

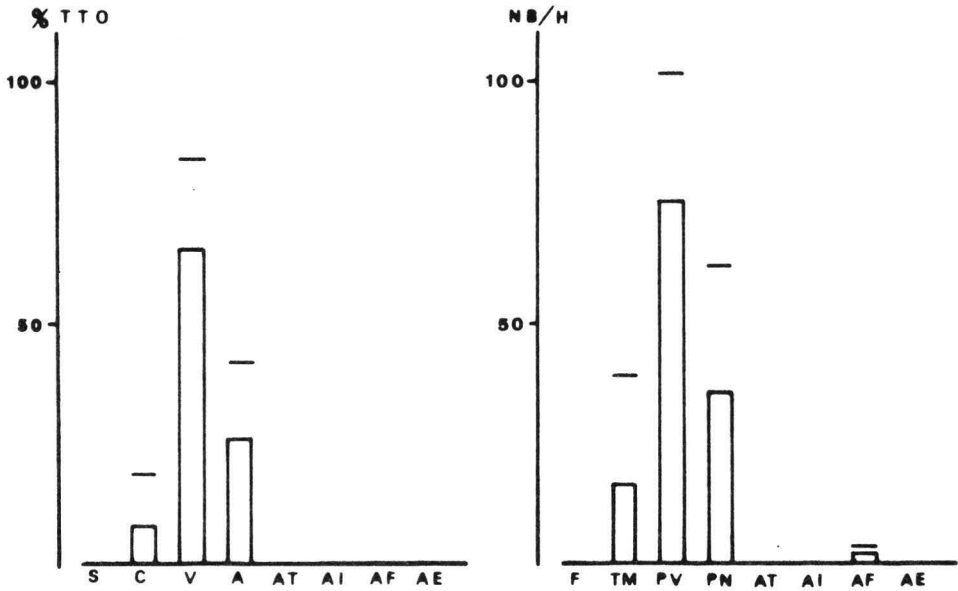


Figure 2.10 : *Symphodus roissali*. Mâles terminaux en phase de ventilation : pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) que le poisson consacre à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=7).

- S = activité sexuelle
- C = activité de construction
- V = activité de ventilation
- A = activité alimentaire
- AT = agression mâle terminal - mâle terminal
- AI = agression mâle terminal - mâle initial
- AF = agression mâle terminal - femelle
- AE = agression mâle terminal - autre espèce
- F = fécondation
- TM = transport de matériaux
- PV = période ventilatoire
- PN = prise de nourriture

La barrette représente + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

7) Mâles terminaux non nidificateurs

Nous avons quelquefois observé des mâles terminaux qui tentaient d'effectuer des fécondations parasites dans le nid d'un mâle nidificateur. Chaque fois, le mâle intrus a provoqué un combat très violent. Nous n'avons pas pu déterminer l'origine de ces mâles terminaux très peu nombreux ainsi que leur capacité à nidifier ou non.

8) Phase d'inactivité

Entre deux cycles de reproduction, le mâle terminal passe tout son temps à s'alimenter. De temps à autre, il retourne ventiler quelques secondes sur son ancien nid qui se délabre vite.

9) Territorialité

Pendant les trois phases du cycle de reproduction, le territoire est réduit à un petit périmètre autour du nid (moins d'1 mètre). Les figures 2.5, 2.8 et 2.10 montrent que les combats entre mâles terminaux sont rares. De même, les agressions interspécifiques sont peu communes, mais très violentes lorsqu'elles se produisent.

A.3. Comportement des mâles initiaux*

1) Comportement reproducteur

Les mâles initiaux ne sont pas territoriaux ; ils ne bâtissent pas de nid et leurs comportements reproducteurs ne sont pas cycliques. Ils ne réalisent pas de parade sexuelle et leur fécondité est uniquement assurée par des fécondations parasites* dans le nid des mâles terminaux. Ils profitent de leur aspect presque identique à celui des femelles pour approcher le nid de très près. Ils s'approchent soit à découvert, en présentation latérale comme les femelles, soit en se cachant dans les grosses touffes de Cystoseira balearica qui entourent les nids. Par leurs approches répétitives, les mâles initiaux harcèlent les mâles terminaux qui ne cessent de les agresser. Dans ces conditions, la mêlée entre les femelles et les mâles initiaux est considérable et les mâles initiaux trouvent de fréquentes "ouvertures" qui leur permettent de plonger très vivement dans le nid qu'ils frappent du ventre en fécondant une partie des oeufs qui ont été déposés. Ils prennent alors très rapidement la fuite pour revenir aussitôt recommencer leur harcèlement. Nous avons mesuré l'activité de plusieurs mâles initiaux choisis au hasard parmi des individus sexuellement actifs. Autour des nids (figure 2.11), les mâles initiaux ont donc une fréquence de fécondation élevée, bien qu'elle soit nettement inférieure à celle des mâles terminaux. Le temps d'activité sexuelle, qui correspond ici aux tentatives d'approche, aux nombreux détours pour éviter les agressions du mâle terminal et au temps passé dans le nid pour féconder, est considérable. Les agressions entre mâles initiaux et mâles terminaux sont nombreuses. Les mâles initiaux agressent aussi fréquemment les femelles !

2) Comportements sociaux autour des nids

La figure 2.11 montre que les agressions entre mâles initiaux sont assez fréquentes. Les agressions qui consistent en charges et poursuites correspondent à l'établissement autour des nids de rapports hiérarchiques basés sur la taille. En effet, les plus grands mâles initiaux repoussent constamment les plus petits vers l'extérieur. Ainsi,

les plus grands mâles initiaux se tiennent plus près du nid (1) que les petits.

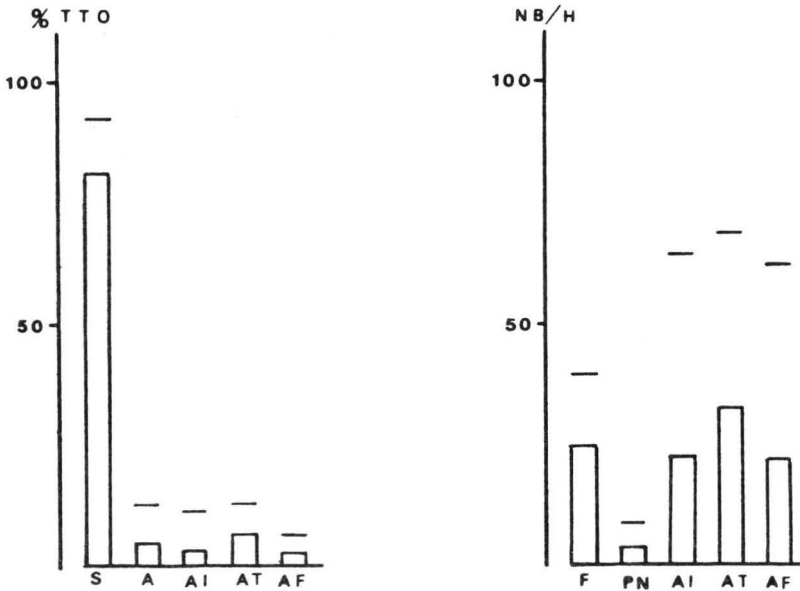


Figure 2.11 : *Symphodus roissali*. Mâles initiaux sexuellement actifs autour des nids : pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) que le poisson consacre à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 30 à 60 min (n=8).

S = activité sexuelle
A = activité alimentaire
AI = agression mâle initial - mâle initial
AT = agression mâle initial - mâle terminal
AF = agression mâle initial - femelle
F = fécondation
PN = prise de nourriture

La barrette = + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

(1) Si l'on divise la population des mâles initiaux en deux classes de taille facilement reconnaissable sur le terrain (grands mâles initiaux ≥ 80 mm et petits mâles initiaux ≤ 60 mm), le pourcentage du temps total de l'observation pendant lequel un mâle initial se trouve dans un périmètre de 25 cm autour du nid est nettement supérieur pour les grands mâles initiaux ($43.2 \pm 16.4\% > 19.5 \pm 6.4\%$, n=14).

Un grand mâle initial est souvent fidèle au même nid durant toute la phase d'activité sexuelle du mâle terminal qui a construit ce nid. Ce mâle initial est appelé mâle satellite. Cependant, lorsque l'activité générale diminue dans ce nid, le mâle satellite va fréquemment visiter des nids voisins. Enfin, certains grands mâles initiaux peuvent devenir successivement satellite de plusieurs mâles terminaux différents ayant des cycles de nidification décalés.

Les petits mâles initiaux voyagent constamment de nid en nid en restant cependant dans une zone limitée. Nous estimons la zone dans laquelle se déplace un petit mâle initial pour pondre à $876 \pm 455 \text{ m}^2$ (n=4).

3) Comportement sexuel et comportement alimentaire

Au contraire des mâles terminaux, les mâles initiaux continuent à s'alimenter constamment pendant la reproduction (figure 2.12).

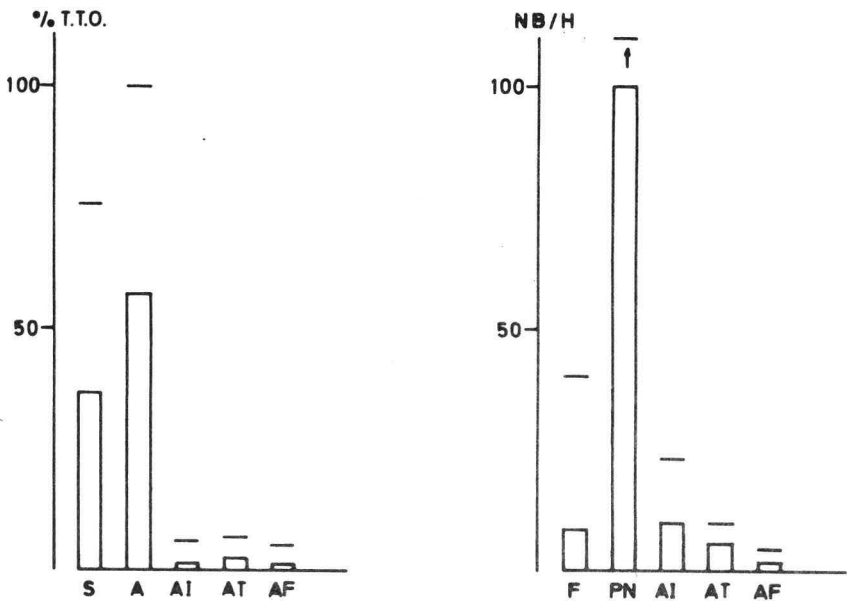


Figure 2.12 : *Symphodus roissali*. Mâles initiaux choisis au hasard pendant la période de reproduction (sexuellement actifs autour des nids ou non). Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 30 min (n=13).

- S = activité sexuelle
- A = activité alimentaire
- AI = agression mâle initial - mâle initial
- AT = agression mâle initial - femelle
- F = fécondation
- PN = prise de nourriture

La barrette = + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

En effet, ils s'écartent fréquemment des nids et passent alors tout leur temps à rechercher de la nourriture. La figure 2.12 montre que dans une population de mâles initiaux choisis complètement au hasard, la part de temps réservée à l'activité alimentaire est plus importante que la part de temps réservée à l'activité sexuelle.

A.4. Comportement des femelles

Pendant la période de reproduction, les femelles s'alimentent normalement. Elles restent très sédentaires. Lorsqu'elles vont pondre, les femelles se déplacent dans un périmètre beaucoup plus large (1). Ce déplacement est orienté. Ainsi, les femelles se dirigent tout droit, parfois en petits groupes, vers les nids "actifs". Elles ne s'alimentent pas pendant les déplacements. Elles pondront successivement dans plusieurs nids, mais elles s'attardent surtout autour des nids très actifs. Dans le cas de trois femelles marquées, nous pouvons affirmer qu'elles ont pondu chaque jour tant que les mâles terminaux, en phase d'activité sexuelle, étaient disponibles. Les femelles ne pondent pas continuellement toute la journée. Elles entrecoupent les phases d'activité sexuelle par des périodes consacrées à la recherche de nourriture qui occupent une part importante de leur temps (figure 2.13). Néanmoins, la fréquence moyenne de ponte reste très élevée (figure 2.13).

A.5. Comportement hivernal

Pendant la période d'inactivité sexuelle, tous les individus, quel que soit le sexe, sont indifférents les uns envers les autres. Il n'y a pas de comportement grégaire hivernal chez cette espèce. Symphodus roissali est plus erratique pendant l'hiver que pendant la période de reproduction. Pour se nourrir, il visite fréquemment des milieux inhabituels pour cette espèce (herbier à posidonies, par exemple).

(1) Nous avons enregistré des déplacements supérieurs à 150 mètres, mais la longueur du déplacement varie énormément suivant la situation. Nous estimons la surface visitée à 1696 ± 1062 m² (n=5).

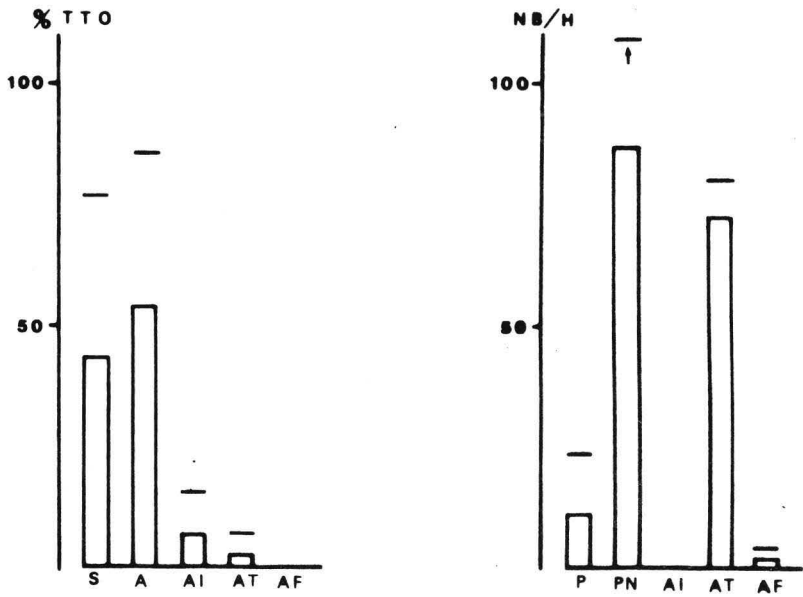


Figure 2.13 : *Symphodus roissali*. Femelles choisies au hasard pendant la période de reproduction (sexuellement actives ou non) : pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 30 min (n=24).

- S = activité sexuelle
- A = activité alimentaire
- AI = agression femelle - mâle initial
- AT = agression femelle - mâle terminal
- AF = agression femelle - femelle
- P = ponte
- PN = prise de nourriture.

La barrette = + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle.

B. Symphodus ocellatus (Forskäl, 1775)

B.1. Présentation générale

Symphodus ocellatus est le crénilabre le plus commun de la Méditerranée occidentale. Sa taille maximum n'excède pas 9 cm. On le rencontre surtout dans les milieux rocheux et dans les herbiers peu profonds. QUIGNARD (1966) étudie ses caractéristiques méristiques, SOLJAN (1930) décrit pour la première fois ses comportements nidificateurs. FIEDLER (1964) établit avec beaucoup de précision son éthogramme. VOSS (1976) puis HELAS (1981) décrivent ses patrons de coloration.

Symphodus ocellatus est une espèce dichromatique non permanente.

Livrée initiale* : elle concerne les femelles et les jeunes mâles. Le corps est pâle et de nuance brune ou verte. Le dos est plus foncé et le ventre est très clair. On observe une barre brun foncé qui débute en avant de l'oeil et se termine au pédoncule caudal. Une bande nacréée s'étend au-dessus de la barre brune. L'opercule porte un petit ocelle vert qui est très peu visible chez les femelles. Il est plus grand et entouré d'un liseré rouge chez les mâles initiaux. C'est la seule différence entre les femelles et les mâles initiaux. Lorsqu'elles sont prêtes à pondre, le ventre des femelles est rosé.

Livrée terminale* : le corps est pâle et de nuance brune ou verte. Le ventre est jaunâtre pâle. Une barre brune va de la bouche au pédoncule caudal. Les joues portent des veinules bleu irisé. La marge des nageoires est du même bleu. L'opercule porte un gros ocelle bleu très foncé entouré par un liseré rouge. En hiver, les livrées initiale et terminale se ressemblent beaucoup.

B.2. Comportement des mâles terminaux*

1) Comportements agonistes

Les mâles terminaux, assez erratiques en hiver, se concentrent au début du mois de mai dans les zones favorables aux nidifications. Les combats entre mâles terminaux sont alors fréquents. Contrairement aux autres Crénilabres, les combats de Symphodus ocellatus terminaux font rarement intervenir une parade latérale. Le combat consiste en une approche frontale lente au cours de laquelle les nageoires sont dressées et les opercules sont complètement écartés (figure 2.14). Si le combat est violent, les deux protagonistes se saisissent par la bouche et se repoussent l'un l'autre. Plusieurs attaques frontales peuvent ainsi se produire successivement jusqu'à la fuite du perdant.

2) Aspect cyclique du comportement nidificateur

Les comportements reproducteurs de Symphodus ocellatus terminaux présentent un aspect cyclique très proche de celui de Symphodus roissali. La figure 2.15 prouve que l'on retrouve dans le cycle de nidification de Symphodus ocellatus, les trois phases caractéristiques

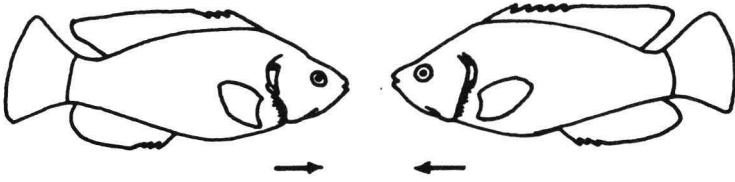


Figure 2.14 : *Symphodus ocellatus*. Comportement agonistique des mâles terminaux (attaque frontale).

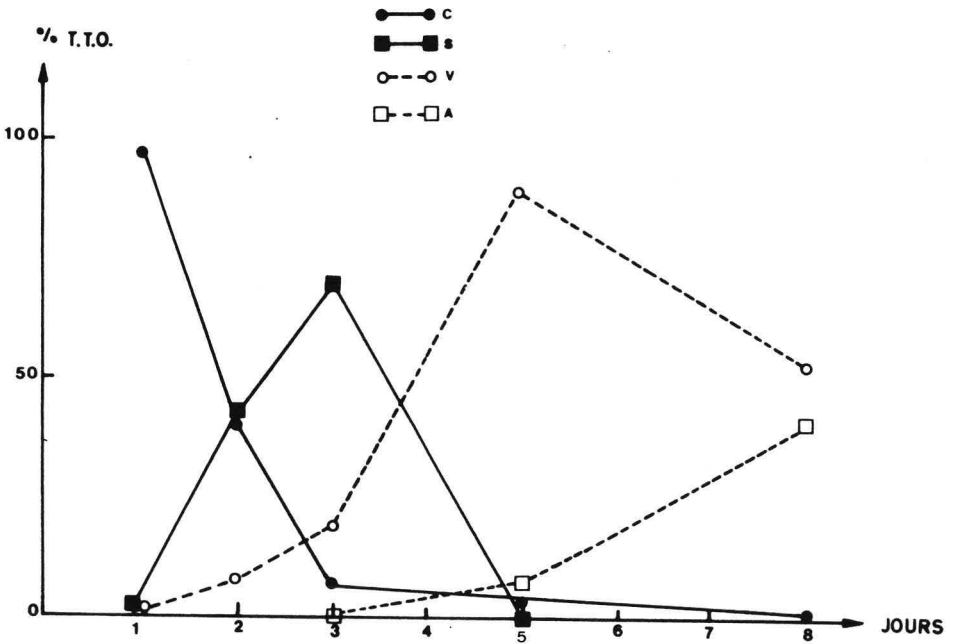


Figure 2.15 : *Symphodus ocellatus*. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le mâle terminal à chaque activité pendant un cycle de nidification d'un mâle terminal. Moyenne entre une observation de 60 min. le matin et 60 min. l'après-midi.

Cercle plein = activité de construction (C), cercle vide = activité de ventilation (V), carré plein = activité sexuelle (S), carré vide = activité alimentaire (A), phase de construction = jour 1, phase d'activité sexuelle = jours 2 et 3, phase de ventilation = jours 4 à 8.

que nous avons déjà décrites précédemment chez Symphodus roissali. Ces trois phases (phase de construction, phase d'activité sexuelle, phase de ventilation) sont ici aussi composées d'un mélange d'activités parmi lesquelles une prédomine dans chaque phase.

3) Durée et synchronisation des cycles de reproduction

Dans les premiers jours de la période de reproduction, tous les mâles terminaux prêts à pondre débutent la construction de leur premier nid. Nous avons observés "démarrages" synchronisés le 24 mai 1980 et le 16 mai 1982 (nous n'étions pas présent en mai 1981). Lors de ces deux années, nous avons observé une seconde vague de nidification entre deux et trois semaines après le début de la période de reproduction. Après cette seconde vague et jusqu'à la fin de la période de reproduction, on n'observe plus de synchronisation entre les mâles terminaux.

Le cycle de reproduction des Symphodus ocellatus terminaux est très court (tableau 2.3) et varie individuellement.

Au cours de la période de reproduction, les mâles terminaux construisent successivement plusieurs nids. Parmi onze mâles marqués (1982), 2 ont effectué deux cycles de reproduction, 2 en ont effectué trois, 6 ont réalisé quatre cycles, 1 en a effectué cinq. Comme Symphodus roissali, au cours des cycles successifs, les mâles terminaux construisent leurs nids à des distances très variables. Suivant les situations, un mâle terminal reconstruit un nid à moins d'un mètre du précédent ou à plus de 10 mètres (distance moyenne entre deux nids successifs : 5.3 ± 4.5 m, $n=8$).

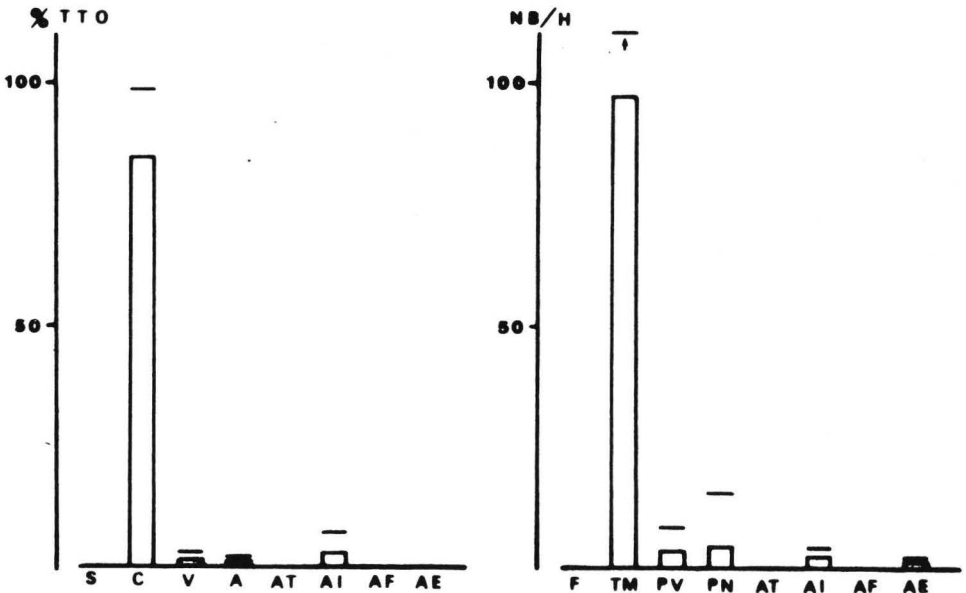
Tableau 2.3. Symphodus ocellatus. Durée moyenne \pm 1 écart-type, durée minimum et durée maximum (en jours) des différentes phases du cycle de nidification des mâles terminaux ($n=9$).

Phases	Moyenne	Minimum	Maximum
Construction	2.4 ± 1.1	1	4
Activité sexuelle	2.3 ± 1.2	2	4
Ventilation	4.3 ± 1.8	2	7
Cycle total	7.8 ± 2.7	8	11

4) Phase de construction

Le mâle terminal construit son nid en prélevant les matériaux dans un périmètre d'une vingtaine de mètres autour du nid. Cette activité de construction occupe la majeure partie de son temps et la fréquence des transports de matériaux est élevée (figure 2.16). Au cours de la phase de construction, le mâle terminal cesse presque totalement de s'alimenter. Les agressions contre les autres mâles sont violentes, mais assez rares (figure 2.16).

Figure 2.16 : *Symphodus ocellatus*. Mâles terminaux en phase de construction. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) que le poisson consacre à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=7).



- S = activité sexuelle
- C = activité de construction
- V = activité de ventilation
- A = activité alimentaire
- AT = agression mâle terminal - mâle terminal
- AI = agression mâle terminal - mâle initial
- AF = agression mâle terminal - femelle
- AE = agression mâle terminal - autre espèce
- F = fécondation
- TM = transport de matériaux
- PV = période ventilatoire
- PN = prise de nourriture

La barrette représente + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

Le nid de Symphodus ocellatus est exclusivement composé d'algues. Il en utilise une grande variété. FIEDLER (1964) signale que la composition du nid varie avec la situation géographique et que le mâle nidificateur peut même utiliser des matériaux artificiels comme l'ouate de perlon verte. Nous avons trouvé dans le nid de Symphodus ocellatus : Jania rubens, Stypocaulon scoparium, Dictyopteris membranacea, Dictyota dichotoma et linearis, Cladophora prolifera, Cystoseira balearica, Sphaerococcus coronopifolius (1).

Les mouvements de construction sont identiques à ceux de Symphodus roissali. Symphodus ocellatus construit son nid dans une petite dépression du rocher sur une surface généralement horizontale. A la fin de la phase de construction, le nid a la forme d'une coupe épaisse et régulière.

5) Phase d'activité sexuelle

La parade de Symphodus ocellatus est identique à celle de Symphodus roissali. Le mâle terminal sort du nid, nage vers la femelle qui passe à proximité, tourne devant elle, puis revient au nid en accentuant les ondulations de la partie postérieure de son corps. Cette parade est très rare. En effet, les femelles se présentent le plus spontanément au nid d'un mâle terminal prêt à féconder. Les modalités de ponte et de fécondation sont proches de celles de Symphodus roissali : le mâle s'écarte du nid et la femelle se place au-dessus. Elle donne quelques coups de museau dans le fond du nid, puis pond au même endroit en frappant de son ventre le fond du nid. Le mâle féconde les oeufs juste après, avec le même mouvement. Plusieurs pontes et fécondations peuvent se succéder ainsi.

Souvent, plusieurs femelles attendent autour du nid : elles pondront successivement. Parmi elles, des mâles initiaux tentent de s'approcher du nid, soit en présentant latéralement comme les femelles, soit en se cachant derrière des obstacles naturels. Chaque fois qu'ils en ont l'occasion, ils se ruent dans le nid et fécondent les oeufs qui viennent d'être déposés. Autour d'un nid, on compte parfois une quinzaine d'individus initiaux mâles et femelles.

Tous les nids n'ont pas le même niveau d'activité et certains mâles terminaux n'ont pratiquement aucune fécondité. Cette variabilité se reflète dans les écarts-types élevés de la figure 2.17. Comme dans le cas de Symphodus roissali, le succès d'un nid ne semble pas dépendre du mâle terminal mais bien de la position du nid. Même en tenant compte des mâles ayant un faible succès, l'activité sexuelle moyenne d'un mâle terminal est importante et les fréquences moyennes de fécondation sont très élevées (figure 2.17).

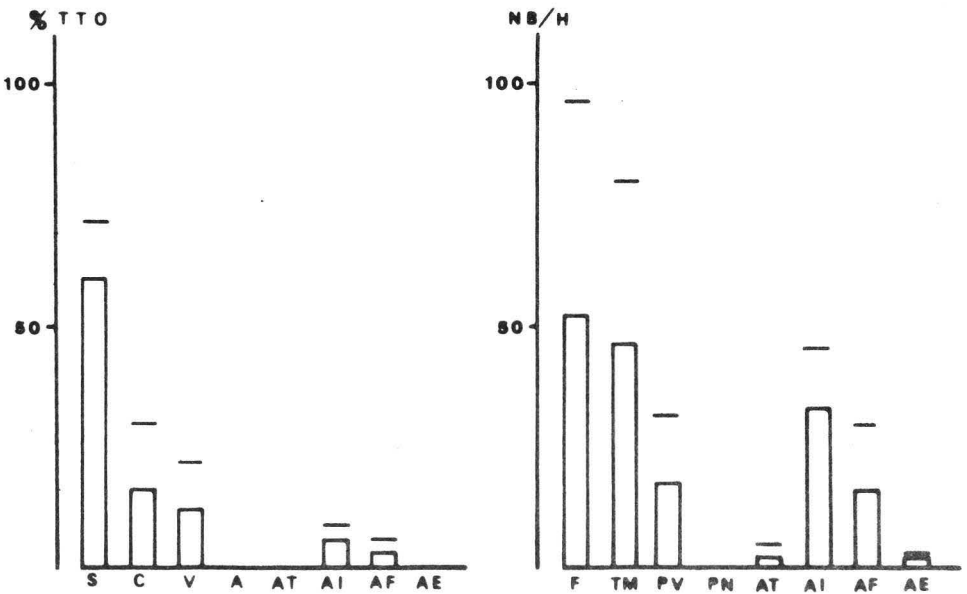
Pendant la deuxième phase du cycle de reproduction, Symphodus ocellatus passe par de très longues périodes au cours desquelles il cesse toute activité sexuelle et recouvre les oeufs avec des algues. Même lorsqu'il est sexuellement actif, le mâle nidificateur continue à prélever de temps à autre des algues pour les incorporer au nid. Ces nombreux comportements constructeurs, durant la deuxième phase du cycle de reproduction, se traduisent nettement dans nos comptages au hasard

(1) Nous remercions E. COPPEJANS (Université de Gand) pour les identifications.

(figure 2.17). Au cours de la phase d'activité sexuelle, le volume du nid augmente considérablement. A l'approche de la phase de ventilation, le mâle terminal apporte surtout des matériaux fins (*Jania rubens*) dont l'accumulation constituera une couche de protection (figure 2.18). A ce stade, le nid, à peu près circulaire, a un diamètre moyen de 17.6 ± 4.3 cm et une épaisseur au centre de 3.4 ± 1.2 cm (n=6).

Les mâles terminaux ventilent fréquemment le nid pendant la phase d'activité sexuelle. En outre, le mâle terminal ne se nourrit plus (figure 2.17), il agresse assez fréquemment les femelles pour les écarter au moment où il recouvre les oeufs.

Figure 2.17 : *Symphodus ocellatus*. Mâles terminaux en phase d'activité sexuelle. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) que le poisson consacre à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=9).



- S = activité sexuelle
- C = activité de construction
- V = activité de ventilation
- A = activité alimentaire
- AT = agression mâle terminal - mâle terminal
- AI = agression mâle terminal - mâle initial
- AF = agression mâle terminal - femelle
- AE = agression mâle terminal - autre espèce
- F = fécondation
- TM = transport de matériaux
- PV = période ventilatoire
- PN = prise de nourriture

La barrette représente + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle)

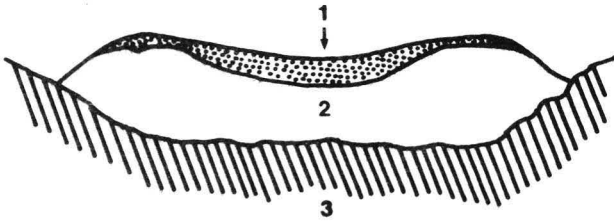


Figure 2.18 : Symphodus ocellatus. Structure du nid.

1. Couche de protection
2. Couche de base de ponte
3. Substrat rocheux.

6) Phase de ventilation

Pendant la dernière phase du cycle de reproduction, le mâle terminal passe de longues périodes sur le nid à ventiler les oeufs (figure 2.19). Entre ces périodes de ventilation, il continue à apporter des matériaux pour la couche de protection (figure 2.19). Il recommence à s'alimenter et ses agressions vis-à-vis d'autres individus sont peu fréquentes (figure 2.19).

7) Phase d'inactivité

Entre deux cycles de reproduction, le mâle terminal s'alimente constamment. Il retourne parfois ventiler sur l'ancien nid.

8) Territorialité

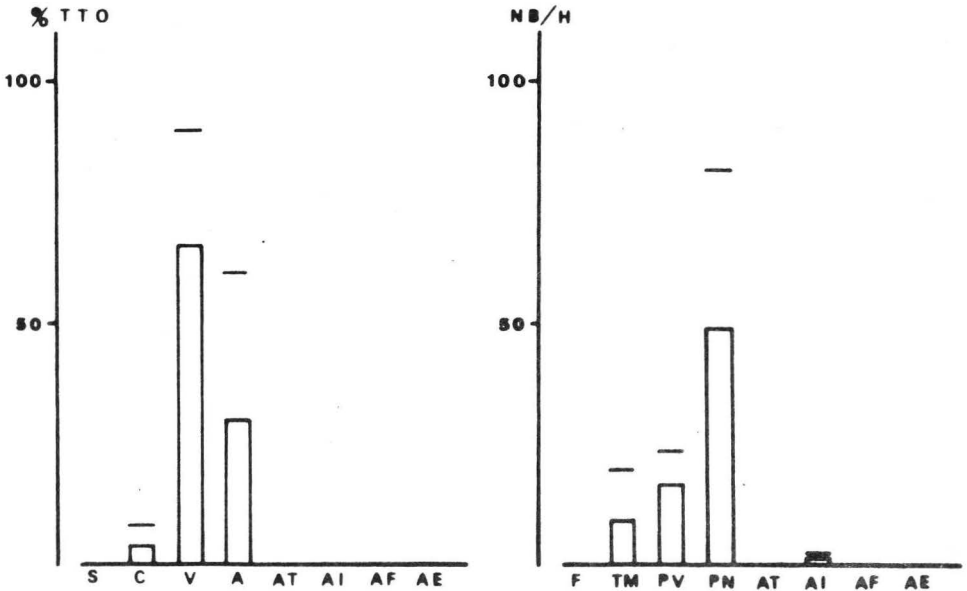
Pendant le cycle de reproduction, le territoire se réduit à un périmètre de moins de 1 mètre autour du nid.

9) Mâles terminaux non constructeurs

FIEDLER (1964) signalait déjà l'existence d'un certain nombre de mâles terminaux qui ne construisent pas de nid. Il avait observé que certains de ces mâles capables de combattre les mâles constructeurs et de s'emparer ainsi d'un nid sur lequel ils se reproduisent et ventilent. FIEDLER (1964) affirme que de telles substitutions du mâle nidificateur sont fréquentes. Personnellement, nous n'avons observé qu'une seule fois une telle substitution d'un de nos mâles terminaux marqués. De plus, le nombre de combats entre mâles terminaux que nous avons enregistrés (figures 2.16 et 2.17) ne semblent pas refléter l'importante compétition entre mâles terminaux constructeurs et non-constructeurs que décrivait FIEDLER (1964). Par contre, nous ne pouvons nier l'existence d'un nombre important (que nous n'avons pas déterminé) de mâles terminaux prêts à se substituer à un mâle constructeur. En effet, nous avons constaté comme FIEDLER (1964) que le retrait expérimental d'un mâle constructeur provoquait l'arrivée très rapide (quelques minutes suffisent) d'un autre mâle terminal. Celui-ci prend possession du nid et s'y reproduit. Si l'on retire ce second mâle, il est remplacé par un troisième. Nous avons ainsi provoqué dans certains cas la succession de 5 mâles terminaux sur le même nid.

Cependant, certains mâles terminaux "remplaçants" n'utilisent pas le nid pour se reproduire, mais ils le pillent en mangeant les oeufs qu'il contient.

Figure 2.19 : *Symphodus ocellatus*. Mâles terminaux en phase de ventilation. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) que le poisson consacre à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=6).



- S = activité sexuelle
- C = activité de construction
- V = activité de ventilation
- A = activité alimentaire
- AT = agression mâle terminal - mâle terminal
- AI = agression mâle terminal - mâle initial
- F = fécondation
- TM = transport de matériaux
- PV = période ventilatoire
- PN = prise de nourriture

La barrette représente + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

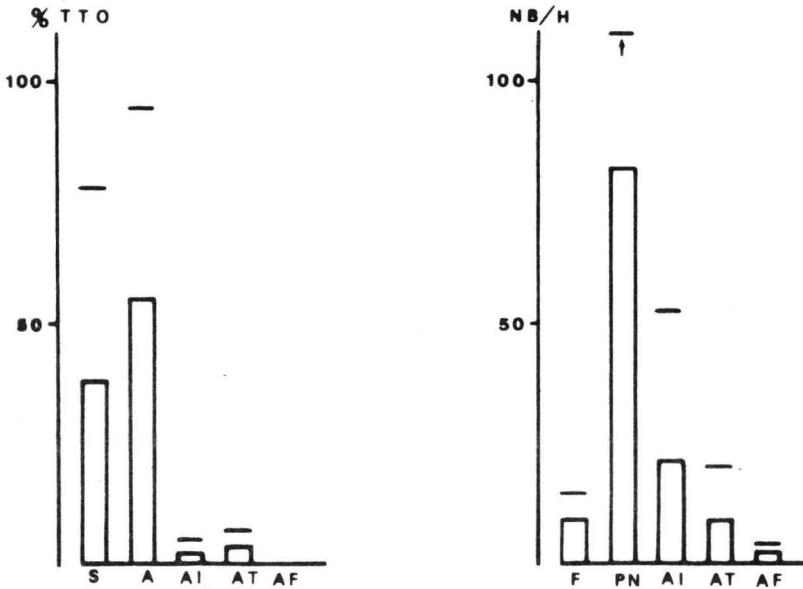
B.3. Comportement des mâles initiaux*

1) Comportements reproducteurs

La fécondité de ces mâles est uniquement assurée par les fécondations parasites* réalisées dans les nids des mâles terminaux. Les comportements de harcèlement par des approches répétitives sont identiques à ceux que nous avons décrits précédemment pour Symphodus roissali.

Pendant la période de reproduction, le mâle consacre beaucoup de temps à s'alimenter (figure 2.20). Cependant, la fréquence moyenne de fécondation reste malgré cela assez élevée (figure 2.20).

Figure 2.20 : Symphodus ocellatus. Mâles initiaux choisis au hasard pendant la période de reproduction (actifs autour des nids ou non). Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 30 min (n=16).



- S = activité sexuelle
- A = activité alimentaire
- AI = agression mâle initial - mâle initial
- AT = agression mâle initial - mâle terminal
- AF = agression mâle initial - femelle
- F = fécondation
- PN = prise de nourriture

La barrette = + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

2) Comportements sociaux autour des nids

Comme dans le cas de Symphodus roissali, on observe autour du nid des rapports hiérarchiques entre mâles initiaux, basés sur la taille. Cependant, ces rapports hiérarchiques sont plus stricts que chez Symphodus roissali. Presque tous les nids, où l'activité est importante, possèdent un mâle satellite* qui est un grand mâle initial (1). Celui-ci reste très près du nid. Parfois, il est presque dedans. Il est constamment en attitude de soumission vis-à-vis du mâle terminal (le corps est cambré, les nageoires sont repliées). Par contre, il agresse sans cesse les mâles initiaux plus petits et les écarte du nid. Il est lui-même agressé par le mâle nidificateur, mais, à certains moments, il paraît toléré près du nid. Selon TABORSKY et WIRTZ (travail sur Symphodus ocellatus en cours), le mâle satellite aurait une fréquence de fécondation dans le nid supérieure à celle des autres mâles initiaux et il pourrait contribuer énormément au succès de ce nid, en allant chercher des femelles à l'extérieur et en les ramenant vers le nid. Nous avons en effet observé de tels comportements de conduite des femelles vers le nid, mais aussi bien de la part du mâle satellite que d'autres mâles initiaux. De plus, nous devons noter des fécondations parasites du mâle satellite aussi dans des nids voisins, lorsque l'activité diminue sur le nid de "son" mâle terminal. Enfin, le mâle satellite n'est fidèle à un nid que durant la phase d'activité sexuelle du mâle terminal de ce nid. Il peut être successivement satellite de plusieurs mâles terminaux différents (nous avons observé un grand mâle initial marqué devenir le satellite de trois mâles terminaux différents).

Les petits mâles initiaux voyagent de nid en nid, mais ils s'attardent beaucoup autour des nids actifs (parfois une journée entière). Les densités en nids étant très importantes (voir chapitre III), les petits mâles initiaux ne se déplacent jamais beaucoup (nous estimons la surface moyenne visitée par un mâle initial à $227 \pm 112 \text{ m}^2$; $n=4$).

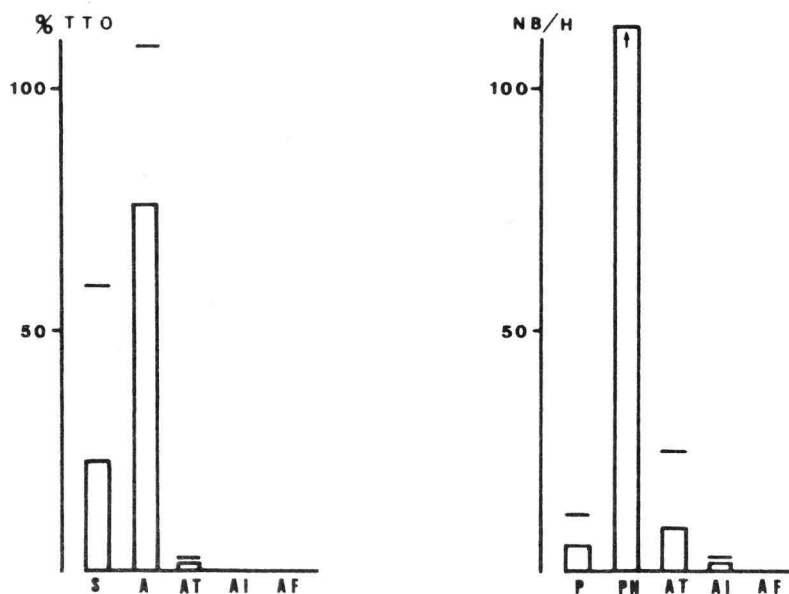
B.4. Comportement des femelles (figure 2.21)

Durant la journée, pendant la période de reproduction, les femelles alternent les comportements sexuels et les comportements alimentaires (figure 2.21).

Les femelles visitent successivement plusieurs nids : leurs déplacements sont alors orientés. La densité en nids étant très importante, les femelles ne se déplacent jamais beaucoup pour trouver des nids actifs (nous estimons la surface visitée par une femelle à $815 \pm 318 \text{ m}^2$, $n=4$).

(1) Comme dans le cas de Symphodus roissali, il y a une corrélation positive entre le nombre de femelles qui visitent le nid et le nombre de mâles initiaux autour du nid (coefficient 0.91, $n=18$).

Figure 2.21 : Symphodus ocellatus. Femelles choisies au hasard pendant la période de reproduction (sexuellement actives ou non). Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 30 à 60 min (n=17).



S = activité sexuelle
 A = activité alimentaire
 AI = agression femelle - mâle initial
 AT = agression femelle - mâle terminal
 AF = agression femelle - femelle
 P = ponte
 PN = prise de nourriture

La barrette = + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

B.5. Comportements hivernaux

Pendant la période de "non-reproduction", les Symphodus ocellatus forment des petites troupes de 10 à 30 individus. Les troupes n'ont pas une composition fixe et beaucoup d'individus se nourrissent seuls ou associés aux troupes formées par d'autres crénilabres. Pendant l'hiver, Symphodus ocellatus est plus erratique que pendant la période de reproduction. On le rencontre dans les milieux rocheux, mais aussi au-dessus des herbiers.

C. Symphodus rostratus (Bloch, 1797) (=CRENILABRUS SCINA)

C.1. Présentation générale

Symphodus rostratus est un petit crénilabre (taille maximum : 12 cm) beaucoup moins commun que les deux espèces précédentes. Il est caractérisé par un allongement important de la région buccale (figure 1.2). Symphodus rostratus habite un biotope très peu spécialisé. On le rencontre aussi bien au niveau des fonds rocheux que dans les herbiers. Il fréquente aussi les fonds sableux des chenaux intermattes* de l'herbier à Posidonies. On le retrouve depuis la surface jusqu'à 40 mètres.

En se basant sur des observations en aquarium, FIEDLER (1964) établit un éthogramme incomplet de cette espèce. QUIGNARD (1966) étudie ses caractéristiques méristiques. NIVAL (1965) décrit sa croissance. LEJEUNE (1978), puis LEJEUNE et VOSS (1978) élaborent un nouvel éthogramme d'après leurs observations de Symphodus rostratus.

Symphodus rostratus est une espèce qui n'est pas dichromatique. On ne distingue pas de livrées initiale et terminale. La coloration de Symphodus rostratus varie beaucoup individuellement, mais ces variations sont indépendantes du sexe et de l'âge. De manière très générale, le corps du poisson est gris et comporte des petites marbrures nacrées disposées de façon non organisée. Le ventre et la gorge sont blanc argenté. Le poisson possède un masque facial constitué par une bande brune allant de l'oeil à la bouche. Une fine ligne médio-dorsale blanche va de la tête jusqu'au bout de la nageoire dorsale. Le mâle et la femelle possèdent une papille génitale entourée par un champ anal bleu. La papille génitale du mâle est plus petite que celle de la femelle. La livrée que nous venons de décrire est assez commune, mais on rencontre aussi des Symphodus rostratus complètement vert clair ou gris maculé par des taches rouges de formes variées.

C.2. Comportement des mâles nidificateurs

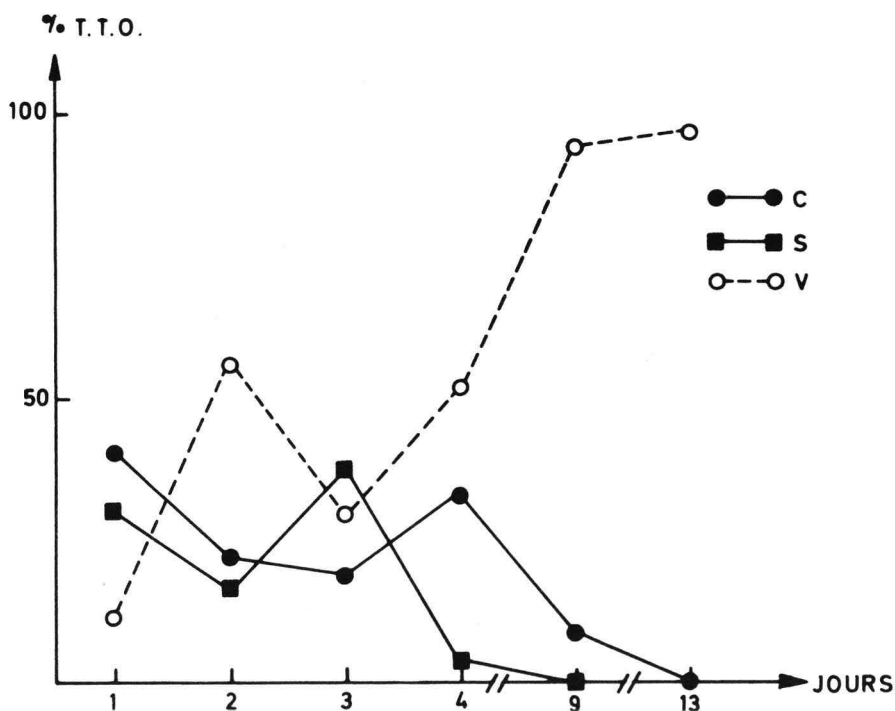
1) Comportements agonistiques

En Corse, la population de Symphodus rostratus est très dispersée et il ne paraît pas y avoir de véritable compétition pour les sites de nidification qui sont nombreux. Occasionnellement, on peut observer des combats entre mâles nidificateurs. Les deux poissons s'approchent l'un de l'autre avec la tête très inclinée vers le bas. Les nageoires sont déployées. Les deux poissons décrivent ainsi de longs cercles, l'un autour de l'autre (ils sont séparés par 20 ou 30 cm). Si les deux adversaires ne se séparent pas, ils foncent alors l'un vers l'autre avec violence et tentent de mordre la bouche ou l'opercule de l'adversaire. Ces "joutes" se prolongent parfois plusieurs minutes.

2) Aspect cyclique des comportements reproducteurs

Le comportement des mâles nidificateurs est cyclique. Le cycle de reproduction est cependant différent de ceux que nous avons décrits précédemment. En effet, il ne comporte que deux phases, car les phases de construction et d'activité sexuelle sont fusionnées. La figure 2.22 montre clairement que l'activité sexuelle commence dès le début du cycle.

Figure 2.22 : Symphodus rostratus. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le mâle nidificateur à chaque activité pendant un cycle de nidification d'un mâle terminal. Moyenne entre une observation de 60 min le matin et 60 min l'après-midi. Cercle plein = activité de construction (C), cercle vide = activité ventilatoire (V), carré plein = activité sexuelle (S). Phase de construction et d'activité sexuelle : jours 1 à 4, phase de ventilation : jours 9 à 13.



3) Durée et synchronisation des cycles de reproduction

Les nids de Symphodus rostratus sont dispersés et il n'y a aucune synchronisation apparente entre les différents mâles nidificateurs.

La durée du cycle et des phases est résumée au tableau 2.4.

Au cours de la période de reproduction, Symphodus rostratus construit plusieurs nids (nous n'avons pas pu déterminer le nombre moyen de nids que construit un même mâle). Le nouveau nid est construit à des distances très variées de l'ancien. HELAS (1981) a mesuré des distances allant de 3 à 23 mètres pour une moyenne de $6.5 \pm 6.9m$ (n=9).

Tableau 2.4. *Symphodus rostratus*. 'Durée moyenne + 1 écart-type, durée minimum et maximum (en jours) des différentes phases du cycle de nidification des mâles terminaux (n=9).

Phases	Moyenne	Minimum	Maximum
Construction/ Activité sexuelle	3 \pm 0.8	2	4
Ventilation	10.7 \pm 2.0	8	14
Cycle total	14.2 \pm 2.4	8	18

4) Phase de construction et d'activité sexuelle

En moins d'une heure, *Symphodus rostratus* accumule suffisamment d'algues pour recevoir les femelles. Cependant, la population étant dispersée, le mâle nidificateur attend parfois longtemps la visite d'une femelle. Quand celle-ci se présente, le mâle nidificateur nage alors vers elle. La femelle cambre le corps en arc de cercle et exhibe ainsi sa papille génitale. Le mâle retourne vers le nid et tourne au-dessus de celui-ci, penché sur le flanc. La femelle se rapproche ; elle est cambrée ; parfois elle se couche, elle aussi, sur le flanc. Le mâle se redresse alors au-dessus du nid, le museau vers le bas et le poisson est presque perpendiculaire au plan de nid (figure 2.23). Dans cette position, la tête du mâle est agitée de tremblements qui ressemblent aux mouvements saccadés utilisés pour enchevêtrer les algues lors de l'élaboration du nid. La femelle vient se placer dans la même position à côté du mâle, puis frappe de son ventre le fond du nid. Le mâle suit et féconde les oeufs qui viennent d'être déposés. Plusieurs pontes et fécondations peuvent se succéder très rapidement.

Les visites de femelles sont beaucoup plus rares que chez les espèces précédentes. On compte rarement plus d'une ou deux femelles autour d'un mâle actif. Les jeunes mâles non nidificateurs, qui se reproduisent par fécondation parasite, sont très rares autour des nids. Ils se tiennent à distance et s'en approchent avec beaucoup de prudence en se cachant, fécondant parfois les oeufs des femelles, mais au prix d'agressions très violentes de la part du mâle nidificateur. Dans les conditions de notre zone de travail, il n'y a pas de satellites.

La figure 2.24 montre le mélange de comportements constructeurs et de comportements sexuels qui caractérisent cette première phase du cycle de reproduction. Malgré le faible nombre de femelles autour des nids, celles-ci restent longtemps autour d'un nid "actif" et les fécondations du mâle sont nombreuses (figure 2.24). La ventilation est une activité déjà importante lors de la première phase du cycle. Les interactions agonistiques sont rares, car les nids sont dispersés et les jeunes mâles peu fréquents (figure 2.24).

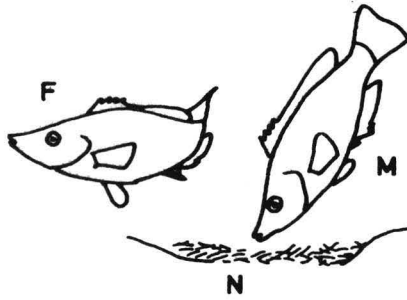


Figure 2.23 : *Symphodus rostratus*. Attitude de la femelle (F) et du mâle (M) au moment de l'approche du nid (N) par la femelle (d'après photo sous-marine).

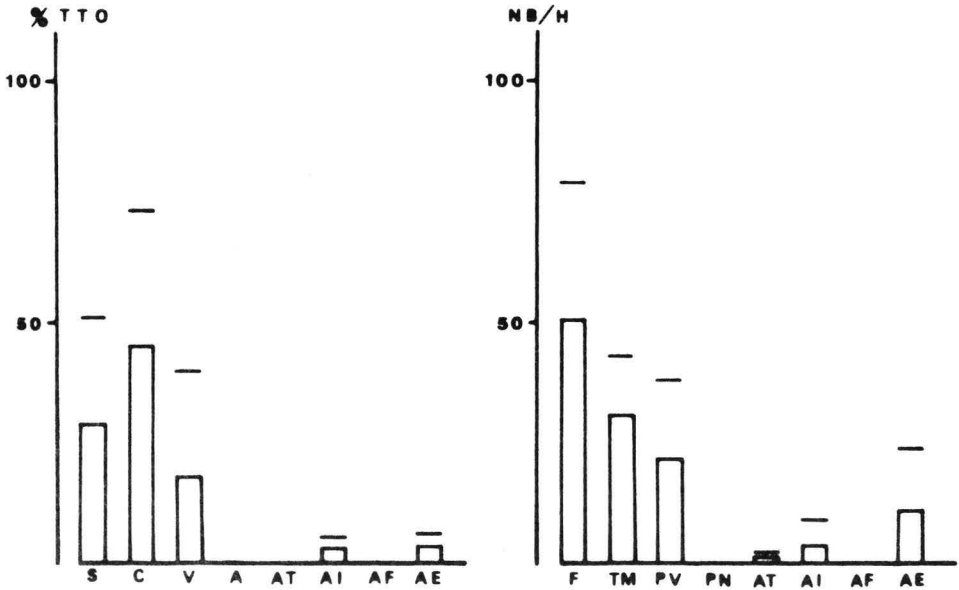


Figure 2.24 : *Symphodus rostratus*. Mâles terminaux en phase de construction/activité sexuelle. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=13).

- S = activité sexuelle
- C = activité de construction
- V = activité de ventilation
- A = activité alimentaire
- AT = agression mâle nidificateur - mâle nidificateur
- AI = agression mâle nidificateur - mâle non nidificateur
- AF = agression mâle nidificateur - femelle
- AE = agression mâle nidificateur - autre espèce
- F = fécondation
- TM = transport de matériaux
- PV = période ventilatoire
- PN = prise de nourriture

La barrette représente + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

Le nid de Symphodus rostratus est construit de la même façon que ceux de Symphodus roissali et Symphodus ocellatus. Le mâle effectue des navettes entre le site de nidification et les points où il prélève ses matériaux. Au début du cycle, il utilise essentiellement des algues rouges dont une forte proportion de Corallinacées (Jania rubens, Coralina granifera, Amphiroa beauvoisii et Cladophora prolifera (1)). Très vite, il dépose sur les algues des cailloux et des débris coquilliers. A la fin de la phase de construction et d'activité sexuelle et pendant la phase de ventilation, il n'apporte pratiquement plus que des cailloux et des débris coquilliers qui, alors, recouvrent et protègent l'ensemble du nid (figure 2.25). A ce stade, le nid qui a une forme presque circulaire, a un diamètre moyen de 24.3 ± 6.7 cm et une épaisseur de 7.2 ± 4.1 cm (n=6).

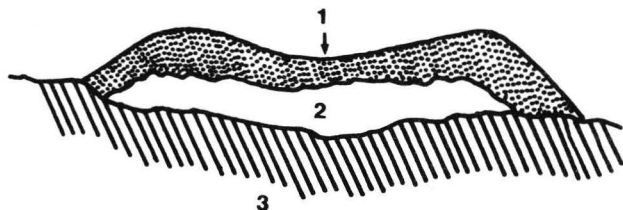


Figure 2.25 : Symphodus rostratus. Structure du nid.

1. Couche de protection
2. Couche de base et de pontage
3. Substrat rocheux.

5) Phase de ventilation

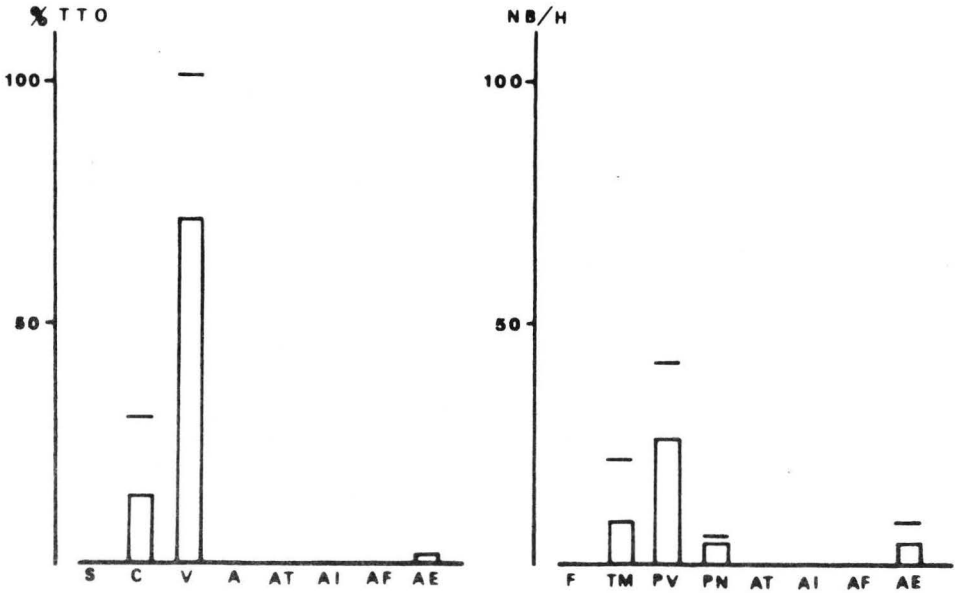
Pendant cette phase, les périodes de ventilation sont très longues (figure 2.26). Symphodus rostratus continue à apporter des matériaux et à remanier le nid. Il ne reprend son alimentation que tout à la fin du cycle (figure 2.26) (voir page suivante).

6) Territorialité

Comme les autres espèces, Symphodus rostratus limite son territoire à moins d'1 mètre au-delà du nid lui-même.

(1) Nous remercions E. COPPEJANS (Université de Gand) pour les identifications.

Figure 2.26 : *Symphodus rostratus*. Mâles terminaux en phase de ventilation. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=11).



S = activité sexuelle

C = activité de construction

V = activité de ventilation

A = activité alimentaire

AT = agression mâle nidificateur - mâle nidificateur

AI = agression mâle nidificateur - mâle non nidificateur

AF = agression mâle nidificateur - femelle

AE = agression mâle nidificateur - autre espèce

F = fécondation

TM = transport de matériaux

PV = période ventilatoire

PN = prise de nourriture

La barrette représente + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

C.3. Comportement des mâles non nidificateurs

Les jeunes mâles ne construisent pas de nid. Ils se reproduisent par fécondation parasite* dans le nid des grands mâles. Cependant, les jeunes mâles sont rares près des nids dans les conditions de notre zone de travail. De ce fait, ils sont efficacement écartés du nid par les agressions violentes du grand mâle et leur fécondité paraît très faible.

C.4. Comportement des femelles

Les femelles semblent se déplacer beaucoup pour trouver un mâle actif. Elles restent longtemps près des nids où le mâle est actif et reviennent pondre à plusieurs reprises avec des fréquences de ponte particulièrement élevées. Entre les périodes où elles pondent, elles s'alimentent.

C.5. Comportements hivernaux

En dehors de la période de reproduction, les Symphodus rostratus s'associent avec les jeunes Symphodus tinca pour former des troupes mixtes d'importance variable (de 10 à 30 individus). La composition de ces groupes varie. On rencontre aussi de nombreux Symphodus rostratus isolés dans les herbiers notamment.

D. Symphodus cinereus (Bonnaterre, 1788)

D.1. Présentation générale

Symphodus cinereus est un petit crénilabre dont la taille maximum n'excède pas 14 cm. Il est commun, mais sa distribution se limite à un habitat très particulier. En effet, en Corse, Symphodus cinereus se tient uniquement sur des fonds sableux en bordure d'herbiers. Dans la baie de la Revellata, on le rencontre au niveau des chenaux inter-mattes* de l'herbier à Posidonies, à la limite inférieure de l'herbier et en bordure des deux grandes taches sableuses (figure 3.1). FIEDLER (1964) établit un premier éthogramme ; QUIGNARD (1966) décrit ses caractères méristiques et distingue deux sous-espèces ; LEJEUNE et VOSS (1981) étudie son comportement social.

Symphodus cinereus est une espèce dichromatique non permanente*. En hiver, les patrons de coloration sont semblables. Tous les poissons sont de couleur gris beige très pâle. Pendant la période de reproduction, on distingue deux livrées :

Livrée initiale* : elle est caractéristique des femelles et des jeunes mâles. Elle est gris beige uniforme. Souvent, deux lignes longitudinales parallèles allant de l'oeil au pédoncule caudal se surimpriment, notamment lorsque la femelle s'approche du mâle. Le poisson possède un masque facial brun. On peut distinguer les mâles initiaux des femelles, car ceux-là possèdent une petite tache noire sur la partie inférieure du pédoncule caudal ainsi qu'une tache identique au niveau des premiers rayons de la dorsale. Ces deux taches rappellent la livrée terminale. Les Symphodus cinereus initiaux possèdent une papille génitale bleue qui est plus petite chez les mâles que chez les femelles. La livrée initiale est très homochrome avec les fonds sableux.

Livrée terminale* : elle est caractéristique des mâles nidificateurs. Elle varie beaucoup et rapidement suivant l'état dans lequel se trouve le mâle terminal. Par moments, elle est très proche de la parure initiale. Elle est donc gris-beige très pâle. Cependant, la livrée terminale se distingue toujours par un gros "spot" bleu très foncé sur la partie inférieure du pédoncule caudal et par une tache noire très marquée au niveau des premiers rayons de la dorsale. Lorsque le mâle ventile sur le nid ou attaque un adversaire ou parade avec une femelle,

la livrée terminale devient beaucoup plus foncée. En effet, 6 à 7 bandes brun foncé se marquent sur le corps du poisson. Elles peuvent fusionner pour donner aux flancs un aspect brun maculé de nombreuses petites taches beige à gris cendré. Juste après l'opercule, à mi-distance entre le ventre et le dos, apparaît une large tache beaucoup plus foncée que le reste du corps.

Cette livrée terminale foncée est très homochrome avec le nid.

D.2. Comportement des mâles terminaux*

1) Comportement

Juste avant la période de reproduction, les mâles nidificateurs installent un territoire autour du site futur de nidification. Au contraire des autres crénilabres, qui ne défendent qu'une très faible surface, Symphodus cinereus occupe alors un territoire de 20 à 35 m² (MICHEL, 1981). Ils arpentent le territoire et le défendent activement contre les autres mâles terminaux. La séquence complète d'un combat territorial ressemble beaucoup aux comportements agonistiques de Symphodus roissali. Les deux mâles se déplacent flanc contre flanc ; toutes les nageoires impaires sont déployées ; le fond de la bouche est abaissé. Ensuite, les deux poissons effectuent des cercles serrés, parfois ascendants, où chaque adversaire poursuit la queue de l'autre et tente de la mordre. Cette séquence prend fin par une morsure soit sur les flancs, soit sur la bouche. Il est très rare d'observer cette séquence complète. La plupart des combats entre mâles terminaux sont courts et peu violents. MICHEL (1981) a constaté que les frontières territoriales sont généralement très bien respectées.

2) Aspect cyclique du comportement reproducteur

Les comportements reproducteurs de Symphodus cinereus sont cycliques. On retrouve clairement les phases de construction, d'activité sexuelle et de ventilation qui caractérisent déjà les cycles de reproduction de Symphodus ocellatus et Symphodus roissali (figure 2.27). On constate cependant que l'activité sexuelle commence très tôt dans le cycle comme dans le cas de Symphodus rostratus.

3) Durée et synchronisation des cycles de nidification

La durée du cycle de reproduction et des différentes phases varie individuellement (tableau 2.5). Chaque mâle "bouclera" plusieurs cycles de nidification. D'après MICHEL (1981), le nombre de cycles effectués pendant la période de reproduction varie individuellement entre 3 et 5. La période d'attente entre deux cycles est de 3.5 jours avec un maximum de 25 jours (n=30).

Il ne paraît pas y avoir de synchronisation des cycles nidificateurs des différents mâles terminaux. Selon MICHEL (1981), le début de la période de reproduction varie avec la profondeur. MICHEL (1980) signale cependant qu'une synchronisation imparfaite existe entre les mâles vivant à proximité l'un de l'autre sur le même chenal intermatte ou sur la même zone sableuse.

Figure 2.27 : *Symphodus cinereus*. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le mâle terminal à chaque activité pendant un cycle de nidification d'un mâle terminal. Moyenne entre une observation de 60 min le matin et 60 min l'après-midi. Cercle plein = activité de construction (C), cercle vide = activité de ventilation (V), carré plein = activité sexuelle (S). Phase de construction : jours 1 et 2, phase d'activité sexuelle : jours 3 à 5, phase de ventilation : jours 6 à 13.

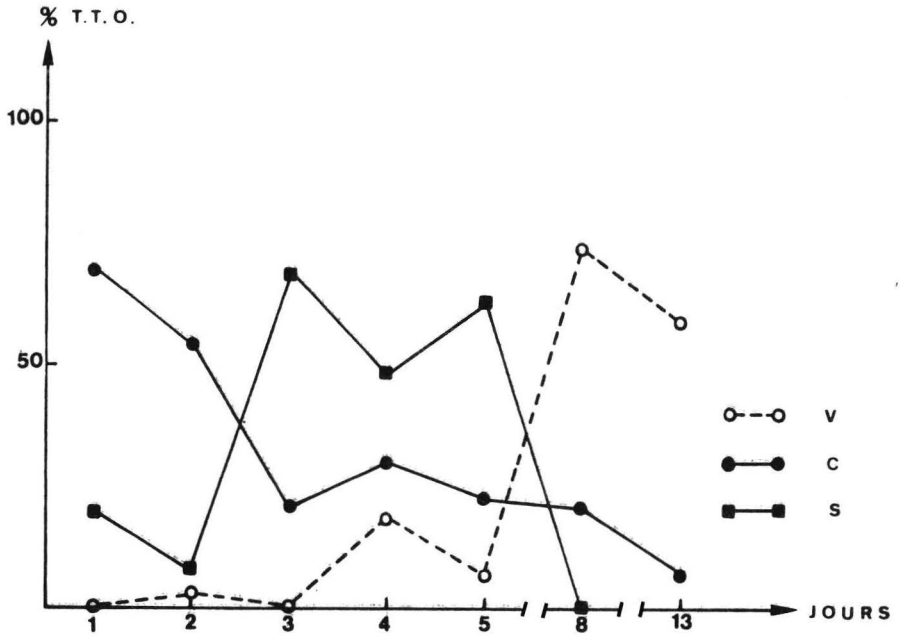


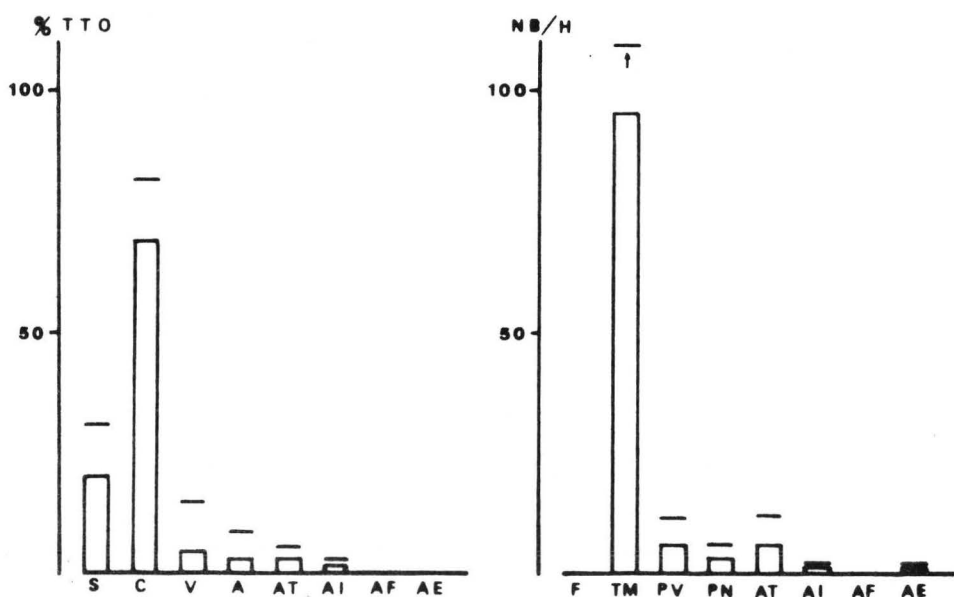
Tableau 2.5. *Symphodus cinereus*. Durée Moyenne + 1 écart-type, durée minimum et durée maximum (en jours) des différentes phases du cycle de nidification des mâles terminaux (n=6)

	Moyenne	Min.	Max.
Phase construction	1.7 ± 0.5	1	2
Phase activité sexuelle	2.5 ± 1.1	1	4
Phase ventilation	10 ± 1.4	8	12
CYCLE COMPLET	14.2 ± 2.5	11	18

4) Phase de construction

Pendant cette phase, Symphodus cinereus passe l'essentiel de son temps à transporter des matériaux pour son nid (figure 2.28). Il manifeste déjà une certaine activité sexuelle et effectue des parades occasionnelles devant les femelles, mais elles ne pondent pas dans le nid et il n'y a pas de fécondation (figure 2.28). Nous n'avons pas observé lors de nos comptages les combats entre mâles que MICHEL (1981) décrit au début du cycle de Symphodus cinereus (figure 2.28).

Figure 2.28 : Symphodus cinereus. Mâles terminaux en phase de construction. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=6).



- S = activité sexuelle
- C = activité de construction
- V = activité de ventilation
- A = activité alimentaire
- AT = agression mâle terminal - mâle terminal
- AI = agression mâle terminal - mâle initial
- AF = agression mâle terminal - femelle
- AE = agression mâle terminal - autre espèce
- F = fécondation
- TM = transport de matériaux
- PV = période ventilatoire
- PN = prise de nourriture

La barrette représente + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

Pour construire son nid, Symphodus cinereus commence par creuser le sable au moyen de sa bouche et rejette celui-ci en tas. Après 4 ou 5 de ces mouvements, il stabilise le petit amas de sable formé en introduisant dans celui-ci quelques brins d'algues, à l'aide de mouvements saccadés de la tête. Il poursuit ensuite les mouvements de creusement, en les alternant avec des transports d'algues destinées à consolider la construction. Il forme ainsi dans le sable une petite dépression surélevée à l'avant et sur les côtés. Il effectue alors des navettes plus nombreuses entre les points où il prélève les algues (parfois à plus de 15 mètres) et le nid en construction. Ainsi, il tapisse d'algues le fond et les côtés de la dépression creusée dans le sable. Il dépose aussi sur le nid des cailloux et des débris coquilliers en petite quantité. Pour se fournir en matériaux, Symphodus cinereus arrache des algues. Parfois, il ramasse seulement de simples débris. Nous avons retrouvé dans les nids de Symphodus cinereus une grande variété d'algues : Stypocaulon scoparium, Dilophus fasciola, Cladophora sp., Spyridia filamentosa, Jania rubens, Polysiphonia sertularioides, Sphondylothamnion multifidum, Sphaeclaria sp., Dasya sp., Cystoseira balearica et les débris de Posidonia oceanica (1).

5) Phase d'activité sexuelle

Quand le mâle terminal est prêt à recevoir les femelles, il se dirige vers toute femelle qui passe à proximité, passe devant elle, puis revient au nid au-dessus duquel il se place, la tête dirigée vers le bas. La femelle s'approche, le corps cambré en forme de S (figure 2.29). Le mâle se pose alors sur le nid et pendant que la femelle passe et repasse devant lui, il s'incline d'un côté puis de l'autre, le dos restant toujours orienté vers la femelle. La femelle se glisse alors dans le nid et pond en frappant le fond de son ventre. Le mâle féconde immédiatement les oeufs. Plusieurs pontes peuvent ainsi se succéder dans un mouvement tournant au-dessus du nid (figure 2.30).

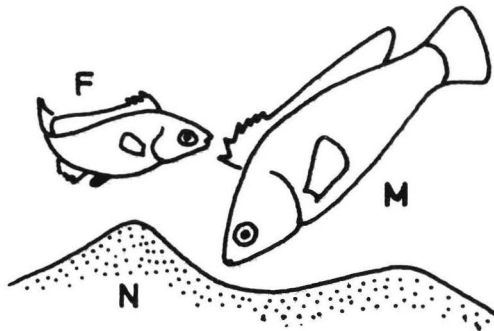
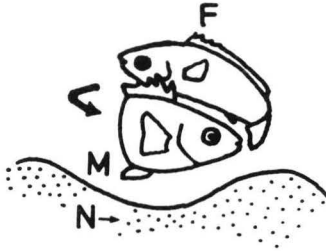


Figure 2.29 : Symphodus cinereus. Attitude de la femelle (F) et du mâle (M) au moment où la femelle s'approche du nid (N) (d'après photo sous-marine).

(1) Nous remercions A. MEINESZ (Université de Nice) pour ces identifications.

Figure 2.30 : Symphodus cinereus. Mouvement de ponte tournoyant au-dessus du nid. F = femelle ; M = mâle ; N = nid (d'après photo sous-marine).



Autour d'un mâle terminal actif, il y a souvent plusieurs femelles. D'après MICHEL (1981), des rapports hiérarchiques basés sur la taille s'établissent entre les femelles. Cependant, bien que certaines femelles s'attardent parfois autour d'un nid, la composition du groupe de femelles varie constamment. Il y a parfois des mâles initiaux à proximité du nid. Cependant, les mâles se tiennent toujours loin et sont agressés à la moindre approche. Ils effectuent parfois des fécondations parasites* dans les nids des mâles terminaux.

Pendant la phase d'activité sexuelle, le mâle terminal consacre la moitié de son temps à parader devant les femelles. Les fréquences de fécondations sont élevées (figure 2.31). Les périodes d'activité sexuelle alternent avec des périodes au cours desquelles le mâle recouvre les oeufs avec des algues et des débris coquilliers. Cette activité de construction reste importante durant toute la phase d'activité sexuelle (figure 2.31). Les agressions contre les mâles initiaux sont peu nombreuses, car leurs interventions sont rares (figure 2.31).

A la fin de la phase d'activité et pendant la phase de ventilation, le mâle terminal recouvre son nid de cailloux et de débris coquilliers. Il forme ainsi une couche de protection. Du côté opposé à la partie la plus relevée du nid, le mâle laisse un trou de ventilation où les algues affleurent (figure 2.32).

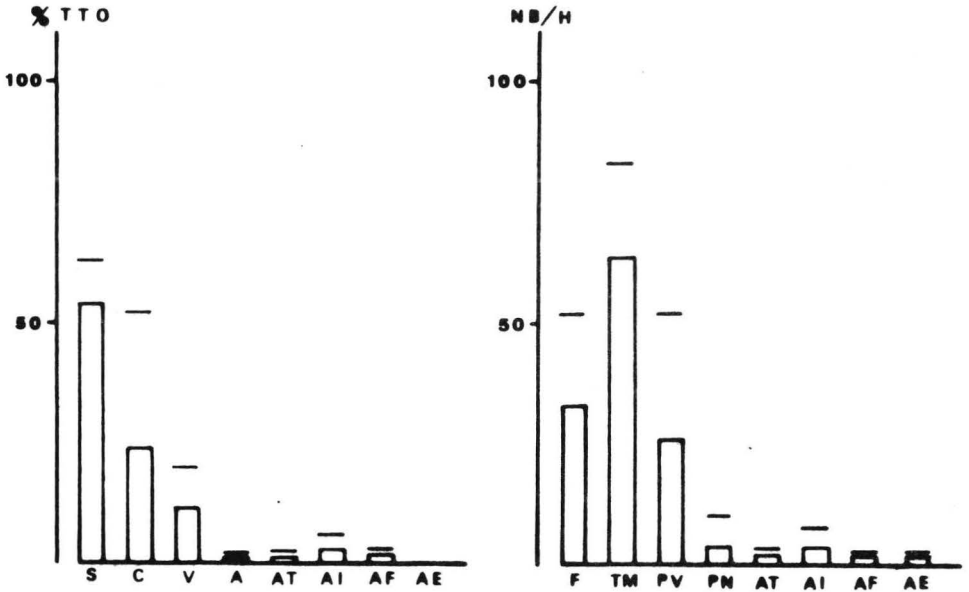
6) Phase de ventilation

Pendant la phase de ventilation, le mâle passe de longues périodes à ventiler sur son nid. Il recommence à s'alimenter et continue à apporter des matériaux pour la couche de protection (figure 2.33).

7) Phase d'inactivité

Entre deux cycles, les mâles terminaux s'alimentent normalement. Quelquefois, ils visitent leur ancien nid.

Figure 2.31 : Symphodus cinereus. Mâles terminaux en phase d'activité sexuelle. Pourcentage du temps de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=6).



- S = activité sexuelle
- C = activité de construction
- V = activité de ventilation
- A = activité alimentaire
- AT = agression mâle terminal - mâle terminal
- AI = agression mâle terminal - mâle initial
- AF = agression mâle terminal - femelle
- AE = agression mâle terminal - autre espèce
- F = fécondation
- TM = transport de matériaux
- PV = période ventilatoire
- PN = prése de nourriture

La barrette représente ± 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

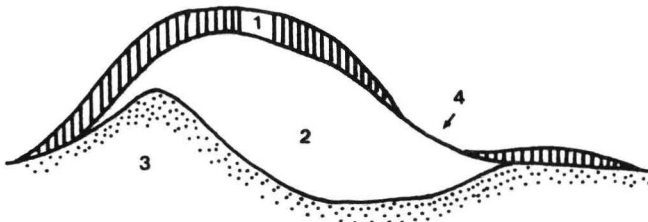
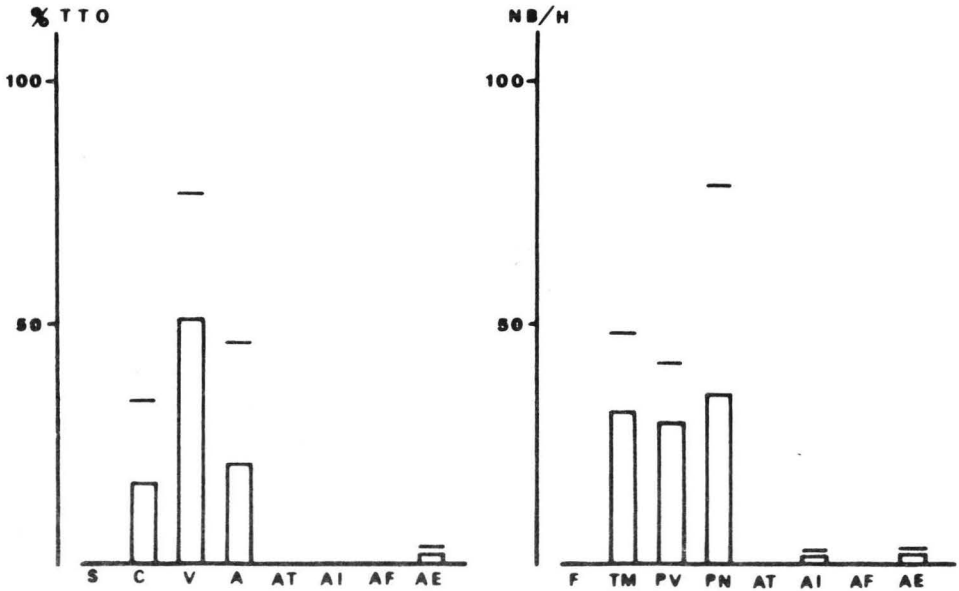


Figure 2.32 : Symphodus cinereus. Structure du nid.
 1. Couche de protection
 2. Couche de base et lits de ponte
 3. Substrat sableux
 4. Trou de ventilation

Figure 2.33 : *Symphodus cinereus*. Mâles terminaux en phase de ventilation. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=6).



- S = activité sexuelle
- C = activité de construction
- V = activité de ventilation
- A = activité alimentaire
- AT = agression mâle terminal - mâle terminal
- AI = agression mâle terminal - mâle initial
- AF = agression mâle terminal - femelle
- AE = agression mâle terminal - autre espèce
- F = fécondation
- TM = transport de matériaux
- PV = période ventilatoire
- PN = prise de nourriture

La barrette représente ± 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

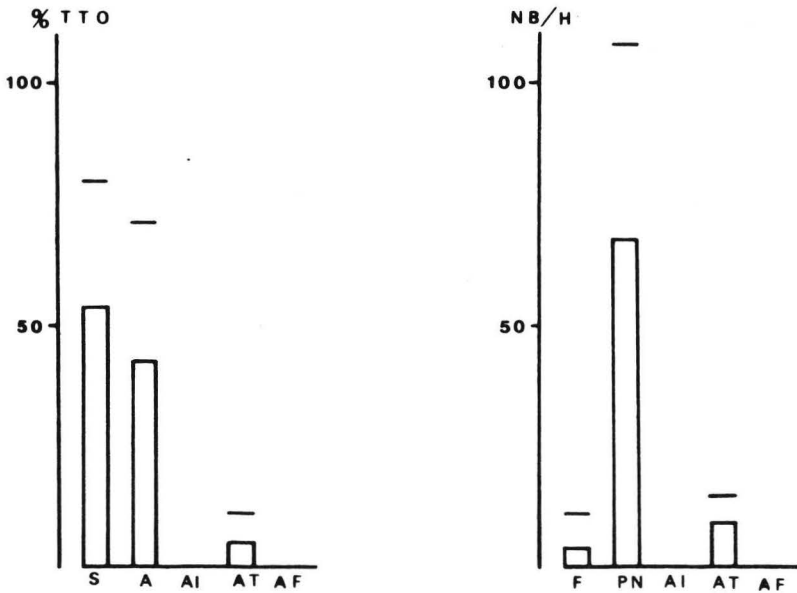
8) Territorialité

Au début du cycle, le territoire d'un mâle terminal est grand (25 m² selon MICHEL, 1981). Pendant la phase d'activité sexuelle et de ventilation, le mâle terminal ne défend plus qu'un tout petit périmètre autour du nid (environ 1 mètre). Cependant, d'après MICHEL (1981), les frontières initiales du territoire continuent à être respectées par les voisins directs. Au cours de cycles successifs, le mâle terminal déplace son territoire s'il y a de l'espace disponible (MICHEL, 1981).

D.3. Comportement des mâles initiaux*

Les mâles initiaux sont très "discrets" et on en rencontre peu. Ils se cachent parfois dans l'herbier à proximité d'un nid pour tenter d'y effectuer des fécondations parasites*. La fréquence de leurs fécondations paraît très faible dans les conditions de notre zone de travail (figure 2.34). Même lorsqu'ils sont au voisinage des nids, ils continuent à s'alimenter très activement (figure 2.34). D'après MICHEL (1981), les mâles initiaux seraient très sédentaires.

Figure 2.34 : *Symphodus cinereus*. Mâles initiaux actifs sexuellement autour des nids. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=4).



- S = activité sexuelle
- A = activité alimentaire
- AI = agression mâle initial - mâle initial
- AT = agression mâle initial - mâle terminal
- AF = agression mâle initial - femelle
- F = fécondation
- PN = prise de nourriture

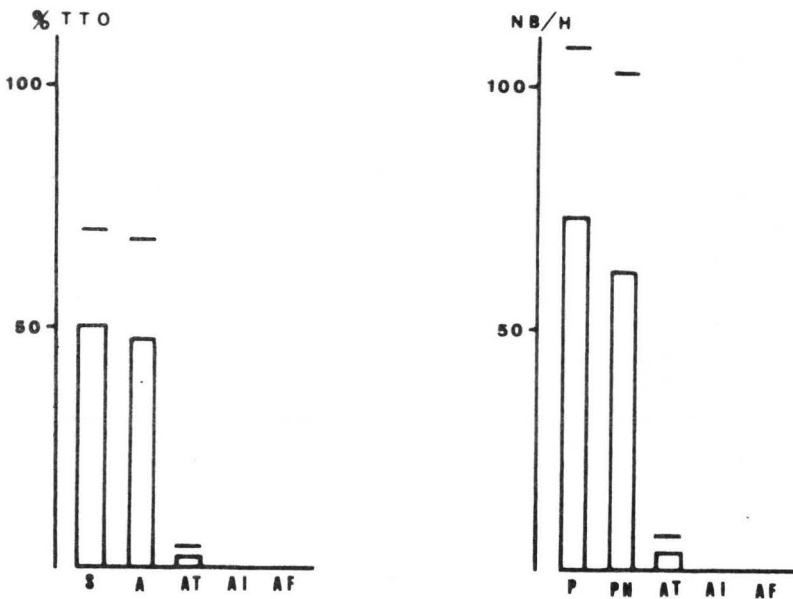
La barrette = ± 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

D.4. Comportement des femelles

Pendant la journée, durant la reproduction, les femelles alternent les périodes durant lesquelles elles s'alimentent et les périodes d'activité sexuelle. Leur fréquence de pontes, dans ce dernier cas, est très élevée (figure 2.35).

Les femelles effectuent de longs déplacements rectilignes à la recherche des mâles terminaux entre les chenaux intermattes et les taches sableuses (MICHEL, 1981, a enregistré des déplacements de 250 mètres). Les femelles paraissent parfaitement connaître la position des chenaux intermattes, puisqu'elles se déplacent, sans hésiter quant à la direction, au-dessus d'un herbier qui ne laisse apparaître aucun point de repère. D'après MICHEL (1981), les femelles suivent toujours les mêmes "routes" au-dessus de l'herbier.

Figure 2.35 : *Symphodus cinereus*. Femelles actives sexuellement autour des nids. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=4).



- S = activité sexuelle
- A = activité alimentaire
- AI = agression femelle - mâle initial
- AT = agression femelle - mâle terminal
- AF = agression femelle - femelle
- P = ponte
- PN = prise de nourriture

La barrette = + 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

D.5. Comportements hivernaux

En dehors de la reproduction, Symphodus cinereus continue à vivre sur les taches de sable à proximité de l'herbier. Cependant, on retrouve parfois des individus qui s'alimentent en milieu rocheux. Parfois, Symphodus cinereus s'associe aux petites troupes de Symphodus ocellatus.

E. Symphodus mediterraneus (Linné, 1758)

E.1. Présentation générale

Symphodus mediterraneus est un des plus grands crénilabres (taille maximum : 20 cm). Il est peu fréquent dans notre zone de travail et on le rencontre aussi bien sur l'herbier de Posidonies que dans les milieux rocheux. Il peut vivre près de la surface ou en milieu très profond (plus de 45 mètres). FIEDLER (1964) établit un éthogramme succinct, QUIGNARD (1966) étudie ses caractéristiques méristiques, HELAS (1981) décrit ses patrons de coloration.

Symphodus mediterraneus est une espèce dichromatique permanente*. Toute l'année, il est possible de distinguer une livrée initiale et une livrée terminale.

Livrée initiale* : elle concerne les femelles et la plupart des jeunes mâles. Le corps est marron, le ventre est jaunâtre ou grisâtre. Ce poisson porte une grosse tache noire dans la partie supérieure du pédoncule caudal. Un petit croissant jaune borde le pédoncule des nageoires pectorales. La papille génitale bleu noir des femelles est énorme. Elle est moins développée chez les mâles.

Livrée terminale* : elle caractérise les mâles nidificateurs et quelques jeunes mâles non nidificateurs. Le dos est grisâtre et les flancs sont rouge brique. La gorge et le ventre sont bleu vif. De fines lignes longitudinales du même bleu, formées par une succession de taches, parcourent le corps de la tête à la queue. L'oeil noir est entouré d'un cercle jaune or très visible. Les lèvres sont très blanches. La base des nageoires pectorales est bordée d'une tache noire, elle-même ourlée d'un croissant jaune éclatant. Un gros "spot" noir couvre la partie supérieure du pédoncule caudal. Cette livrée très brillante pâlit un peu en hivers, mais reste parfaitement identifiable.

E.2. Comportement des mâles terminaux*

1) Comportements agonistiques

Les mâles terminaux sont très dispersés et les combats sont très rares aussi bien avant que pendant les reproductions. Les comportements agonistiques des mâles terminaux sont très proches de ceux que nous avons déjà décrits pour les espèces précédentes. Les deux poissons s'approchent lentement l'un de l'autre en présentant le dos à l'adversaire. Ils peuvent alors se placer parallèlement pour effectuer une parade latérale circulaire et ascendante. Si le combat continue, les deux poissons s'écartent, puis reviennent l'un vers l'autre face à face. Ils se prennent par la bouche et tentent de pousser l'adversaire vers le bas.

2) Aspect cyclique du comportement reproducteur

Les comportements des mâles terminaux sont cycliques. Le cycle de reproduction comporte trois phases. Cependant, *Symphodus mediterraneus* ne ventile pas les oeufs et la troisième phase consiste en une simple protection du nid contre les prédateurs (figure 2.36).

Figure 2.36 : *Symphodus mediterraneus*. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le mâle terminal à chaque activité pendant un cycle de nidification d'un mâle terminal. Moyenne entre une observation de 60 min le matin et 60 min l'après-midi. Cercle plein = activité de construction (C), carré plein = activité sexuelle (S), carré vide = activité alimentaire (A). Phase de construction : jours 1 et 2 ; phase d'activité sexuelle : jours 3 et 4 ; phase de protection = jours 5 à 8.

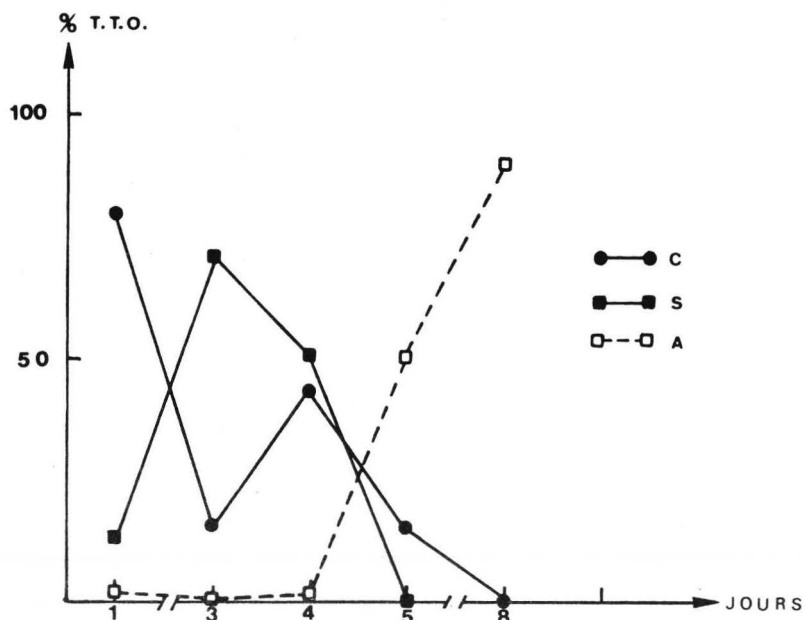


Tableau 2.6. *Symphodus mediterraneus*. Durée \pm 1 écart-type, durée minimum et durée maximum (en jours) des différentes phases du cycle de nidification (n=6).

Phases	Moyenne	Maximum	Minimum
Construction	1.5 \pm 0.5	2	1
Activité sexuelle	2.3 \pm 1	4	1
Protection oeufs	5.2 \pm 0.8	6	4
CYCLE COMPLET	9.0 \pm 1.5	12	8

3) Durée et synchronisation des cycles de nidification

Les nids sont très dispersés et il n'y a aucune synchronisation des cycles de reproduction. La durée individuelle des phases et du cycle de nidification varie beaucoup (tableau 2.6).

Les mâles terminaux effectuent jusqu'à 6 cycles successifs. La distance entre les différents nids successifs varie beaucoup. Elle est souvent importante (9.1 ± 6.5 m, $n=8$).

4) Phase de construction

Comme les autres crénilabres, Symphodus mediterraneus construit son nid en effectuant des navettes entre le site de nidification et quelques points où il pèle les algues (rarement écartés de plus de 10 mètres du nid en construction). Il construit son nid aussi bien sur le rocher que sur des fonds vaseux ou sableux. Le nid n'a pas de forme particulière. Il est simplement constitué par une accumulation d'algues formant une plaque d'environ une dizaine de centimètres de diamètre et de 4 ou 5 centimètres d'épaisseur. De temps à autre, le mâle terminal crache au-dessus de cette construction des "bouchées" de sable fin. Le nid est essentiellement constitué de cystoseires.

5) Phase d'activité

Pour attirer les femelles, le mâle sort de son nid, passe à proximité de la femelle en exposant son ventre, puis conduit celle-ci vers le nid en la redirigeant constamment vers ce dernier (figure 2.37). La femelle s'approche du nid en cambrant le corps en forme de S et en présentant la papille génitale. A l'approche de la femelle, le mâle frappe plusieurs fois le fond du nid de sa bouche. La femelle entre dans le nid et pond en frappant le fond de son ventre. Elle est suivie par le mâle qui féconde les oeufs dans le même mouvement. Plusieurs pontes peuvent ainsi se succéder. Les nids étant dispersés, il y a rarement plus de deux femelles autour d'un nid.

Il y a des mâles initiaux autour de certains nids. Ceux-ci s'approchent du nid en cambrant le corps comme les femelles ou en se cachant. Ils y effectuent des fécondations parasites* parfois très nombreuses.

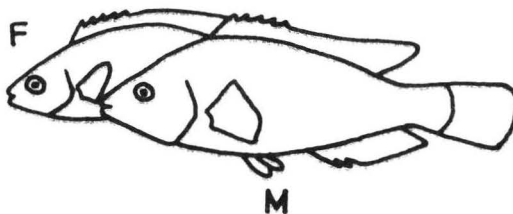


Figure 2.37 : Symphodus mediterraneus. Nage de conduite de la femelle (F) par le mâle (M) vers le nid (N) (d'après photo sous-marine).

Pendant la phase d'activité sexuelle, le mâle terminal apporte de temps à autre des algues et recouvre les oeufs. A la fin de la phase d'activité sexuelle, il continue à construire de la même manière. Il ne dispose pas de couche de protection. Il apporte seulement un peu plus de sable (figure 2.38). Lors de la phase d'activité, le volume du nid augmente (diamètre : \pm 20 cm, épaisseur : \pm 6 cm).

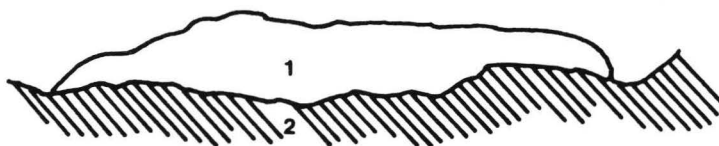


Figure 2.38 : Symphodus mediterraneus. Structure du nid.
 1. Couche de base et de ponte
 2. Substrat rocheux.

6) Phase de protection des oeufs

Symphodus mediterraneus ne ventile pas. Pendant la troisième phase du cycle de nidification, il consacre l'essentiel de son temps à s'alimenter (figure 2.36). Cependant, il recherche ses proies très près du nid. Ainsi, il peut facilement intervenir contre les prédateurs d'oeufs qui sont nombreux à s'approcher d'un nid apparemment sans protection. Les agressions contre ces prédateurs sont nombreuses et le temps consacré à cette activité est très important dans cette phase du cycle (figure 2.36).

7) Mâles terminaux non nidificateurs

Il arrive quelquefois que des mâles terminaux tentent d'effectuer des fécondations parasites*. Ces mâles terminaux sont souvent beaucoup plus petits que les mâles nidificateurs. FIEDLER (1964) signale qu'il a observé des mâles terminaux capables de prendre en combattant le nid d'un autre mâle terminal (comme dans le cas de Symphodus ocellatus). Il ne précise pas si ces mâles sont capables de pondre normalement dans le nid qu'ils ont volé.

E.3. Comportement des mâles initiaux*

Les mâles initiaux semblent voyager de nid en nid. Ils paraissent consacrer beaucoup de temps à s'alimenter. La fréquence de leurs fécondations parasites peut être élevée à certains moments, mais semble faible en moyenne.

E.4. Comportement des femelles

Il est identique à celui des autres crénilabres. Pendant la période de reproduction, chaque jour, les femelles ont des périodes durant lesquelles elles s'alimentent. Lorsqu'elles "veulent" pondre, elles se déplacent, parfois en petits groupes de deux ou trois, et vont visiter les mâles terminaux actifs. Il semble qu'elles se déplacent dans un secteur très large (un déplacement de plus de 200m a été mesuré).

E.5. Comportements hivernaux

Après la période de reproduction, les Symphodus mediterraneus s'alimentent isolément. Les grands mâles sont relativement sédentaires. Les petits individus se déplacent parfois en groupe de 4 ou 5 individus.

F. Symphodus tinca (Linné, 1758)

F.1. Présentation générale

Symphodus tinca est le plus grand des crénilabres (taille maximum : + 35 cm). Il vit en milieu rocheux, où il est très abondant, depuis la surface jusqu'à environ 40 mètres. FIEDLER (1964) a établi un éthogramme de cette espèce. QUIGNARD (1966) étudia ses caractéristiques méristiques. HELAS (1981) décrit ses patrons de coloration.

Symphodus tinca présente un dichromatisme non permanent*. On peut reconnaître, pendant la période de reproduction, une livrée initiale et une livrée terminale. En hiver, les deux livrées se ressemblent beaucoup.

Livrée initiale* : elle est présentée par les femelles et les mâles juvéniles. Le dos et les flancs sont gris brun délavé. Le ventre est gris argenté. La tête porte un masque facial noir très large. Les flancs sont soit uniformes, soit marqués de deux larges bandes longitudinales brun foncé.

Livrée terminale* : c'est la livrée des mâles. Cette livrée est très brillante. Le dos et les flancs du poisson sont jaune citron. Les flancs présentent trois bandes longitudinales composées de points rouges et bleus. Une large tache noire est située juste derrière la nageoire pectorale. Le masque facial noir est large. Les nageoires sont maculées de taches bleu métallisé.

Symphodus tinca atteint une taille importante (le plus grand spécimen que nous ayons vu avait 330 mm de longueur totale). Cependant, les mâles sont sexuellement matures dès la taille de 100 mm environ. Cette constatation nous amène à déterminer trois catégories de mâles adultes facilement reconnaissables sur le terrain : les petits mâles (taille moyenne : 120 mm) dont la livrée peut pâlir et parfois ressembler à la livrée initiale ; les mâles moyens (taille moyenne : + 200 mm) dont la livrée est fixe ; les grands mâles (taille moyenne : + 280 mm) qui sont les seuls à construire des nids.

F.2. Comportement des grands mâles

Contrairement aux autres crénilabres, Symphodus tinca ne construit qu'un seul nid chaque année. Il l'entretient durant toute la période de reproduction.

1) Comportements agonistiques

Comme chez les autres crénilabres, les combats territoriaux qui précèdent la reproduction sont rares, les sites de nidification étant souvent très éloignés les uns des autres. Ces combats restent rares pendant la saison de reproduction.

Les comportements agonistiques de cette espèce font intervenir des parades latérales rectilignes, des parades latérales circulaires et ascendantes ainsi que des prises de bouche et des tentatives de morsures sur le corps de l'adversaire, identiques à celles que nous avons décrites pour les espèces précédentes.

2) Durée individuelle de la nidification, absence de comportements cycliques

La durée individuelle de nidification, c'est-à-dire la période durant laquelle le grand mâle continue à entretenir le nid, varie beaucoup individuellement. La moyenne est de 31.4 jours + 9.6 (n=5, min : 24 j., max. : 47j.). Les activités de construction, les activités sexuelles et les activités d'entretien du nid (Symphodus tinca ne ventile pas) ne s'organisent pas cycliquement (figure 2.39). En particulier, les périodes où se manifeste une activité sexuelle sont de longueur variable. L'intervalle qui les sépare n'est pas régulier (fig. 2.39). Il n'y a pas de synchronisation entre les différents mâles.

3) Construction et caractéristiques du nid

Symphodus tinca construit son nid en apportant de très gros brins de Cystoseira balearica et Cystoseira stricta qu'il arrache du substrat. Il se procure les algues parfois très loin (des déplacements de 40 mètres ne sont pas rares). Le nid est construit sur une surface rocheuse généralement inclinée (parfois jusqu'à la verticale). Le mâle profite d'une crevasse dans le rocher ou de petites grottes pour accumuler les algues. Le nid prend la forme de l'endroit où les algues sont accumulées (fig. 2.40). Le nid est très grand puisqu'il couvre une surface de $1.3 \text{ m}^2 \pm 0.5$ (n=5).

Au cours de la saison de reproduction, le mâle recouvre constamment les oeufs. Les matériaux qu'il apporte sont toujours identiques et il n'y a pas de véritable couche de protection individualisée.

Les sites de nidification adéquats paraissent peu nombreux dans notre aire de travail et les nids sont très dispersés (voir analyse plus détaillée au chapitre 3).

4) Activités moyennes et comportements durant la saison de reproduction

Les activités de Symphodus tinca nidificateur varient beaucoup au cours de la journée et pendant toute la période de reproduction.

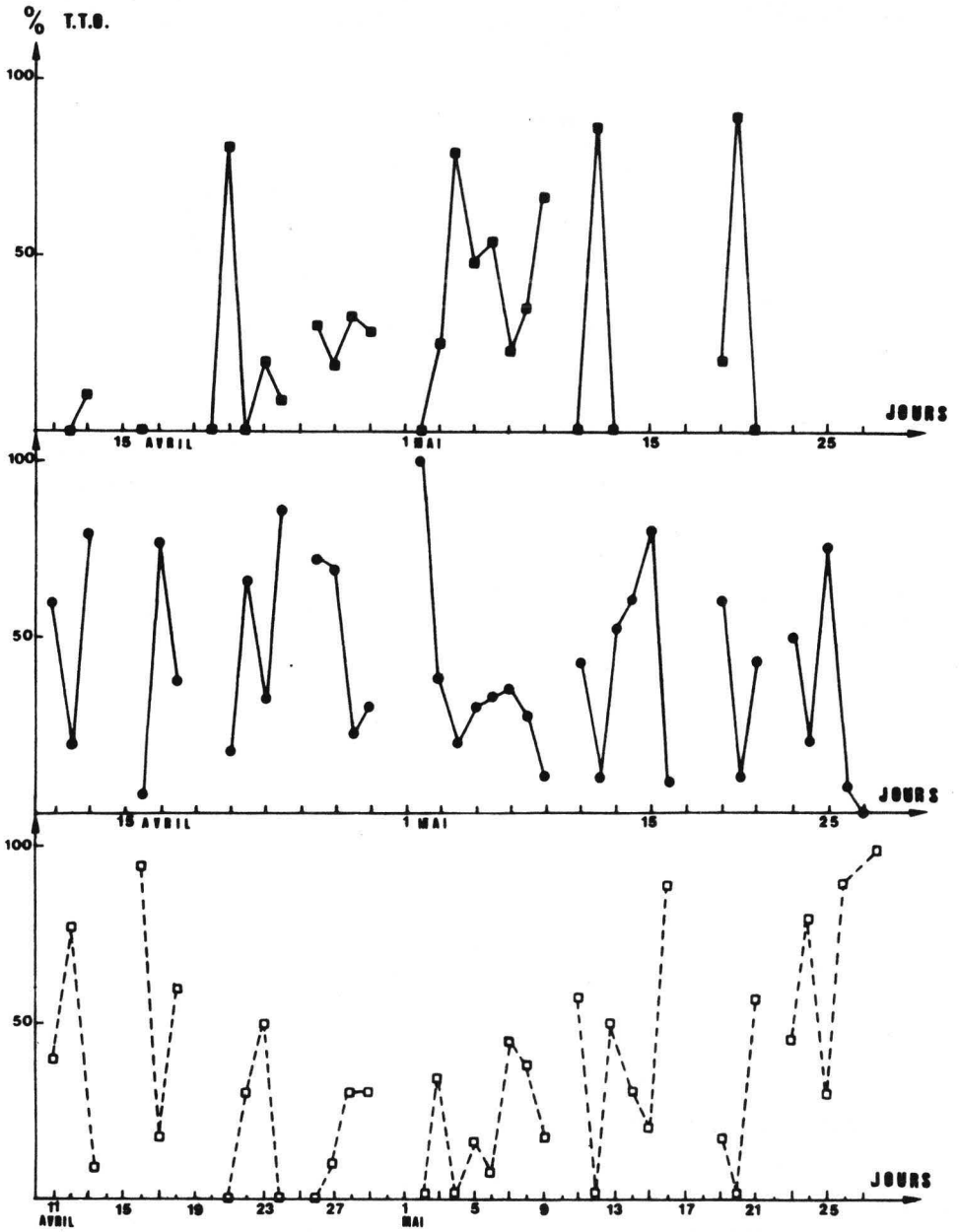
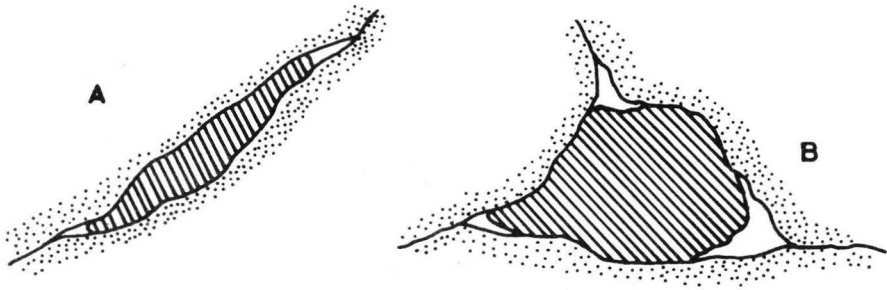


Figure 2.39 : *Symphodus tinca*. Pourcentage du temps total consacré à chaque activité (% T.T.O.) par un mâle nidificateur au cours d'une période de 45 jours pendant la période de reproduction. Carré plein = activité sexuelle, carré vide = activité alimentaire, cercle plein = activité de construction. Moyenne entre une observation de 60 min le matin et 60 min l'après-midi.

Figure 2.40 : *Symphodus tinca*. Morphologie des nids. A : allongé dans une faille rocheuse, B : étalé dans une dépression rocheuse.



L'étude quantitative des activités et comportements des grands mâles nidificateurs montre que, en moyenne, ils partagent équitablement le temps entre les soins parentaux (entretien du nid, protection contre les prédateurs d'oeufs) et l'activité alimentaire qui reste très importante pendant toute la saison de reproduction (figure 2.41). Les activités liées aux comportements sexuels (activité sexuelle et agression contre les autres mâles) sont sporadiques et ne représentent en moyenne qu'une part peu importante du temps (figure 2.41). De même, la fréquence moyenne de fécondation est relativement peu élevée (figure 2.41).

5) Parade sexuelle

La parade sexuelle de *Symphodus tinca* est très simple. Le mâle sort du nid, se dirige vers la femelle en nageant rapidement et vient se placer parallèlement à elle à quelques centimètres et un peu en retrait. Les deux poissons nagent ainsi vers le nid (figure 2.42). Au-dessus du nid, les deux partenaires effectuent une série de cercles très larges dans la même position. Au cours de cette nage parallèle et circulaire, la femelle pond en infléchissant simplement son mouvement pour frôler de son ventre le fond du nid. Le mâle, qui est toujours en léger retrait féconde les oeufs immédiatement en frôlant le point de ponte de la même manière. Plusieurs pontes peuvent se succéder ainsi.

F.3. Comportement des mâles moyens

1) Comportements reproducteurs

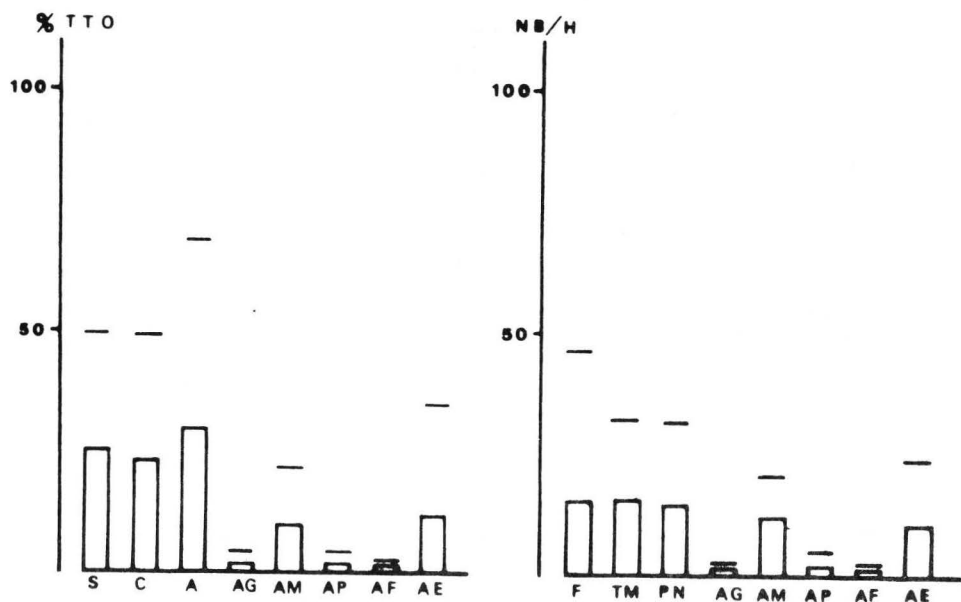
Les mâles moyens ne construisent pas de nid. Cependant, ils sont capables d'effectuer une parade sexuelle parfaite et de féconder ainsi les oeufs des femelles sans l'intervention d'un grand mâle nidificateur.

Les mâles moyens se reproduisent de trois façons différentes :

- (a) ils paradent avec les femelles et fécondent les oeufs en dehors d'un nid. Les oeufs sont alors abandonnés à même le substrat.
- (b) ils paradent devant les femelles attirées par le nid d'un grand mâle et pondent avec celles-ci dans le nid de ce dernier.
- (c) ils effectuent aussi des fécondations parasites dans le nid du grand mâle. Ces fécondations se font aux dépens soit du mâle nidificateur, soit d'autres mâles non nidificateurs.

Lorsqu'ils pondent à l'extérieur d'un nid, on constate que les partenaires dispersent beaucoup plus les points de ponte que lors de la ponte au nid.

Figure 2.41 : *Symphodus tinca*. Mâles nidificateurs pendant la nidification. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 60 min (n=21).



- S = activité sexuelle
- C = activité de construction
- A = activité alimentaire
- AG = agression grand mâle - grand mâle
- AM = agression grand mâle - moyen mâle
- AP = agression grand mâle - petit mâle
- AF = agression grand mâle - femelle
- AE = agression grand mâle - autre espèce
- F = fécondation
- TM = transport de matériaux
- PN = prise de nourriture

La barrette = ± 1 écart-type

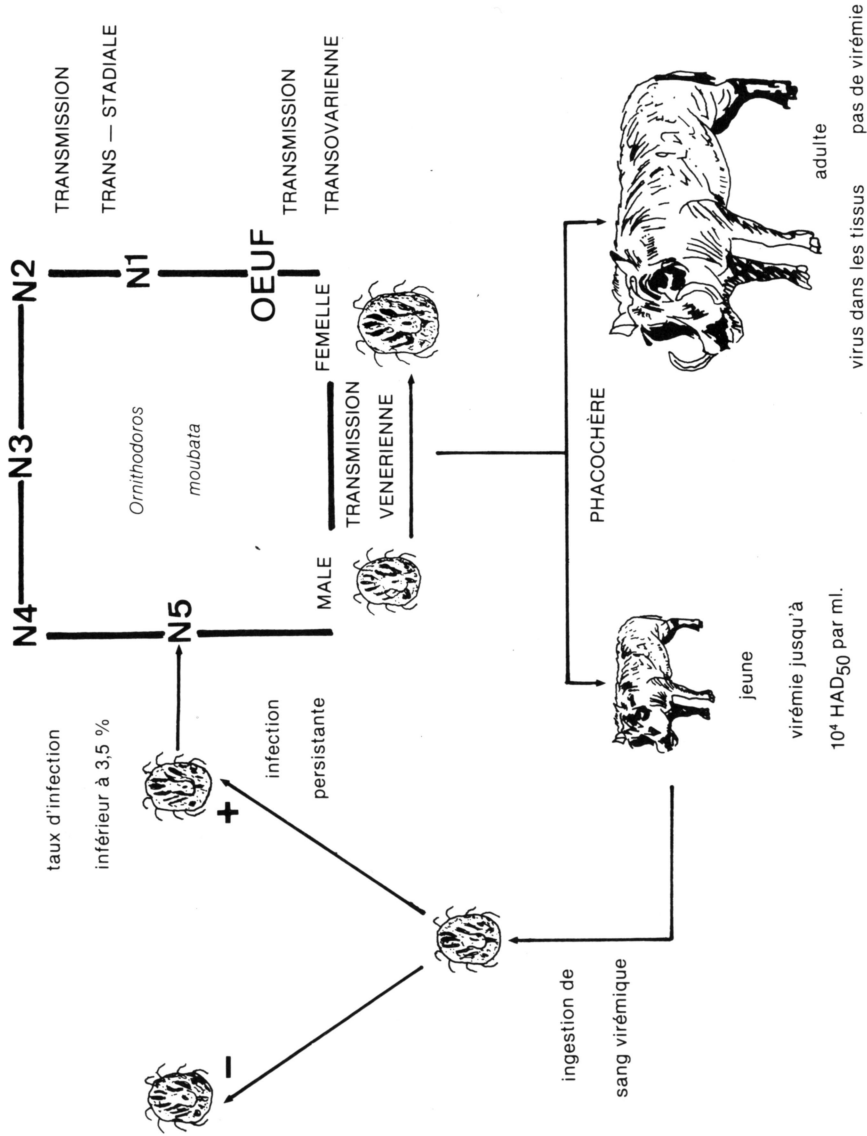


Fig. 1. Cycle de transmission du virus de la PPA chez les phacochères et les ornithodores.

6. LA PESTE BOVINE (RINDERPEST)

La peste bovine (PB) est sans doute la maladie infectieuse la plus létale et la plus dangereuse (potentiellement) qui affecte les artiodactyles. Causée par un paramyxovirus du groupe des morbillivirus, elle se caractérise essentiellement par de la fièvre, une stomatite érosive et une gastroentérite sévère.

Historiquement, la maladie a dévasté plusieurs millions d'animaux domestiques et sauvages en Asie, en Europe et en Afrique et les nombreuses panzooties de peste bovine ont été à l'origine de l'établissement d'une communauté d'intérêts entre les vétérinaires et les conservateurs de la faune en Afrique; toutefois, il existe parfois des conflits apparents dans les attitudes de ces deux groupes en ce qui concerne les réservoirs et/ou vecteurs de la peste bovine (PLOWRIGHT, 1982). Actuellement, la PB sévit à l'état enzootique en Afrique intertropicale, au Proche et Moyen Orient et dans le Sub-continent Indien. La PB reste, en Afrique, une des maladies les plus redoutables, tant chez les animaux domestiques que chez les animaux sauvages, du fait de sa létalité (PASTORET et SALIKI, 1985).

Toutes les espèces appartenant à l'ordre des artiodactyles sont probablement réceptives au virus de la peste bovine; les espèces les plus sensibles appartiennent aux sous-ordres des ruminants et des suidés (PLOWRIGHT, 1968). Les espèces sauvages réceptives peuvent être classées comme suit (PLOWRIGHT, 1982) :

Espèces fortement sensibles :

Sensibilité très élevée :

Buffle	<i>Syncerus caffer</i>
Phacochère	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>
Eland	<i>Taurotragus oryx</i> et <i>T. derbianus</i>
Koudou	<i>Tragelaphus strepsiceros</i> et <i>T. imberbis</i>

Sensibilité élevée :

Girafe	<i>Giraffa camelopardalis</i>
Guib harnaché	<i>Tragelaphus scriptus</i>
Potamochère	<i>Potamochoerus porcus</i>
Sitatunga	<i>Tragelaphus spekei</i>
Cobe de Buffon	<i>Kobus kob</i>
Hylochère	<i>Hylchoerus meinertzhageni</i>
Bongo	<i>Boocercus euryceros</i>
Gnous	<i>Connochaetes</i> spp.

Espèces faiblement sensibles :

Sensibilité modérée :

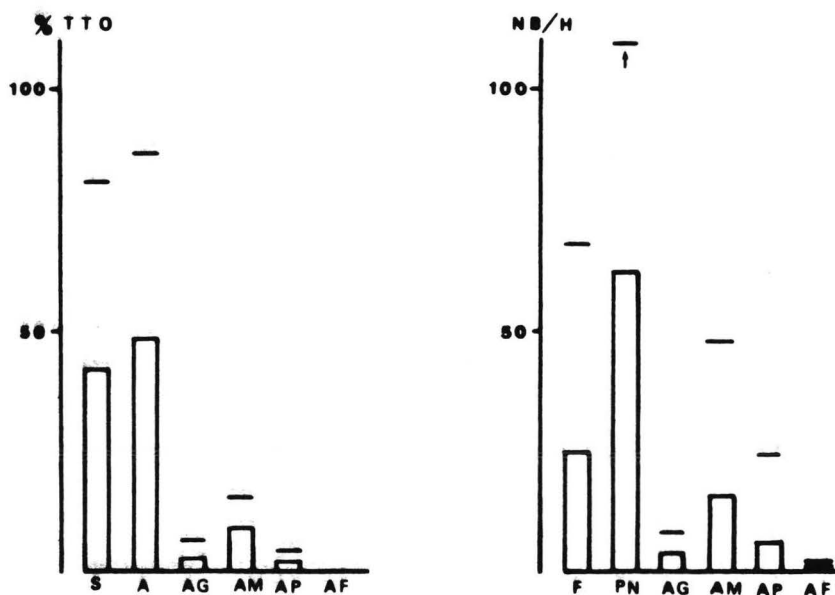
Réduncas	<i>Redunca</i> spp.
Damalisque	<i>Damaliscus korrigum</i>
Blesbok	<i>Damaliscus dorcas albigrons</i>
Bontebok	<i>Damaliscus dorcas pygargus</i>

du nid et leur activité sexuelle décroît. Ils fécondent cependant encore des femelles, mais complètement en dehors du nid.

4) Activités moyennes et comportement des mâles moyens pendant toute la saison de reproduction

Les mâles moyens n'apportent pas de soins parentaux aux oeufs. Ils consacrent en moyenne beaucoup de temps aux comportements sexuels (figure 2.44). La fréquence de fécondation est élevée (figure 2.44). La plupart des comportements d'agression sont dirigés contre les autres mâles moyens, notamment lors des compétitions pour l'accès au nid. L'activité alimentaire reste très importante (figure 2.44).

Figure 2.44 : *Symphodus tinca*. Mâles moyens choisis au hasard pendant la période de reproduction (actifs sexuellement autour des nids ou non). Pourcentage du temps total de l'observation (%T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 30 à 60 min (n=21).



- S = activité sexuelle
- A = activité alimentaire
- AG = agression mâle moyen - grand mâle
- AM = agression mâle moyen - mâle moyen
- AP = agression mâle moyen - petit mâle
- AF = agression mâle moyen - femelle
- F = fécondation
- PN = prise de nourriture

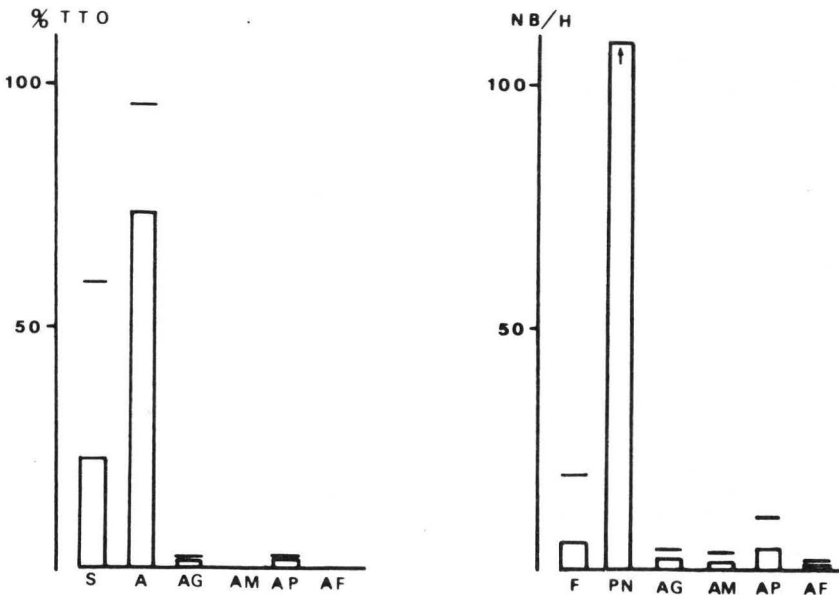
La barrette = ± 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

F.4. Comportement des petits mâles

1) Comportement reproducteur

Les petits mâles peuvent parader devant les femelles et féconder sans l'intervention d'un grand mâle. Cependant, il est rare de les voir se reproduire ainsi. Le plus souvent, les petits mâles effectuent des fécondations parasites sur la ponte des moyens ou des grands mâles. Lorsqu'ils tentent d'attirer une femelle, les petits mâles arborent une livrée terminale aussi brillante que celle des grands mâles. Par contre, lorsqu'ils s'approchent d'un nid pour y effectuer des fécondations parasites, la livrée des petits mâles pâlit. Elle ressemble alors beaucoup à la livrée initiale. L'activité alimentaire est en moyenne l'activité essentielle des petits mâles (figure 2.45). Ils consacrent relativement peu de temps à l'activité sexuelle et la fréquence de fécondation de ces mâles est faible (figure 2.45).

Figure 2.45 : *Symphodus tinca*. Petits mâles choisis pendant la période de reproduction (actifs sexuellement autour des nids ou non). Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 30 à 60 min (n=13).



S = activité sexuelle
A = activité alimentaire
AG = agression petit mâle - grand mâle
AM = agression petit mâle - moyen mâle
AP = agression petit mâle - petit mâle
AF = agression petit mâle - femelle
F = fécondation
PN = prise de nourriture

La barrette indique ± 1 écart-type (la flèche indique une valeur hors de l'échelle).

2) Relations sociales entre petits mâles et grands mâles

Les relations sociales entre petits mâles et grands mâles sont proches de celles que nous avons décrites pour les moyens et les grands mâles. Cependant, lorsque le grand mâle est sexuellement actif, il dirige plus souvent ses agressions vers les moyens mâles que vers les petits.

3) Relations sociales entre petits mâles et moyens mâles

Les rapports entre petits et moyens mâles sont hiérarchiques et basés sur la taille. Les moyens mâles agressent fréquemment les petits mâles. Cependant, par le jeu de leur patron de coloration, les petits mâles parviennent quand même à s'approcher du nid.

F.5. Comportement des femelles

Le comportement des femelles est identique, quelle que soit la taille. Le temps consacré aux activités sexuelles ainsi que les fréquences de ponte sont proches de ceux décrits pour les autres crénilabres (figure 2.46). L'activité alimentaire est très importante (figure 2.46).

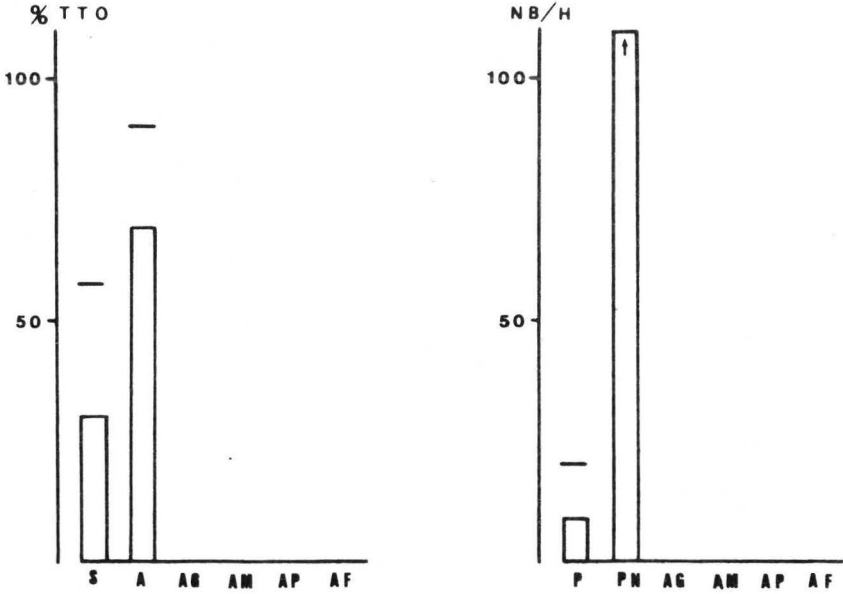
Pour se reproduire, les femelles se déplacent beaucoup entre les nids. Chez cette espèce, la longueur des déplacements est énorme pour un poisson de cette taille. Ainsi, nous avons couramment observé des femelles se déplaçant sur plus de 600 mètres. Dans un cas, nous avons suivi une femelle pendant plus de 2 kms. Les femelles paraissent connaître exactement la position des différents nids. En effet, lorsqu'elle quitte un nid, la femelle se dirige directement vers le nid suivant sans manifester aucun comportement exploratoire.

Pour trois femelles marquées et vivant dans notre zone de travail, nous pouvons affirmer que tous les soirs, elles furent de retour.

F.6. Comportements hivernaux

En dehors de la reproduction, les Symphodus tinca s'associent en troupes de 10 à 30 individus qui errent à la recherche de nourriture dans un périmètre limité (quelques dizaines de mètres). Par contre, les grands spécimens se déplacent et s'alimentent isolément. Ils sont cependant très sédentaires.

Figure 2.46 : *Symphodus tinca*. Femelles choisies au hasard pendant la période de reproduction (actives sexuellement autour des nids ou non). Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 30 à 60 min (n=17).



- S = activité sexuelle
- A = activité alimentaire
- AG = agression femelle - grand mâle
- AM = agression femelle - moyen mâle
- AP = agression femelle - petit mâle
- AF = agression femelle - femelle
- P = ponte
- PN = prise de nourriture

La barrette = ± 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

G. Symphodus doderleini

G.1. Présentation générale

Symphodus doderleini est un petit crénilabre dont la taille maximum voisine une dizaine de centimètres. Il est très rare partout où sa présence a été signalée. On le rencontre essentiellement sur les herbiers de Posidonies.

QUIGNARD (1966) a étudié ses caractéristiques méristiques. LEJEUNE (1982) a établi son éthogramme.

Symphodus doderleini est typiquement monochromatique*. Le mâle et la femelle sont identiques toute l'année.

Symphodus doderleini présente un dos marron à brun rouge. En dessous de cette zone, on observe une fine ligne longitudinale argentée bordant dorsalement une large bande longitudinale brune passant par l'oeil et s'étendant jusqu'au milieu du pédoncule caudal. En dessous, le flanc est barré sur toute sa longueur par une bande argentée presque aussi large que la bande précédente. Le ventre est uniformément rosé. On observe une petite tache noire sur le pédoncule caudal juste au-dessus de la ligne latérale. En période de reproduction, le mâle et la femelle ont tous deux une papille génitale bleu foncé.

G.2. Comportement des mâles

1) Comportements agonistiques et territoriaux

Pendant la période de reproduction, chaque mâle défend un territoire très vaste au sein duquel il construira plusieurs nids (figure 2.47). La taille moyenne du territoire est de $491.6 \text{ m}^2 \pm 173.2$ ($n=3$).

Lorsqu'un mâle rencontre un autre mâle à proximité de son territoire ou dans celui-ci, il y a affrontement. Les affrontements font intervenir des parades latérales côte à côte ou tête-bêche au cours desquelles chacun tente de mordre les flancs ou la queue de l'adversaire.

Il est également fréquent d'observer des poursuites très longues au-dessus de l'herbier. Souvent, au cours des combats, les protagonistes s'inclinent complètement sur le flanc avant de tenter de mordre l'adversaire.

2) Comportement nidificateur et cycle de nidification

Le nid de Symphodus doderleini est construit dans le sable laissé libre entre les pieds de Posidonies. Beaucoup plus rudimentaire que celui des autres Symphodus nidificateurs, ce nid est très discret. Pour le construire, le poisson creuse, à l'aide de la bouche, une petite dépression dans le sable (la dépression ne dépasse pas 5 à 10 cm de diamètre). Ensuite, le poisson enchevêtre, à l'aide de la bouche et de violents coups de queue, des algues et des débris végétaux en les enfouissant au centre de la dépression. Enfin, il rejette un peu de sable au-dessus des algues ainsi déposées (figure 2.48). Les algues utilisées sont très disparates. Nous avons retrouvé dans le nid : Holopteris scoparia, Peyssonnelia sp., Posidonia oceanica (débris), Corallina

granifera et *Bonnemaisonia asparagoides* (1).

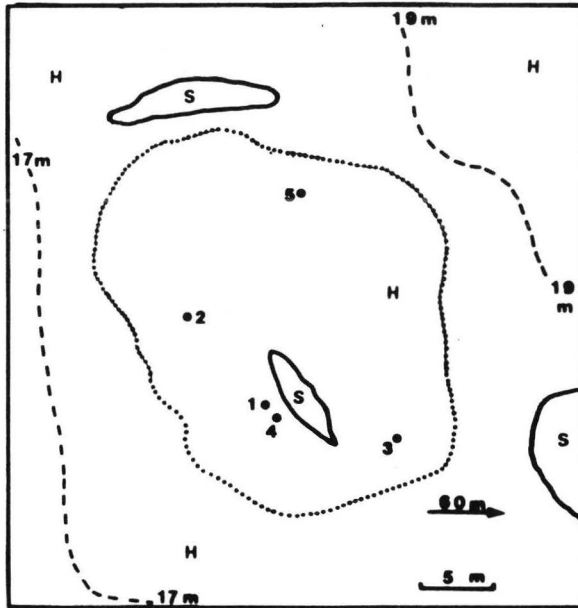


Figure 2.47 : *Symphodus doderleini*. Territoire d'un mâle nidificateur (ligne pointillée) et 5 sites successifs de nidification (chiffres de 1 à 5). H = herbier à Posidonies, S = sable, * = cachette nocturne, la flèche indique la direction et la distance du territoire voisin le plus proche.

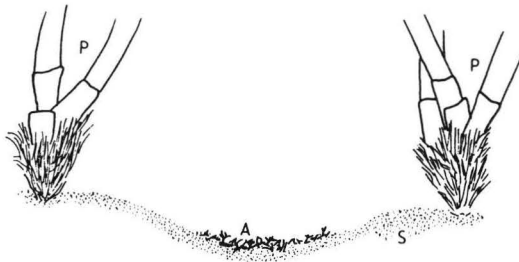


Figure 2.48 : *Symphodus doderleini*. Morphologie du nid. A = algue du nid, S = sable, P = pied de Posidonies.

(1) Nous remercions V. DEMOULIN (Université de Liège) pour ces identifications.

Le cycle de nidification de Symphodus doderleini est très particulier car il ne dure que deux jours. La construction du nid s'effectue le premier jour du cycle (tableaux 2.7 et 2.8). Le second jour, entre ses excursions à la recherche de nourriture, le mâle remanie de temps à autre son nid (tableaux 2.7 et 2.8). La parade et la ponte surviennent à la nuit tombante du second jour (tableaux 2.7 et 2.8). Le mâle parade alors pendant environ 1 heure avec plusieurs femelles. Juste avant la nuit totale, il chasse les femelles puis recouvre très activement le nid d'une couche de sable qui masque complètement les algues sur lesquelles se trouvent les oeufs. Le mâle regagne ensuite immédiatement sa cachette nocturne (1). Il n'y a pas de soins parentaux postérieurs à la dissimulation du nid. Le lendemain, le même mâle commence la construction d'un autre nid et ainsi un nouveau cycle de nidification (tableaux 2.7 et 2.8). Remarquons encore que, entre son activité de construction et les excursions à la recherche de nourriture, le poisson visite parfois les différents nids qu'il a construits précédemment.

Nous n'avons pas pu déterminer le nombre de nids qu'un mâle peut construire au cours de la période de reproduction. Il semble que ce nombre doit être très élevé. Pour trois individus différents, nous avons pu observer entre 5 et 9 cycles de nidification successifs.

3) Parade sexuelle

La parade sexuelle de Symphodus doderleini est complexe. C'est la femelle qui s'approche du site de nidification. Dès que le mâle l'aperçoit, il nage à sa rencontre. Arrivé devant elle, soit il se couche sur le flanc, soit il incline la tête vers le bas. La femelle répond alors par une présentation latérale, le corps courbé en forme de S. Le mâle conduit ensuite la femelle vers le nid et plonge la tête dans le centre de la dépression. Dans cette position (tête vers le bas au-dessus du nid), il agite violemment la queue. Ensuite, il se replace en position horizontale et s'écarte un peu pour laisser la femelle effectuer le même mouvement, mais sans ondulation de la queue. Lorsque la femelle est en position inclinée tête vers le bas au-dessus du nid, le mâle tourne autour d'elle dans le plan horizontal (figure 2.49). Le mouvement de la queue est rapide et le poisson frôle de son ventre la région génitale de la femelle. La femelle change de position et les deux partenaires tournent alors dans le plan horizontal au-dessus du nid. Dans ce mouvement, chaque poisson suit la queue du partenaire. Rompant ces cercles successifs, la femelle plonge vers le nid et pond en frappant de son ventre le fond du nid (figure 2.50). Elle est immédiatement suivie par le mâle qui effectue un mouvement semblable pour féconder. Plusieurs pontes peuvent ainsi se succéder jusqu'au moment où le mâle rejette la femelle en la pourchassant.

Signalons enfin que nous n'avons jamais observé de mâles non nidificateurs, ni de fécondation parasite*.

(1) Le mâle nidificateur utilise la même cachette nocturne pendant toute la saison de reproduction.

Tableau 2.7. *Symphodus dodderleini*. Mâles nidificateurs. Organisation des comportements d'un mâle nidificateur en cycle de 2 jours

o = pas d'observation du comportement
 + = comportement manifesté au moins 1 fois
 ⊕ = construction sur un nouveau nid
 ⊞ = parade et ponte dans le nouveau nid.

Nombre d'heures avant coucher du soleil	1 MAI		2 MAI		3 MAI		4 MAI		5 MAI		6 MAI		7 MAI		8 MAI		9 MAI		10 MAI		11 MAI									
	10	6	0	10	6	0	10	6	0	10	6	0	10	6	0	10	6	0	10	6	0	10	6	0						
Comportements	10	6	0	10	6	0	10	6	0	10	6	0	10	6	0	10	6	0	10	6	0	10	6	0						
Recherche nourriture	+	+	o	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					
Construction du nid	o	o	+	⊕	o	+	+	+	+	o	+	+	+	⊕	+	?	⊕	+	+	+	+	+	+	+	+					
Inspection ancien nid	+	+	o	+	o	+	o	o	o	+	+	+	+	+	+	?	+	+	+	+	+	+	+	+	+					
Recouvrement du nid	o	o	+	o	o	+	o	o	o	+	+	+	+	+	?	o	o	o	o	o	+	+	+	+	+					
Parade sexuelle et ponte	o	o	⊞	o	o	o	o	o	⊞	o	o	o	⊞	o	o	?	o	o	o	o	⊞	o	o	o	⊞					
CYCLE DE DEUX JOURS							2J						?						1J						2J					

Tableau 2.8. Symphodus dodonleini. Mâle nidificateur. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H) au cours du cycle de 2 jours. Moyenne sur des observations de 60 min (n=3)

Activités	1er Jour % T.T.O.				2me Jour T.T.O.				Comportement				1er Jour Nb./H.				2me Jour			
sexuelle	0	0	0	0	0	0	0	0	79,6	Fécondation	0	0	0	0	0	0	0	36,2		
alimentaire	79,1	85,6	79,7	99,2	59,4	0	prise de nourriture	108,5	147,4	59,1	123,2	104,8	0							
construction	16,7	3,6	0	0	3,6	16,4	transport de matériaux	17,2	2,2	0	0	2,5	29,3							
agonistique																				
mâle-mâle	0	1	3,5	0	6,2	0	mâle-mâle	0	1,5	3,5	0	9	0							
mâle-femelle	0	0	0	0	0	2,1	mâle-femelle	0	0	0	0	0	5,1							
mâle-AE	0	0	0	0	0	1,7	mâle-AE	0	0	0	0	0	7							
visite ancien nid	3	9,2	13,5	0	29,5	0		1,5	2	4	0	12,5	0							
nombre heures avant coucher soleil	10	6	0	10	6	0	nombre heures avant coucher soleil	10	6	0	10	6	0							

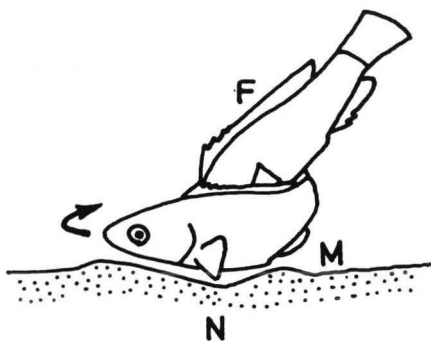


Figure 2.49 : *Symphodus dodorleini*. Mouvement giratoire du mâle (M) autour de la femelle (F) au-dessus du nid (N) (d'après photo sous-marine).

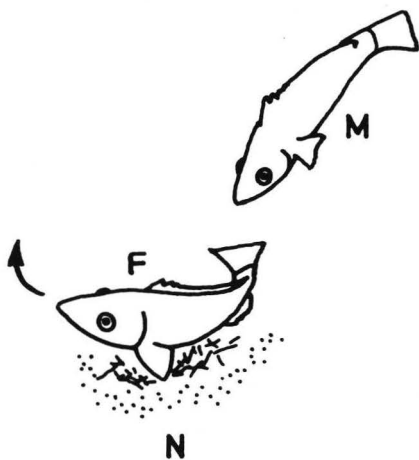


Figure 2.50 : *Symphodus dodorleini*. Ponte de la femelle (F) dans le nid (N) et position du mâle (M) à ce moment (d'après photo sous-marine).

G.3. Comportement des femelles

Il est identique à celui des autres crénilabres femelles. Les femelles se déplacent de nid en nid (nous avons observé des femelles pondant dans des nids écartés d'environ 200 mètres). Cependant, la densité de population de cette espèce étant très faible, il semble que le choix de nids reste restreint pour les femelles. En effet, sur base de nos observations, nous pouvons affirmer que deux femelles ont pondu pendant 15 jours avec uniquement le même mâle.

G.4. Comportements hivernaux

En dehors de la reproduction, les Symphodus doderleini restent très discrets et s'alimentent isolément dans l'herbier.

H. Symphodus melanocercus

H.1. Présentation générale

Symphodus melanocercus est un petit crénilabre (taille maximum = 10 cm) surtout connu pour ses comportements de nettoyeur. Son habitat n'est pas très spécialisé. On le rencontre aussi bien sur les fonds rocheux que sur l'herbier de Posidonies. Sa distribution bathymétrique est large (entre la surface et 40 mètres). QUIGNARD (1966) a étudié ses caractéristiques méristiques ; H. VON WAHLERT (1961), puis POTTS (1968), CASIMIR (1969) et HEYMER (1972) décrivent son comportement de nettoyeur. LEJEUNE (1978), puis LEJEUNE et VOSS (1980) décrivent et analysent les comportements reproducteurs et sociaux de cette espèce.

Symphodus melanocercus est une espèce dichromatique non permanente*. On distingue pendant la période de reproduction une livrée initiale et une livrée terminale. En hiver, tous les individus sont en livrée initiale.

Livrée initiale* : elle est présentée par les juvéniles et les femelles au moment de la reproduction. Le corps ainsi que les nageoires sont uniformément beige clair. La queue est noire à l'exception d'un liseré bleu clair dans sa partie postérieure.

Livrée terminale* : elle caractérise tous les mâles adultes pendant la période de reproduction. Le corps est gris foncé, le ventre étant plus pâle. Une série de taches bleu-métallisé couvre la région dorsale et les flancs. Les taches forment notamment deux lignes longitudinales.

Toutes les nageoires sont maculées de taches de la même couleur. La queue n'est pas noire. Bien que la livrée de tous les mâles soit identique, il est nécessaire de distinguer deux catégories de mâles : les petits mâles non territoriaux (1 an d'âge pour une taille moyenne d'environ 7 cm) et les grands mâles territoriaux (toujours plus d'un an et une taille moyenne de 8 à 9 cm).

H.2. Comportements reproducteurs des grands mâles

1) Comportements territoriaux et agonistiques

Au début de la période de reproduction, chaque grand mâle établit un vaste territoire qu'il défendra durant toute la saison de reproduction. La taille moyenne de ce territoire est de $124.2 \text{ m}^2 \pm 34.3$ (n=9).

Les comportements d'agression aux frontières territoriales sont souvent très violents. Lorsque deux grands mâles se rencontrent, ils s'immobilisent face à face, la tête légèrement redressée vers le haut. Immédiatement après ce mouvement, les deux poissons en parade latérale effectuent une nage parallèle. Lors de celle-ci, les deux protagonistes peuvent parfois croiser leurs trajectoires en se donnant des coups flanc contre flanc ou dos à ventre. Cette nage très rapide se termine généralement par une brève, mais violente prise de bouche qui précède la séparation des deux mâles.

Les territoires sont établis à la transition entre le milieu rocheux et l'herbier. Ils sont jointifs (LEJEUNE, 1978).

2) Comportements reproducteurs

Les comportements reproducteurs de Symphodus melanocercus sont totalement différents de celui des autres Symphodus. En effet, Symphodus melanocercus ne construit pas de nid et ne prodigue pas de soins parentaux. Les comportements reproducteurs ne sont pas cycliques. En effet, la reproduction a lieu tous les jours pendant une à deux heures suivant l'aube (figure 2.51). A ce moment, l'activité sexuelle de toute la population est très importante et les combats entre mâles sont beaucoup plus nombreux que pendant le reste de la journée (figures 2.51 et 2.52).

Les fréquences individuelles de fécondation sont très élevées (figure 2.52) et le mâle parade pratiquement tout le temps (figure 2.52).

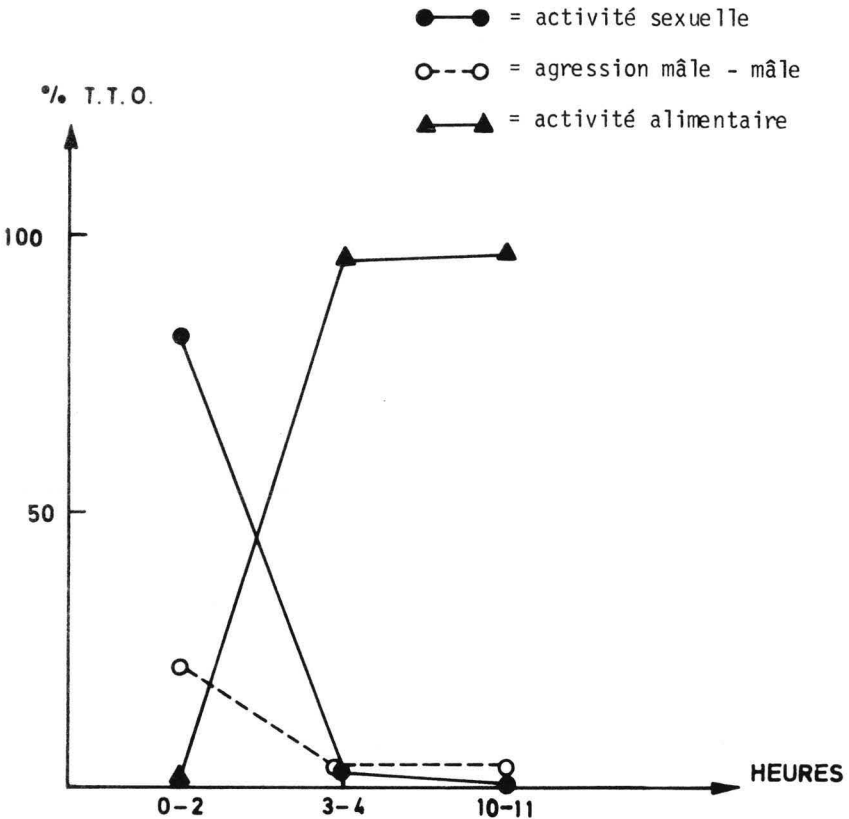
Lorsqu'il ne rencontre pas de femelles, le mâle arpente son territoire en tous sens. Il nage très vite en se propulsant alternativement au moyen des nageoires pectorales et de la nageoire caudale.

La parade sexuelle de ce poisson est complexe. En effet, dès qu'un mâle aperçoit une femelle, il plonge en dessous d'elle et, tout en nageant, commence sa parade par des frétilllements prononcés de l'ensemble du corps (figure 2.53). Rapidement, la femelle le suit et vient se placer quelques centimètres au-dessus de lui. Dans sa nage frétillante, le mâle entraîne la femelle vers le rocher le plus proche. Là, il enfonce son ventre dans la couverture alguale et décrit sous sa partenaire une série de cercles et de 8 serrés, tout en maintenant son mouvement frétillant (figure 2.53). A l'issue d'un de ces cercles, le mâle remonte vers la femelle qu'il frappe du dos, puis du flanc, en la touchant au niveau de la région génitale (figure 2.53). Pendant ce bref contact, les produits sexuels sont émis. Le mâle reprend alors sa parade frétillante suivi par la femelle. Nous avons observé jusqu'à 48 accouplements successifs au cours d'une même parade sexuelle. Les partenaires restent ensemble de quelques secondes à plus de 20 minutes.

Lorsqu'il parade avec une femelle, le mâle se déplace beaucoup et vite. Le couple dérive à travers tout le territoire. Les pontes successives sont ainsi dispersées partout dans le territoire.

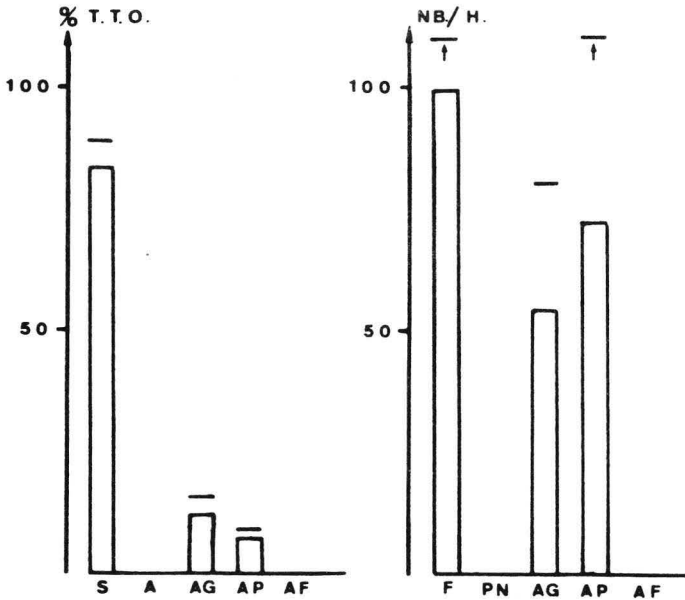
Lors de ses déplacements avec une femelle, le mâle pénètre souvent un territoire voisin. Il est alors agressé violemment par le propriétaire qui lui prend la femelle et la dirige vers le centre de son territoire pour y pondre. Ainsi, chaque femelle pond avec plusieurs mâles au cours de la phase matinale d'activité sexuelle (1).

Figure 2.51 : *Symphodus melanocercus*. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par les grands mâles territoriaux pendant 3 périodes de la journée : 0-2 heures après le lever du soleil, 3-4 heures après le lever du soleil, 10-11 heures après le lever du soleil. Moyenne sur des observations de 60 à 120 min (n=5).



(1) Une femelle rencontre en moyenne 16 mâles par matinée.

Figure 2.52 : *Symphodus melanocercus*. Grands mâles territoriaux pendant la phase matinale d'activité sexuelle.
 Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements (Nb./H.). Moyenne sur des observations de 60 min (n=11).



S = activité sexuelle
 A = activité alimentaire
 AG = agression grand mâle - grand mâle
 AP = agression grand mâle - petit mâle
 AF = agression grand mâle - femelle
 F = fécondation
 PN = prise de nourriture

La barrette indique ± 1 écart-type (la flèche indique une valeur hors de l'échelle).

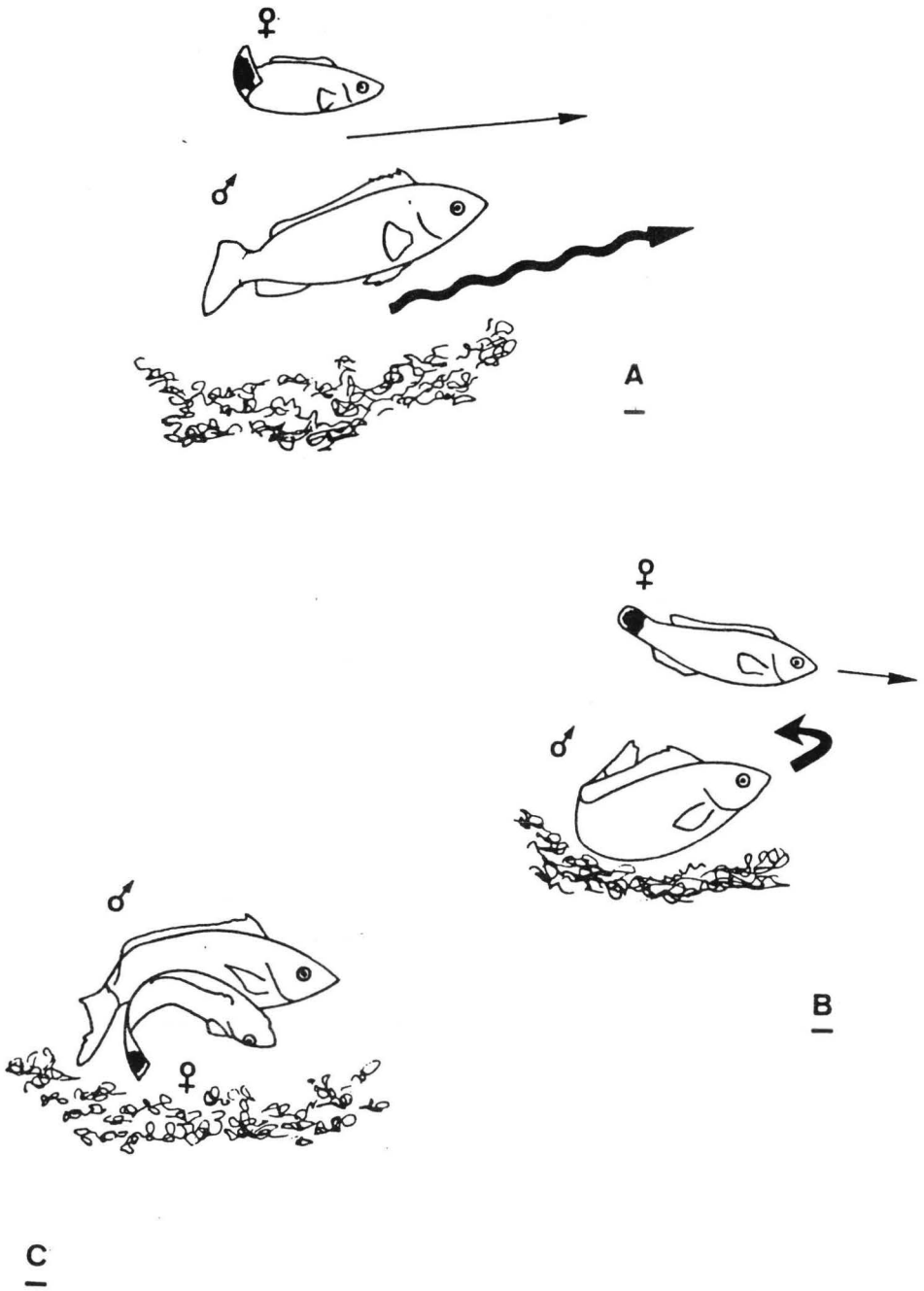


Figure 2.53 : *Symphodus melanocercus*.

Parade sexuelle et ponte.
 A. Parade "frétilante" du mâle
 B. Parade "circulaire" du mâle
 C. Accouplement et ponte.

H.3. Comportement des petits mâles

Les petits mâles ne sont pas territoriaux. Au moment de la phase journalière d'activité sexuelle, ils se déplacent beaucoup et visitent successivement plusieurs territoires de grands mâles. Les déplacements qu'ils effectuent pendant les deux heures qui suivent l'aube sont parfois importants (200 mètres). Dans les territoires des grands mâles, les petits mâles se concentrent autour de ceux qui paradent déjà. Ils profitent des agressions du grand mâle contre un autre mâle (grand ou petit) pour parader de quelques secondes à quelques minutes avec la femelle. Ainsi, ils parviennent à féconder quelques pontes avant qu'un grand mâle ne reprenne le contrôle de cette femelle. Parfois, ils parviennent à féconder quelques pontes en interceptant, puis en paradant les femelles qui se déplacent entre les territoires des grands mâles. Les petits mâles peuvent se reproduire par fécondations parasites, mais celles-ci sont très rares.

Bien que ces petits mâles consacrent beaucoup de temps à l'activité sexuelle pendant les deux heures qui suivent l'aube, leur fréquence de fécondation est très faible (figure 2.54). Ils sont très fréquemment agressés par les grands mâles (figure 2.54).

H.4. Comportement des femelles

Pendant la phase matinale d'activité sexuelle, les femelles se déplacent beaucoup pour visiter le territoire des mâles. Nous avons mesuré des déplacements atteignant 150 mètres. A ce moment, elles consacrent l'essentiel de leur temps en activité sexuelle (figure 2.55). La fréquence de ponte est élevée et parfois, elles s'alimentent sporadiquement (figure 2.55).

H.5. Comportement de la population en dehors de la phase matinale d'activité sexuelle

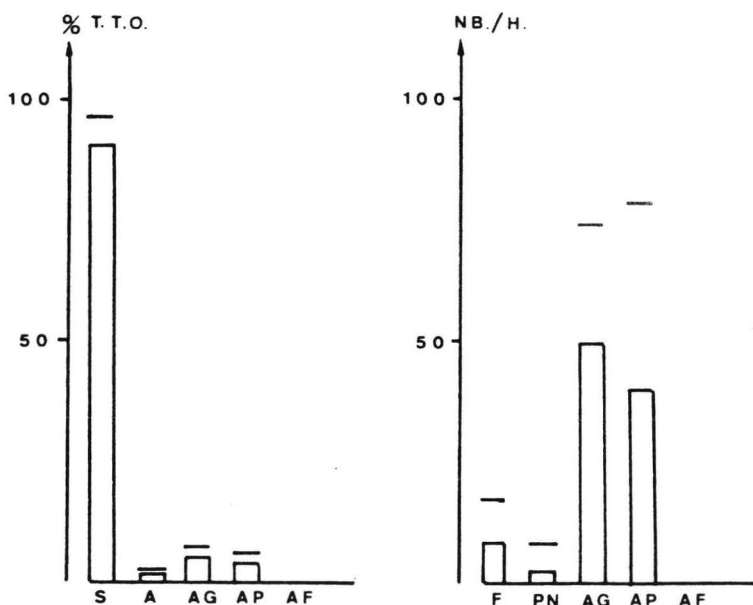
A ce moment, les agressions entre mâles sont peu nombreuses. Les mâles ne paradent plus, les femelles et tous les individus consacrent tout leur temps à s'alimenter. A cette occasion, les grands mâles n'hésitent pas à quitter leur territoire pour aller effectuer des nettoyages au-dessus de l'herbier de Posidonies (1).

H.6. Comportements hivernaux

Pendant toute l'année, les mâles et les femelles sont très sédentaires. Cependant, il ne semble pas qu'ils défendent une véritable station de nettoyage comme les Labroïdes tropicaux. En effet, il n'est pas rare de rencontrer trois ou quatre individus nettoyant le même poisson.

(1) Un mâle passe en moyenne 82.5% de son temps dans son territoire pendant les deux heures qui suivent l'aube, alors qu'il y est seulement pendant 48.9% du temps l'après-midi.

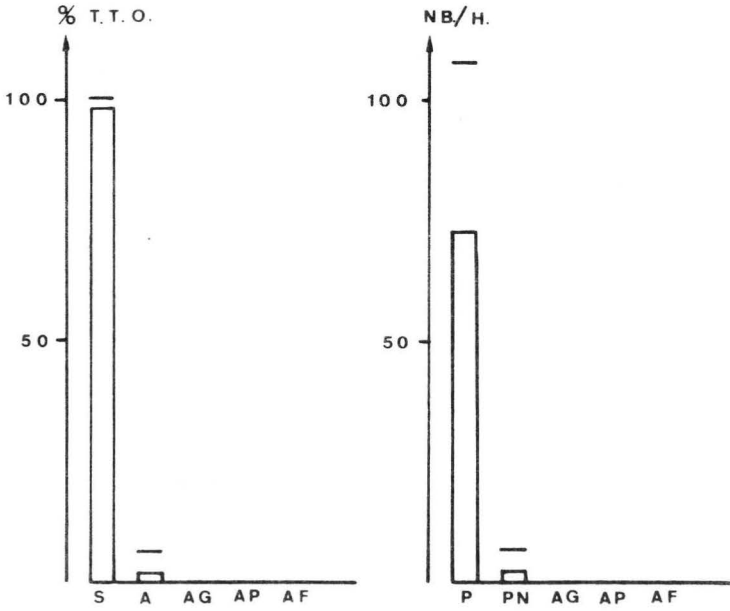
Figure 2.54 : *Symphodus melanocercus*. Petits mâles observés pendant la phase matinale d'activité sexuelle. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 30 min (n=11).



S = activité sexuelle
 A = activité alimentaire
 AG = agression petit mâle - grand mâle
 AP = agression petit mâle - petit mâle
 AF = agression petit mâle - femelle
 F = fécondation
 PN = prise de nourriture

La barrette indique + 1 écart-type.

Figure 2.55 : *Symphodus melanocercus*. Femelles observées pendant la phase matinale d'activité sexuelle. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H). Moyenne sur des observations de 30 min (n=16).



- S = activité sexuelle
- A = activité alimentaire
- AG = agression femelle - grand mâle
- AP = agression femelle - petit mâle
- AF = agression femelle - femelle
- P = ponte
- PN = prise de nourriture

La barrette = ± 1 écart-type

I. NOTES CONCERNANT LES COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS ET SOCIAUX DES
ESPECES MEDITERRANEENNES DU GENRE Labrus

L'observation du comportement reproducteur des Labrus est très difficile. En effet, ces grands Labridés, phylogénétiquement très proches des Symphodus, sont extrêmement craintifs et peu fréquents. Il n'existe pratiquement aucune littérature concernant l'éthologie de ces poissons, à l'exception de quelques observations réalisées en aquarium (WILSON, 1958) et en milieu naturel au Danemark (SJOLANDER, LARSON et ENGSTROM, 1972).

En Corse, nous avons pu observer à quelques reprises les comportements reproducteurs de Labrus turdus. Par ailleurs, VOSS (communication personnelle) a quelquefois observé des accouplements de Labrus bimaculatus.

La parade sexuelle des Labrus turdus et L. bimaculatus fait intervenir des présentations latérales du mâle et de la femelle. Le corps est cambré en forme de S et tremble. La ponte et la fécondation sont simultanées et surviennent au moment où le mâle et la femelle nagent flanc contre flanc.

Les oeufs sont démersaux et adhésifs. Ils forment une plaque de ponte assez identique à celle que l'on rencontre couramment chez les Cichlidés. Labrus turdus dépose ses oeufs dans une petite grotte formée naturellement par les éboulis rocheux. Le fond est souvent sableux. Nous n'avons pas observé de soins parentaux chez Labrus turdus. Labrus bimaculatus dépose aussi ses oeufs dans une grotte ou une anfractuosité du rocher mais le site de ponte est préparé par le mâle. En effet, celui-ci creuse dans le sable, à l'aide de vigoureux coups de queue, une dépression d'une vingtaine de cm de diamètre. Après la ponte, il n'y a pas de soins parentaux. Les oeufs sont probablement protégés indirectement par le comportement territorial du mâle.

Le système social de ces deux espèces paraît peu organisé. Les mâles sont territoriaux et les femelles leur rendent visite pour pondre. Elles semblent donc libres de leurs accouplements. Par contre, SJOLANDER LARSON et ENGSTROM (1972) décrivent pour Labrus bergylta un système social qui ressemble à un harem*.

T R O I S I È M E P A R T I E

ETUDE DES COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS ET SOCIAUX DE Coris julis (Linné, 1758)

A. Coris julis (Linné, 1758)

A.1. Présentation générale

La Girelle est probablement le Labridé méditerranéen le plus populaire. De taille modeste (taille maximum : 19 cm), c'est un poisson qui est commun dans toute la Méditerranée. Il vit aussi bien dans les milieux rocheux que sur le fond d'herbier. Sa distribution bathymétrique est très large, puisqu'elle va de la surface à -150 mètres environ. QUIGNARD (1966) étudie ses caractéristiques méristiques. REINBOTH (1957, 1962, 1975) établit son patron de sexualité*. QUIGNARD (1966) et ROEDE (1966, 1975) complètent les données de REINBOTH. LEJEUNE (1982) décrit ses comportements reproducteurs et sociaux.

Coris julis est une espèce dichromatique permanente*. On distingue toute l'année une livrée terminale et une livrée initiale.

Livrée initiale* : c'est la livrée des femelles et des jeunes mâles primaires (1). Le dos est marron et le ventre est blanc avec des reflets dorés. Une ou deux lignes longitudinales blanches peuvent apparaître sur les flancs, notamment lorsque le poisson est effrayé. Il y a un petit ocelle bleu sur les opercules.

Livrée terminale* : c'est la livrée des vieux mâles primaires ainsi que des mâles secondaires : le haut du dos est marron clair à vert clair. Une large bande rouge orangé, régulièrement échancrée, s'étend de la bouche à la queue. En arrière des nageoires pectorales s'étend une longue tache noire. L'opercule porte un petit ocelle. Les trois premiers rayons de la nageoire dorsale sont très longs et supportent une structure colorée composée d'une tache noire bordée de rouge au-dessus et de blanc à l'arrière.

(1) Il est impossible de reconnaître le sexe des individus initiaux en se basant sur la coloration. Seul l'examen hors de l'eau des papilles génitales permet parfois de reconnaître mâles et femelles.

A.2. Comportements reproducteurs des mâles terminaux*

1) Comportements territoriaux et agonistiques

Les mâles terminaux défendent un territoire permanent dont la taille varie avec la densité de population de l'espèce (voir, pour plus de détails, le chapitre V, 3ème partie). Ces territoires sont jointifs et couvrent comme un damier de très grandes surfaces dans l'habitat de ce poisson (figure 2.56).

Les combats territoriaux sont nombreux lorsqu'un mâle terminal tente d'établir un nouveau territoire. Ceux-ci se composent de poursuites, de parade latérale avec tentative de morsures sur les flancs de l'adversaire. Il y a aussi des attaques frontales avec prise de bouche. Lorsque les territoires sont stabilisés, les frontières territoriales sont bien respectées et les combats sont très peu nombreux.

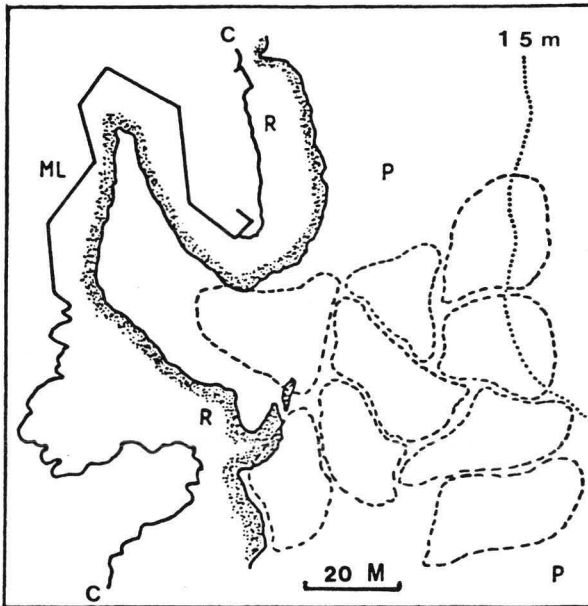


Figure 2.56 : *Coris julis*. Dispositions de 9 territoires.
ML = Laboratoire marin
C = côte
R = rochers
P = herbier à Posidonies.

2) Périodicité journalière du comportement sexuel des mâles terminaux

Dans la baie de la Revellatà, on peut observer deux populations de Girelles (1) ayant chacune une période journalière d'activité sexuelle différente. La figure 2.57 illustre ceci en montrant la répartition des comportements de fécondation au cours de la journée dans les deux populations. Dans la population peu profonde, l'activité sexuelle des mâles terminaux et les pontes ne se manifestent que pendant les deux ou trois dernières heures de la journée. Par contre, dans la population profonde, les mâles terminaux sont sexuellement actifs toute la journée.

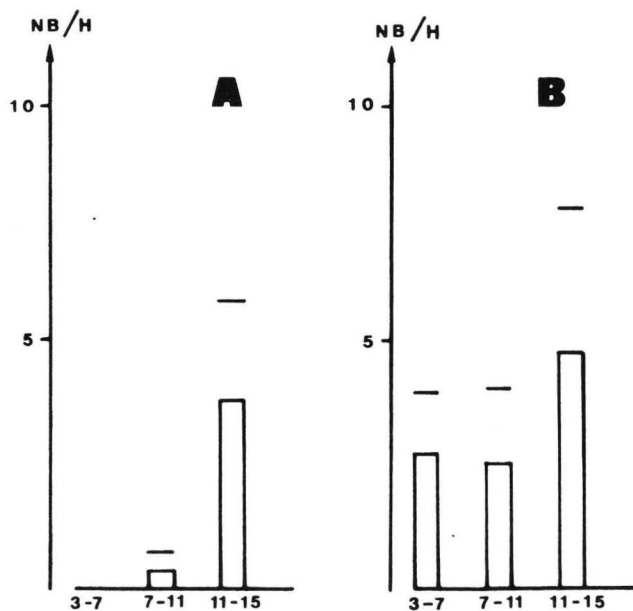


Figure 2.57 : *Coris julis*. Mâles terminaux. Répartition du nombre de ponte fécondée par heure (Nb./H) au cours de trois périodes de la journée : 3 à 7 heures après le lever du soleil, 7 à 11 heures et 11 à 15 heures après le lever du soleil.

A = population peu profonde ; B = population profonde.

Moyenne sur des observations de 20 min pour la population profonde et de 60 min pour la population peu profonde.

La barrette = + 1 écart-type.

(1) Pour plus de détails sur ces populations, voir le chapitre V, 3ème partie.

3) Comportements reproducteurs

Durant la période journalière d'activité sexuelle, le mâle terminal arpente continuellement son territoire en tous sens (figure 2.58). Au cours de ses déplacements, le mâle terminal effectue des petits bonds vers le haut, soutenu par des ondulations prononcées de la queue ou encore monte deux ou trois mètres au-dessus du fond, déploie les rayons antérieurs de la nageoire dorsale et tourne en pleine eau, parfois pendant plus d'une minute (figure 2.59, A). Ces comportements sont nettement signalants. Lorsqu'un tel mâle aperçoit un individu initial, il se dirige rapidement vers lui, effectue un petit bond vers le haut puis frôle et contourne ce partenaire potentiel. Les mouvements ondulants de la queue sont accentués et la nageoire dorsale est redressée. Si l'individu choisi est une femelle prête à pondre, elle effectue un mouvement légèrement ascensionnel. Elle est directement suivie par le mâle. Les deux poissons montent alors pratiquement à la verticale, très rapidement et très près l'un de l'autre. Au sommet de la trajectoire (un à trois mètres au-dessus du fond), les deux individus entrent brièvement en contact et libèrent leurs produits sexuels (figure 2.59, B). Ils redescendent ensuite très vite vers le fond. Le point de ponte est matérialisé par un nuage de laitance visible quelques secondes. Au moment de la période journalière d'activité sexuelle, le mâle terminal consacre l'essentiel de son temps à parader (figure 2.60). Les combats territoriaux sont peu nombreux, le poisson se nourrit peu et les fréquences de fécondation sont très peu élevées si on les compare à celles des Crénilabres (figures 2.57 et 2.60).

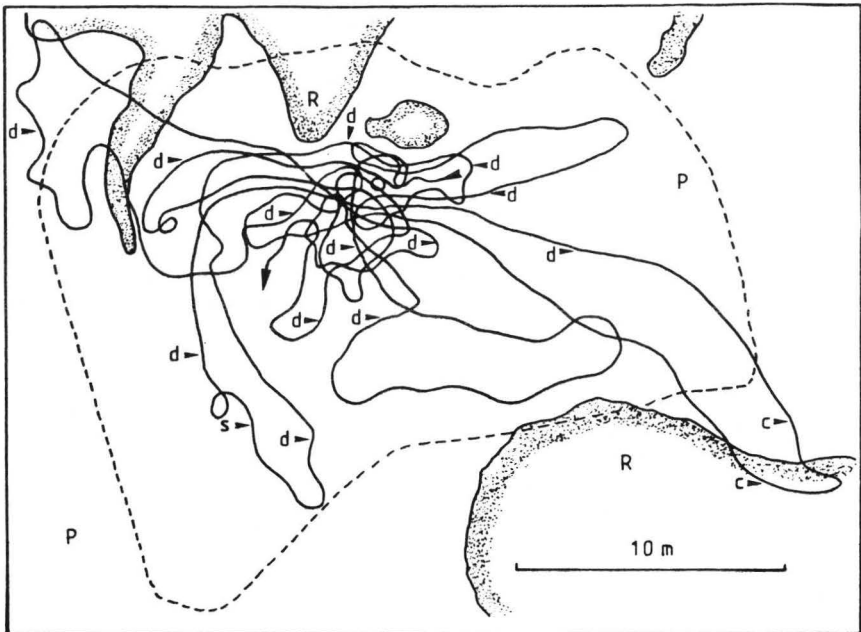


Figure 2.58 : *Coris julis*. Déplacements d'un mâle terminal dans son territoire pendant 15 min au moment de la phase journalière d'activité sexuelle.

P = herbier à Posidonies ; R = rocher ; d = parade sexuelle ; S = fécondation.

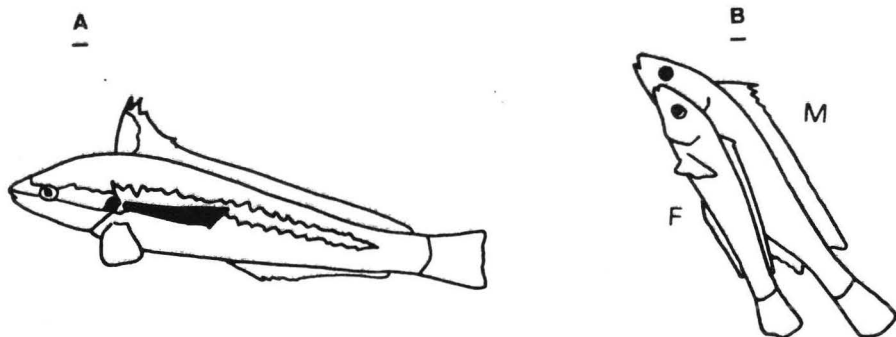


Figure 2.59 : *Coris julis*. Parade sexuelle et ponte.

A = mâle terminal "patrouillant" sur son territoire

B = attitude du mâle terminal (M) et de la femelle (F) au moment de la ponte après la montée en pleine eau.

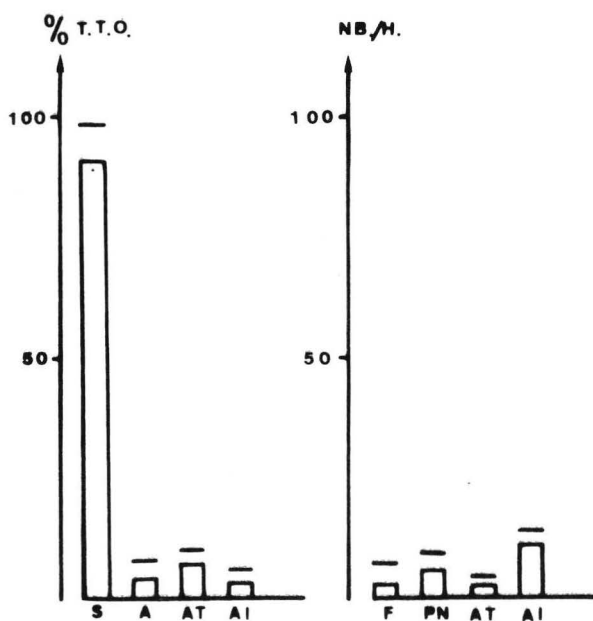


Figure 2.60 : *Coris julis*. Mâles terminaux au moment de la phase journalière d'activité sexuelle. Pourcentage du temps total de l'observation (% T.T.O.) consacré par le poisson à chaque activité et nombre de comportements par heure (Nb./H.). Moyenne sur des observations de 60 min (population peu profonde) (n=18).

S = activité sexuelle

A = activité alimentaire

AT = agression mâle terminal - mâle terminal

AI = agression mâle terminal - mâle initial

F = fécondation

PN = prise de nourriture

La barrette = ± 1 écart-type (la flèche éventuelle représente une valeur hors de l'échelle).

Environ 1% des mâles terminaux que nous avons observés n'étaient pas territoriaux. Ces mâles ne sont pas sédentaires et se déplacent beaucoup (1). Ils paradedent souvent auprès des femelles et fécondent leurs oeufs quelquefois. Cependant, ils ne cessent de recevoir les agressions des mâles terminaux sédentaires dont ils traversent obligatoirement les territoires. Parfois, ils tentent de se fixer aux limites de plusieurs territoires adjacents. Dans les deux cas que nous avons observés, ils ont été rejetés par les voisins.

A.3. Comportements des mâles initiaux*

Les mâles initiaux sont extrêmement sédentaires. Ils vivent et se nourrissent sur une surface de quelques m² (2). Ils ne quittent ce lieu que pour se reproduire.

Les mâles initiaux se reproduisent uniquement par fécondation parasites*. Au moment de la période journalière d'activité sexuelle, ils se déplacent dans les territoires des mâles terminaux (nous avons observé des déplacements de cent mètres). Pour féconder, le mâle initial s'approche du mâle terminal parmi des femelles. Lorsqu'une de celles-ci "monte" à la ponte avec le mâle terminal, le mâle initial poursuit les deux partenaires dans leur mouvement ascendant et parvient à libérer sa laitance exactement au même endroit et en même temps que le mâle terminal. Ensuite, il s'enfuit très rapidement vers le fond, puis l'extérieur du territoire, car la réaction du mâle terminal est toujours une agression violente et soutenue. Parfois, 2 à 4 mâles initiaux s'associent à la ponte d'un couple. Les fréquences de fécondation des mâles initiaux sont très faibles (nombre de fécondations par heure pendant la phase d'activité sexuelle : 0.31 ± 0.25 , n=18).

Apparemment, pour l'observateur, rien ne différencie les mâles initiaux des femelles. Cependant, il semble que les mâles terminaux puissent parfois faire la différence. En effet, ils agressent souvent les mâles initiaux sans que ceux-ci aient manifesté un comportement différent de celui des femelles. Par contre, il arrive aussi que le mâle terminal tente de "parader" un mâle initial.

A.4. Comportement des femelles

Comme les mâles initiaux, les femelles sont très sédentaires. Elles vivent et s'alimentent sur une surface moyenne de $5.8 \text{ m}^2 \pm 1.7$ (n=8).

Pour se reproduire, elles vont visiter successivement plusieurs territoires pendant la phase journalière d'activité sexuelle. Elles effectuent alors des déplacements assez longs (supérieurs à cent mètres parfois). Toutes les femelles que nous avons pu suivre dans la totalité de leurs déplacements ont visité entre 1 et 5 mâles avant de revenir très lentement. Au retour, elles s'alimentent deci delà. Il semble que chaque femelle (ce fut le cas de 4 femelles marquées) effectue au moins un déplacement par jour pour pondre.

(1) Nous avons observé des déplacements supérieurs à 800 mètres.

(2) $5.0 \text{ m}^2 \pm 1.4$ (n=6)

A.5. Comportements sociaux entre individus terminaux et individus initiaux

Les individus initiaux vivent généralement dans le territoire d'un mâle terminal car ils sont très sédentaires. Cependant, il n'y a pas de relation sociale particulière qui s'établit entre les individus initiaux vivant dans un territoire et le mâle terminal qui possède ce territoire. Le mâle terminal n'exerce aucun contrôle sur les individus initiaux de son territoire. En effet, ces derniers vont très fréquemment pondre (ou féconder pour les mâles initiaux) loin du territoire où ils résident en dehors des phases d'activité sexuelle.

B. NOTE CONCERNANT LE COMPORTEMENT SOCIAL DE Xyrichthys novacula (Linné, 1758)

Xyrichthys novacula est un Labridé à ponte planctonique qui vit sur les fonds de sable nu. Il est très rare sur les côtes européennes de la Méditerranée. En Corse, on rencontre quelques petites populations. Bien que nous n'ayons pas observé la parade sexuelle et la ponte de ce poisson (1), nous avons recueilli quelques observations concernant l'organisation sociale de cette espèce hermaphrodite protogyne stricte (OLIVIER et MASSUTI, 1952 ; QUIGNARD, 1966). Tous les mâles sont secondaires et beaucoup plus gros que les femelles. Les mâles défendent un territoire très vaste (2) au centre duquel se trouve toujours un cratère dans le sable, d'environ 40 cm de diamètre. Ce cratère représente le point où le poisson s'enfouit tous les jours dans le sable au soleil couchant (il émerge de cette cachette environ deux heures après l'aube). Les combats entre mâles aux frontières territoriales sont parfois violents et font intervenir des parades latérales, des morsures sur les flancs de l'adversaire et des prises de bouche.

Certains mâles sont isolés sur le territoire. D'autres le partagent avec un groupe fixe de femelles. Chaque femelle reste isolée dans une portion du territoire du mâle au centre de laquelle on retrouve la cachette nocturne de la femelle (un cratère dans le sable de 20 à 30 cm de diamètre). Bien qu'il n'y ait pas de combat entre les femelles d'un même groupe, celles-ci s'évitent, et il est rare de voir une femelle pénétrer dans la zone d'une autre. Elles ne quittent jamais le territoire du mâle.

Le mâle arpente constamment son territoire et visite successivement les différentes femelles. Lors de chaque visite, le mâle passe juste devant la femelle, accentue les ondulations de la queue et relève la nageoire dorsale.

Le groupe de femelles paraît stable de mai à octobre. Au mois de novembre, les Xyrichthys disparaissent pour ne réapparaître qu'en mai. Il est probable qu'ils passent les mois les plus froids enfouis dans le sable.

(1) La parade et la ponte devraient beaucoup ressembler à celles des autres Labridés à ponte planctonique (voir chapitre 1).

(2) Nous estimons la taille du territoire à environ 400 m².

CONCLUSIONS

Les résultats exposés dans cette première partie font apparaître la grande diversité des stratégies de reproduction chez les Labridés méditerranéens.

A côté du vaste groupe très homogène des Labres à ponte planctonique, les Labridés à ponte démersale ont évolué vers des stratégies de reproduction variées et profondément différentes de celles de l'autre groupe.

A l'aide des données concernant les comportements reproducteurs et sociaux que nous avons exposés dans ce chapitre, il est possible de définir pour ces poissons plusieurs stratégies types :

1. Type Symphodus melanocercus : il n'y a pas de soins parentaux. Les oeufs sont dispersés et abandonnés dans un grand territoire. La ponte a lieu tous les jours à une heure précise. A ce moment, la compétition entre les mâles est très intense et seuls, les grands mâles parviennent à se reproduire efficacement. Il n'y a pas de relations sociales particulières entre les mâles territoriaux et les femelles puisque celles-ci pondent tous les jours avec plusieurs mâles différents. Il n'y a pas non plus de relation sociale particulière entre les différentes catégories de mâles.
2. Type Symphodus doderleini : les oeufs sont dispersés dans un grand territoire. Les soins parentaux se réduisent à la construction d'un petit nid sans architecture particulière qui est dissimulé après la ponte. Les oeufs sont alors abandonnés. L'activité du mâle suit un cycle de 2 jours et la ponte a lieu seulement le soir. Il n'y a pas de relations sociales particulières entre mâles et femelles.
3. Types Symphodus mediterraneus, Symphodus cinereus, Symphodus rostratus, Symphodus ocellatus, Symphodus roissali, Symphodus tinca : ces 6 espèces prodiguent des soins parentaux, faisant intervenir, d'une part, la construction d'un nid dont l'architecture peut être très élaborée et, d'autre part, la protection des oeufs jusqu'à l'éclosion. Dans ce cas, pour les mâles nidificateurs, les soins parentaux occupent une grande part de la saison de reproduction et les phases d'activité sexuelle sont concentrées sur de courtes périodes (mais pendant toute la journée). Il n'y a pas de relations sociales particulières entre les mâles et les femelles. Les femelles se déplacent vers les nids pour pondre et s'accouplent tous les jours avec plusieurs mâles différents. Malgré ces caractéristiques communes, il est nécessaire d'effectuer des regroupements au sein de cette catégorie :
 - a) Type Symphodus mediterraneus : les soins parentaux sont peu élaborés (nid à une seule couche sans forme spécifique, absence de ventilation). Les petits mâles ne se reproduisent que par fécondation parasite * dans le nid des grands mâles. Il n'y a pas de relations sociales entre mâles nidificateur et mâle non nidificateur dans les conditions où nous avons étudié ce poisson.

- b) Types Symphodus rostratus, Symphodus cinereus : les soins parentaux sont très élaborés (nid avec couche de protection, ventilation très active). Les mâles non nidificateurs ne se reproduisent que par fécondation parasite* dans les nids. Comme dans le cas précédent, il n'y a pas de relations sociales particulières entre mâles non nidificateurs et mâles nidificateurs dans les conditions où nous avons étudié ces poissons.
- c) Types Symphodus ocellatus, Symphodus roissali : les soins parentaux sont aussi élaborés que dans le cas précédent. Les mâles non nidificateurs ne se reproduisent que par fécondation parasite*. Il y a presque toujours autour des nids des attroupements de petits mâles et de femelles. Au sein de ces attroupements s'établissent des relations sociales temporaires d'une part entre mâles non nidificateurs (hiérarchie) et d'autre part entre mâles non nidificateurs et mâles nidificateurs (mâles satellite*, comportement de tolérance).
- d) Type Symphodus tinca : les soins parentaux sont moins élaborés que dans le cas précédent (nid sans couche de protection et sans forme spécifique, absence de ventilation). L'originalité de cette espèce réside dans la grande diversité des stratégies de reproduction utilisées par les mâles non nidificateurs. Ceux-ci peuvent, en effet [1] soit se reproduire seuls, sans nid ; [2] soit effectuer des fécondations parasites* dans les nids des grands mâles, mais sans établir de relations sociales avec ces derniers ; [3] soit enfin, s'insérer dans un groupe de mâles qui gravitent autour d'un nid et où s'établissent des relations sociales avec les autres individus du groupe et le mâle nidificateur (rapports hiérarchiques entre petits mâles ; mâle satellite* fidèle au même grand mâle pendant toute la saison de reproduction ; fécondations des mâles non nidificateurs tolérées dans le nid à certains moments).

Le Labridé méditerranéen à oeufs planctoniques que nous avons étudié est manifestement très proche des espèces tropicales (1). La parade sexuelle et le mouvement de ponte est pratiquement identique à ceux de la plupart des Corinés et Scaridés tropicaux (voir chapitre I). De la même manière, les comportements sociaux de Coris julis et Xyrichtys novacula (1) ont beaucoup de ressemblance avec les comportements sociaux des Labres tropicaux connus (voir chapitre I). Coris julis a un système social de type polygame*. Il n'y a pas de relations sociales particulières entre les mâles territoriaux et les femelles (au cours de la période de reproduction, les femelles pondent avec de très nombreux mâles différents). Les mâles non territoriaux ne se reproduisent que par fécondation parasite.

Bien que nous n'ayons pas observé la reproduction de Xyrichtys novacula, la stabilité de chaque groupe de femelles autour d'un mâle suggère une structure sociale très organisée de type harem*.

(1) Coris julis et Xyrichtys novacula sont probablement des Labridés d'origine tropicale ayant envahi secondairement la Méditerranée. Quelques observations que nous avons effectuées sur la côte ouest de l'Afrique tropicale nous ont permis de constater que ces deux espèces y vivent en populations très denses.

Les stratégies de reproduction que nous avons décrites dans le chapitre 2 sont très variées. Les différences que nous venons de noter devraient notamment être la conséquence de l'action de pressions écologiques diverses (1). Dans le cadre de notre démarche écoéthologique, nous allons donc poursuivre notre comparaison interspécifique en exposant au chapitre 3, les résultats de nos investigations concernant l'écologie des *Symphodus* et de *Coris julis*.

(1) Voir l'introduction de ce mémoire.

CHAPITRE III

Étude de divers aspects de l'Écologie des Labridés méditerranéens des genres *Symphodus* et *Coris*

INTRODUCTION

Il n'y a pratiquement aucune publication traitant spécifiquement de l'écologie des Labridés méditerranéens. Seuls QUIGNARD (1966) pour les Labridés européens en général et NIVAL (1965) pour *Symphodus rostratus* apportent des informations concrètes concernant le régime alimentaire, la croissance, la période de reproduction et le préférence thermique.

Dans le cadre de notre démarche écoéthologique, nous avons entrepris une étude de l'écologie des Labridés méditerranéens des genres *Symphodus* et *Coris*. Toutes les données réunies dans ce chapitre ont été récoltées en plongée à partir de l'observation des mêmes populations que celles ayant fait l'objet de nos recherches éthologiques.

La première partie du chapitre résume brièvement les caractéristiques biologiques et physiques de notre zone de travail. La deuxième partie est consacrée à l'écologie générale des adultes. La troisième partie traite les aspects écologiques de la reproduction.

P R E M I È R E P A R T I E

CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES ET PHYSIQUES DE NOTRE ZONE DE TRAVAIL

A. SITUATION GEOGRAPHIQUE DE NOTRE ZONE DE TRAVAIL. CARACTERISTIQUES GENERALES DES DIFFERENTS MILIEUX QUI LA COMPOSENT

Tous nos travaux ont été menés dans la baie de la Revellata à proximité directe de la Station de Recherches Sous-Marines et Océanographiques (STARESO) de l'Université de Liège (figure 3.1).

Dans la baie de la Revellata, les fonds entre la surface et -40 mètres sont constitués par la juxtaposition de trois milieux : un milieu rocheux, un herbier à Posidonies (Posidonia oceanica) et des fonds sableux.

A.1. Le milieu rocheux

Des éboulis de gros blocs rocheux allant jusqu'à une profondeur de 5 à 10 mètres forment une frange presque continue (fig. 3.1) sur l'ensemble du pourtour de la baie de la Revellata. Cependant, en certains points, les éboulis font place à une falaise rocheuse de pente accentuée dont la base atteint la profondeur de 25 mètres (flancs sud de la baie de la Revellata) à 45 mètres (extrémité de la pointe de la Revellata).

A.2. L'herbier à Posidonies (Posidonia oceanica)

Il couvre presque toutes les surfaces "disponibles" entre la limite inférieure du milieu rocheux et l'isobathe de -38 mètres (BAY, 1978). Cet herbier très dense assure une couverture totale à l'exception de quelques chenaux intermattes (entaille sableuse dans l'herbier à Posidonies).

A.3. Fonds sableux

Ils couvrent une faible partie des fonds supérieurs à -40 mètres et sont constitués par les chenaux intermattes et par quelques zones sableuses (deux sont très importantes, voir fig. 3.1) souvent partiellement colonisées par un herbier peu dense à Cymodocées (Cymodocea nodosa). Au-delà des -40 mètres commencent des fonds sableux formés par un détritique côtier qui couvre la presque totalité du centre de la baie de la Revellata (figure 3.1).

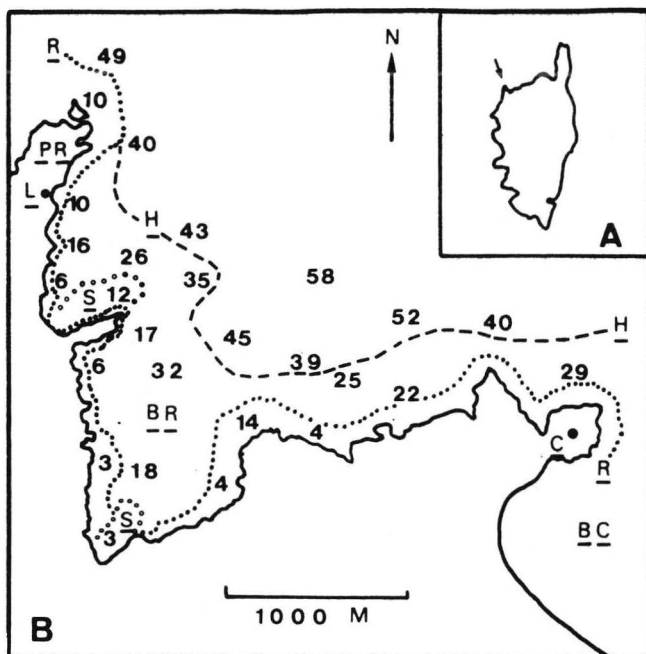


Figure 3.1 : Situation géographique de la baie de la Revellata en Corse (A) et répartition du milieu rocheux, du milieu sableux et de l'herbier dans la baie de la Revellata (B).

- . . . R : limite inférieure du milieu rocheux
- o o o S : limite du milieu sableux
- - - H : limite inférieure de l'herbier
- 45 : 45 mètres de profondeur
- PR : pointe de la Revellata
- L : laboratoire marin STARESO
- BR : baie de la Revellata
- BC : baie de Calvi
- C : Calvi

B. CARACTERISTIQUES PHYSIQUES DES MILIEUX LITTORAUX DE LA BAIE DE LA REVELLATA

=====

Dans la zone entre la surface et -40 mètres, deux paramètres physiques, annuellement cycliques, ont une influence importante sur la vie des poissons : la température de l'eau et la photopériode.

La température de l'eau de mer à -10 m subit de fortes variations annuelles dans la baie de la Revellata (figure 3.2). On constate que la température reste très stable de décembre à avril. Pendant cette période hivernale, les écarts entre minima et maxima sont très faibles. La température (-10m) augmente légèrement en avril, puis beaucoup plus rapidement en mai. Elle atteint son maximum en juillet et août. Durant cette période printanière et estivale, les écarts entre minima et maxima sont parfois très importants. D'après BAY (1977), la température de l'eau à -30 mètres suit une courbe identique, mais amortie (la température moyenne est rarement supérieure à 18°C).

La photopériode mesurée pour le phare de la Revellata augmente particulièrement de février à mai (fig. 3.3). Durant ces 4 mois, la longueur des jours passe de 10 à 15 heures.

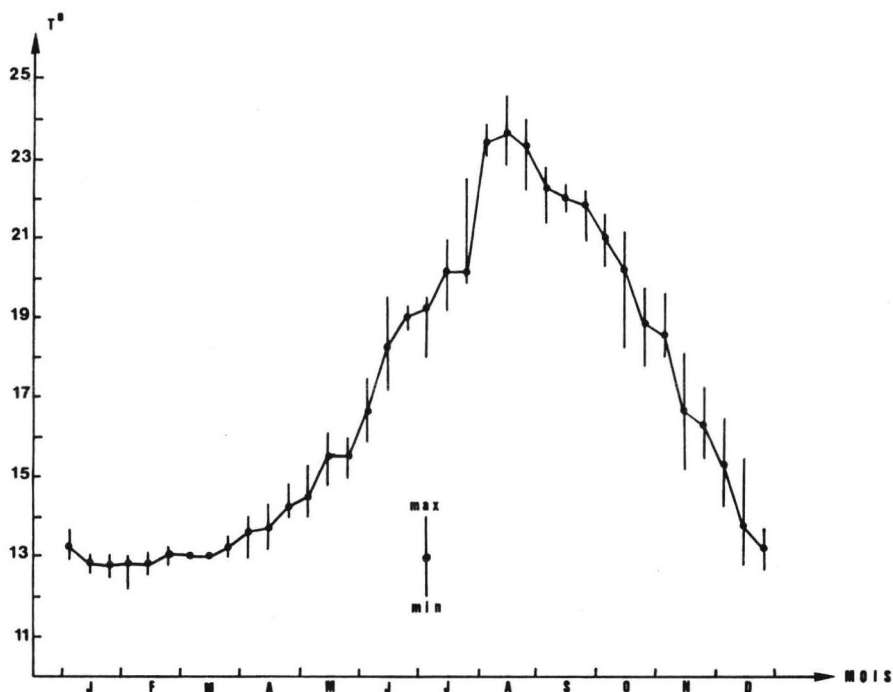


Figure 3.2 : Variations annuelles de la température (T°) de l'eau de mer à -10 m (1980). Chaque point représente la température moyenne sur 10 jours.

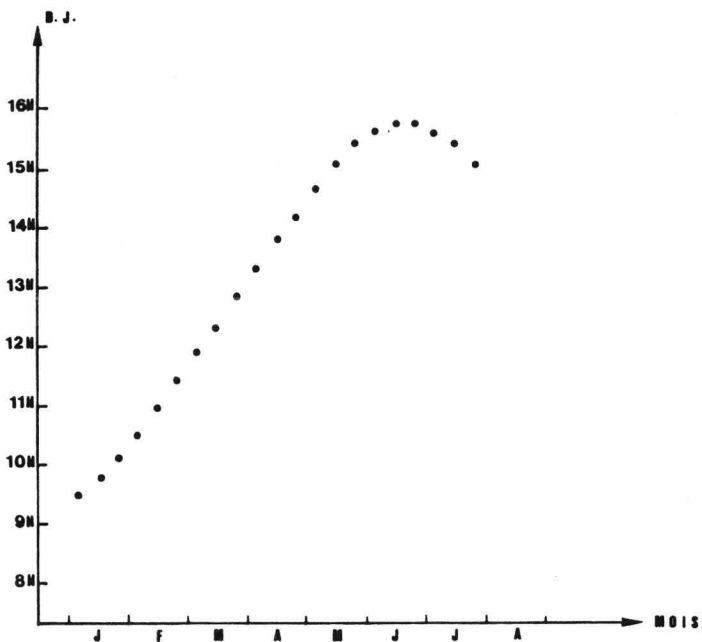


Figure 3.3 : Variations annuelles de la photopériode (en heure) à la baie de la Revellata.

D E U X I È M E P A R T I E

ECOLOGIE GENERALE DES ADULTES

A. HABITAT, DENSITE DE POPULATION

A.1. Méthode

Nous avons tenté de préciser l'habitat de chaque espèce en déterminant sa densité de population dans les trois milieux de la baie de la Revellata.

1) Localisation des mesures

Les mesures sont réalisées au sein d'une série de neuf tranches bathymétriques de trois mètres d'épaisseur. Ces neuf tranches bathymétriques sont choisies, car elles contiennent la presque totalité des individus des différentes espèces que nous étudions. Ainsi, nous avons déterminé :

- a) 6 tranches dans les milieux rocheux : R₃ (0 à -3m), R₆ (-3 à -6m), ..., R₁₂ (-9 à -12m) et R₃₈ (-35 à -38m). Cette dernière tranche est destinée à donner un "coup de sonde" profond.
- b) 3 tranches dans l'herbier à Posidonies : H₉ (-6 à -9m), H₁₂ (-9 à -12m) et H₃₈ (-35 à -38m). Entre -12 et -35 mètres, l'herbier à Posidonies est un milieu très homogène. -38 mètres représentent la limite inférieure de l'herbier et donc un milieu de contact avec les sables détritiques du centre de la baie de la Revellata.
- c) une tranche dans les sables intermattes : SI₁₂ car la tranche -9m à -12m contient de nombreuses intermattes*.

2) Mesure de la densité de population

Pour mesurer la densité de population, nous avons rejeté la méthode classique des transects longitudinaux. En effet, cette méthode s'est révélée peu fiable en plongée (1). Nous avons donc mis au point une méthode de mesure par observation circulaire. Pour effectuer la mesure, le plongeur déploie une corde lestée de longueur connue. Il se place à une extrémité et dans un mouvement giratoire sur place. Il compte les poissons se trouvant dans un cercle dont le rayon est fixé par la longueur de la corde.

A.2. Résultats

Les résultats des mesures de densité de population dans les différents milieux sont regroupés dans la figure 3.4.

1) Symphodus roissali

C'est une espèce strictement inféodée aux milieux rocheux très peu profonds. La majorité des individus se tiennent dans R₃ où l'espèce présente une densité de population assez élevée. Une analyse plus fine aurait montré que c'est dans la partie supérieure de la tranche R₃ que se situe l'habitat préférentiel de cette espèce.

(1) En effet, il est difficile de contrôler la distance parcourue par le plongeur (courants, trajectoire souvent sinueuse) et surtout les limites latérales du transect (les énormes variations de la visibilité sous-marine altèrent complètement les estimations de distance).

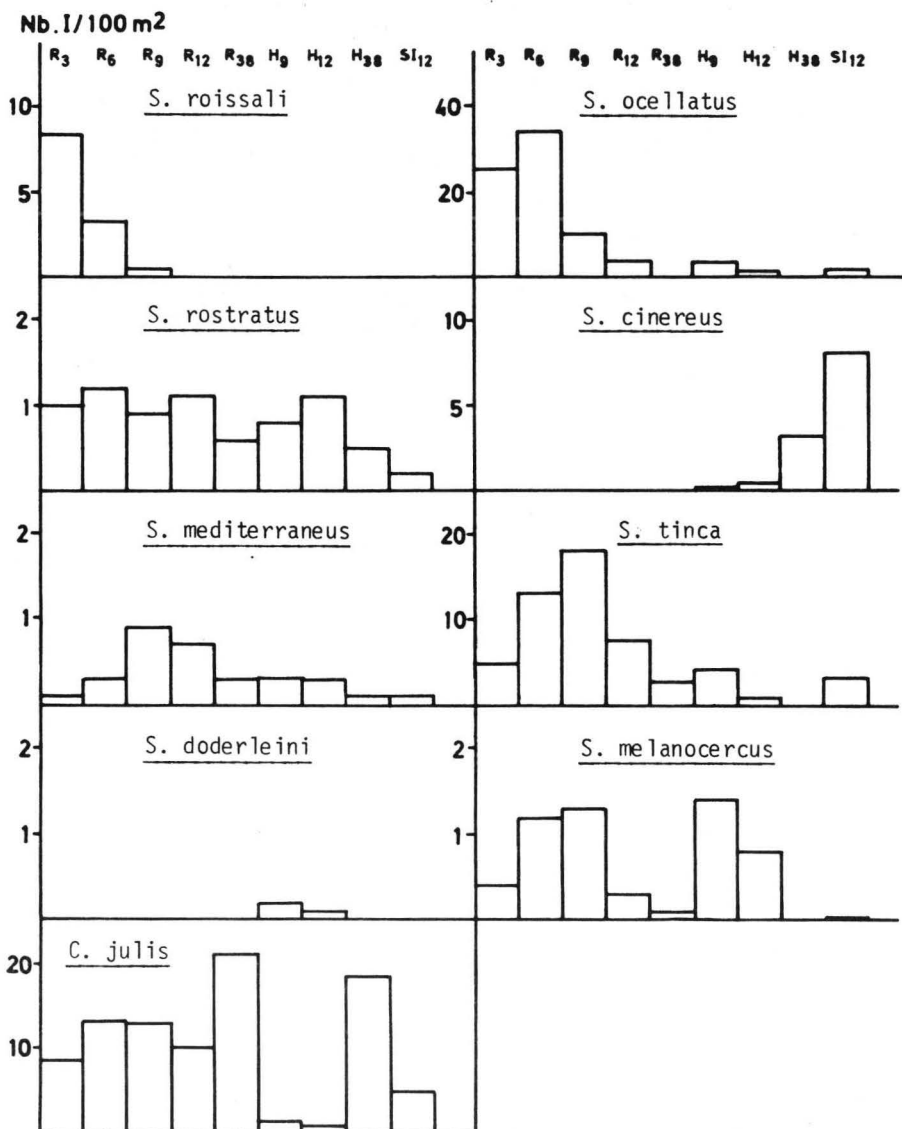


Figure 3.4 : Densité de population moyenne (nombre d'individus/100 m² = Nb.I/100 m²) dans 9 tranches bathymétriques (voir explication complémentaire dans le texte). Les échelles en ordonnée varient pour chaque espèce.

2) Symphodus ocellatus

Cette espèce est essentiellement inféodée aux milieux rocheux. Les quelques Symphodus ocellatus rencontrés sur l'herbier en H₉ et H₁₂ sont des individus qui se déplacent temporairement sur l'herbier pour se nourrir. La majorité des individus vit en R₃ et R₆ où l'espèce présente une densité de population très élevée. Cependant, Symphodus ocellatus ne se rapproche pas autant de la surface que Symphodus roissali. A partir de R₉, la densité décroît très vite avec la profondeur.

3) Symphodus rostratus

Cette espèce se répartit de manière homogène sur le milieu rocheux et l'herbier. Il ne présente pas de *preferendum* bathymétrique particulier malgré la légère décroissance en R₃₈ et H₃₈. La densité de population de cette espèce est faible partout. Les quelques individus que l'on retrouve en SI₁₂ proviennent généralement de l'herbier voisin.

4) Symphodus cinereus

Cette espèce est strictement inféodée aux milieux sableux. La densité de population est assez élevée sur les intermattes. Les quelques individus que l'on rencontre en H₉ et H₁₂ proviennent des nombreuses intermattes se situant dans l'herbier à ce niveau. Le nombre assez élevé d'individus que l'on retrouve en H₃₈ s'explique par la présence de large zones "sableuses" à la limite inférieure de l'herbier.

5) Symphodus mediterraneus

Symphodus mediterraneus est peu spécialisé quant à son habitat. On le retrouve surtout en R₉ et R₁₂, mais il reste présent en milieux rocheux profonds ainsi que sur l'herbier même profond. La densité de population de cette espèce est faible.

6) Symphodus tinca

Ce crénilabre est essentiellement inféodé au milieu rocheux. La majorité des individus se situe en R₆ et R₉ mais l'espèce reste fréquente en R₁₂ et R₃₈. Les Symphodus tinca que l'on rencontre en H₉, H₁₂ et SI₁₂ sont des individus qui se déplacent temporairement au-dessus de l'herbier. La densité de population de cette espèce est parmi les plus élevées chez Symphodus.

7) Symphodus doderleini

Cette espèce est strictement inféodée à l'herbier de Posidonies. Sa densité de population est toujours très faible.

8) Symphodus melanocercus

Symphodus melanocercus vit normalement en milieu rocheux. Cependant, ce poisson nettoyeur effectue de longs déplacements sur l'herbier à la recherche des bancs de poissons qui y vivent et constitue une part importante des hôtes qu'il nettoie. Ce fait explique la répartition de cette espèce "à cheval" sur l'herbier et le rocher. En effet, on constate que Symphodus melanocercus est fréquent en R₆ et R₉ (qui est le milieu où il revient toujours), mais aussi en H₉ et H₁₂, qui est le milieu où il va chercher fréquemment sa nourriture. La densité de population de Symphodus melanocercus diminue avec la profondeur. Cependant, cette espèce est encore présente en R₃₈. La densité de population de cette espèce est toujours assez faible.

9) Coris julis

Cette espèce est fréquente en milieu rocheux depuis la surface jusqu'à 38 mètres. Il faut noter que la densité de population est particulièrement élevée dans la tranche R₃₈. Des observations dans les tranches bathymétriques entre R₁₂ et R₃₈ montrent que la densité n'augmente qu'à partir d'environ 30 mètres. Des observations au-delà de 40 mètres montrent que la densité élevée de cette espèce se retrouve jusqu'à 50 mètres et peut-être plus. Coris julis est rare sur l'herbier, mais paradoxalement, au niveau de la transition entre l'herbier et les sables détritiques du centre de la baie de la Revellata (H₃₈), on rencontre de très fortes concentrations de cette espèce. Enfin, on remarque que Coris julis s'installe parfois sur les sables intermattes.

A.3. Conclusion

1) Spécialisation de l'habitat

Symphodus roissali (milieu rocheux proche de la surface), Symphodus cinereus (milieu sableux proche de l'herbier) et Symphodus doderleini (herbier uniquement) sont des espèces vivant dans un milieu nettement délimité. Nos nombreuses observations en différents points de la Méditerranée montrent que ces trois espèces disparaissent lorsque leur milieu particulier n'est pas présent.

Symphodus ocellatus, Symphodus tinca, Symphodus melanocercus et Coris julis sont nettement moins spécialisés quant à leur habitat. Leur répartition bathymétrique est large et bien qu'inféodée au milieu rocheux, ces quatre espèces se déplacent souvent au-dessus de l'herbier. Nos observations en d'autres points de la Méditerranée montrent que ces Labridés peuvent se maintenir dans des conditions assez différentes de leur milieu préférentiel (un herbier à Posidonies parsemé de petits rochers, par exemple).

Symphodus mediterraneus et Symphodus rostratus ne sont pas spécialisés. Partout, ils acceptent des conditions de milieu très variées.

2) Recouvrement des répartitions

Il est clair que l'habitat préférentiel de chaque espèce est différent de celui des autres espèces. Cependant, les répartitions des différentes espèces dans les différents milieux se recouvrent largement aux limites des différents habitats. Plus précisément, les milieux R₃, R₆ et R₉ sont particulièrement colonisés. En effet, quatre espèces à forte densité de population (Symphodus roissali, Symphodus ocellatus, Symphodus tinca et Coris julis), plus trois espèces à faible densité de population (Symphodus rostratus, Symphodus mediterraneus, Symphodus melanocercus) se partagent les trois tranches bathymétriques. Il sera intéressant d'examiner ultérieurement les possibilités de compétition interspécifiques dans ces trois milieux.

Au niveau des tranches bathymétriques profondes (rochers et herbiers), la compétition interspécifique devrait être beaucoup moins intense.

3) Densité de population

Les densités maximum de population sont très variées chez les Labridés que nous avons étudiés. Comparées aux densités de populations très élevées de Symphodus ocellatus (34 individus/100 m²) ou Coris julis (21 individus/100 m²), les densités de population de Symphodus mediterraneus (0.9 individu/100 m²), ou Symphodus doderleini (0.2 individu/100 m²), par exemple, paraissent très faibles. Il sera intéressant d'essayer ultérieurement les raisons du succès particulier de certaines espèces par rapport à d'autres.

4) Densité de population et mâles interférentiels

WARNER et HOFFMAN (1980) ont constaté que chez certains Labridés tropicaux, les petits mâles interférentiels sont beaucoup plus nombreux autour des mâles territoriaux lorsque la densité de population augmente. Nous constatons un phénomène analogue chez les Symphodus. En effet, nous avons seulement observé des "attroupements" de petits mâles autour des nids chez Symphodus ocellatus, Symphodus roissali et Symphodus tinca. Or, ces trois espèces ont des densités de population (dans notre zone de travail) qui sont nettement supérieures à celles des autres espèces. En conséquence, les différences interspécifiques que nous avons notées concernant le comportement des mâles interférentiels* autour des nids, pourrait n'être dues qu'à des différences de densité de population. On devrait s'attendre à rencontrer les mêmes "attroupements" de petits mâles autour des nids de Symphodus mediterraneus, Symphodus cinereus, Symphodus rostratus et Symphodus doderleini dans des conditions de densité de population différentes de celles que nous avons rencontrées dans notre zone de travail.

B. REGIME ET COMPORTEMENTS ALIMENTAIRES

=====

B.1. Régime alimentaire

Les quelques contenus stomacaux que nous avons analysés pour chaque espèce nous amène à des conclusions voisines de celles de QUIGNARD (1966). Il apparaît que le régime alimentaire carnivore des Symphodus et de Coris julis est généralement peu spécialisé.

L'alimentation des Symphodus et de Coris julis se compose, en proportion variable suivant les espèces, de petits mollusques (surtout Gastéropodes et Lamellibranches), d'Echinodermes (surtout ophiures et petits oursins) ainsi que de petits crustacés (Isopodes, Amphipodes, Décapodes et Copépodes notamment). A ces trois groupes s'ajoutent souvent des proies beaucoup moins fréquentes comme les Bryozoaires, vers polychètes errants et sédentaires, Hydraires, etc. Au printemps, toutes ces espèces ont des oeufs de poisson (notamment des oeufs de Symphodus) dans leurs contenus intestinaux.

Symphodus tinca et Symphodus mediterraneus (respectivement 23 et 18 contenus stomacaux examinés) ingèrent surtout des Echinodermes et des Mollusques. Symphodus tinca ingère souvent des proies beaucoup plus grosses que les autres Symphodus. Symphodus cinereus, Symphodus roissali et Symphodus ocellatus (respectivement 14, 34, 39 contenus stomacaux examinés) ingèrent en proportions égales des Mollusques et Crustacés. Nous n'avons pas retrouvé la quantité importante de Polychètes que QUIGNARD (1966) a trouvée dans les intestins de Symphodus ocellatus. Par contre, nous avons retrouvé des Symphodus ocellatus dont l'intestin était exclusivement rempli de Copépodes. Symphodus doderleini (4 contenus stomacaux examinés) ingère beaucoup de Mollusques, mais on retrouve aussi quelques Crustacés et des Polychètes dans ses contenus intestinaux. Symphodus rostratus (11 contenus examinés) ingère surtout des Crustacés. La transformation de la région buccale de cette espèce (fig. 1.2) peut probablement être considérée comme une adaptation à ce régime alimentaire plus spécialisé que les précédents. Malgré cette spécialisation apparente, Symphodus rostratus se nourrit aux dépens d'un éventail très large de proies comprenant Amphipodes, Isopodes, Mysidacés, Décapodes, Copépodes, Cirrèpèdes. Symphodus melanocercus est le seul Symphodus véritablement spécialisé au point de vue alimentaire. En effet, les contenus intestinaux de ce poisson nettoyeur sont constitués en majeure partie par un parasite de poisson (larve de Gnathia sp., Isopode (1)). Cependant, on retrouve aussi quelquefois des Copépodes, Polychètes errants, Amphipodes, Bryozoaires et Hydrozoaires. Coris julis a un régime alimentaire très varié. Nous avons retrouvé en proportions égales des Mollusques, des Echinodermes et des Crustacés.

(1) Nous remercions C. FALCONNETTI (Université de Nice) pour cette identification.

B.2. Comportements alimentaires

L'observation des comportements alimentaires chez les Symphodus et Coris julis apporte quelquefois une explication aux quelques différences de régime alimentaire que nous venons de décrire.

1) Symphodus tinca

Cette grande espèce ne se nourrit pas en prélevant sa nourriture proie par proie. Symphodus tinca se nourrit sur le rocher ou sur les fonds sableux proches en prélevant de larges "bouchées" contenant plusieurs brins d'Algues, du sable, des cailloux, etc. Il mâchonne ce mélange plusieurs secondes en nageant au-dessus du fond, puis recrache l'ensemble en gardant seulement les plus grosses proies en bouche. Les petites proies sont rejetées et servent de nourriture aux nombreux petits Symphodus qui accompagnent toujours les Symphodus tinca qui se nourrissent. Le prélèvement de "bouchées" entières de sable se trouvant dans les anfractuosités du rocher ou à la base de celui-ci peut expliquer la présence de nombreux Lamellibranches dans le régime alimentaire de cette espèce.

2) Symphodus doderleini

Cette espèce s'alimente de manière analogue à la précédente. Ce poisson prélève des "bouchées" du sable se trouvant entre les Posidonies, les Mâchonne puis recrache.

3) Symphodus mediterraneus, Symphodus ocellatus, Symphodus roissali, Symphodus cinereus et Coris julis

Ces poissons s'alimentent différemment des espèces précédentes. En effet, ils examinent le substrat et picorent leur nourriture sur le couvert algal ou le sable, proie par proie. Dans ce groupe, seul Symphodus ocellatus s'alimente parfois de plancton. En effet, 1 lorsque le plancton est abondant, les Symphodus ocellatus montent en pleine eau quelques mètres au-dessus du substrat où ils se réunissent en petites troupes de 10 à 100 individus. Là, ils happent proie par proie leur nourriture dans le nuage de plancton. Ce comportement explique la présence de nombreux Copépodes dans certains contenus intestinaux de cette espèce.

4) Symphodus melanocercus

Le comportement de nettoyage de cette espèce a été observé par de nombreux auteurs (VON WAHLERT, 1961 ; POTTS, 1968 ; CASIMIR, 1969 ; MOOSLEITNER, 1970 ; HEYMER, 1972 ; LEJEUNE, 1978).

Le plus souvent, les poissons viennent spontanément se faire nettoyer et adoptent devant le nettoyeur une attitude caractéristique et différente suivant les espèces (voir LEJEUNE, 1978). Plus rarement, le nettoyeur poursuit les poissons qu'il désire nettoyer. Nous avons recensé 44 espèces se laissant nettoyer. Il est important de noter que parmi celles-ci, 13 sont des prédateurs potentiels de Crénilabres. Un individu est capable de nettoyer très vite un grand nombre de poissons,

puisque nous avons couramment enregistré des fréquences d'environ 100 nettoyages par heure.

Symphodus melanocercus ne reste pas dans une station de nettoyage comme c'est le cas des nettoyeurs tropicaux. Il se déplace souvent. Outre le nettoyage, Symphodus melanocercus peut se nourrir de plancton en se mélangeant aux troupes de Symphodus ocellatus. Il peut aussi picorer ses proies directement sur le substrat.

B.3. Conclusions

A l'exception de Symphodus melanocercus, il n'y a pas de différence considérable entre les comportements alimentaires et les régimes alimentaires des différents Symphodus et Coris julis. Les proies dont ils ne nourrissent sont si nombreuses et si variées qu'il est difficilement concevable que les ressources en nourriture ne soient pas également répandues. Il ne faut donc pas s'attendre à trouver un rapport direct entre la distribution de chaque type de ressources alimentaires et les différences de comportements reproducteurs et sociaux. Par contre, dans la baie de la Revellata, la similitude de régimes alimentaires devrait engendrer une compétition alimentaire interspécifique, surtout dans les tranches bathymétriques R₃, R₆ et R₉ très colonisées. Cependant, la très forte productivité des milieux rocheux peu profonds (MEINESZ, communication personnelle) permet probablement le maintien de presque toutes les espèces avec des densités de population élevées pour certaines. Par contre, la productivité utile pour les poissons est beaucoup plus faible dans l'herbier de Posidonies (1), les milieux profonds et les milieux sableux (MEINESZ, communication personnelle). Dans ces conditions, seules les espèces les mieux adaptées à ces milieux pourraient se maintenir et même prospérer (succès de Coris julis en H₃₈ et R₃₈ et de Symphodus cinereus en SI₁₂).

Symphodus melanocercus a un comportement alimentaire extrêmement spécialisé et complètement différent de celui des autres espèces. L'absence totale d'agression interspécifique entre hôte et nettoyeur est une caractéristique que l'on retrouve dans toutes les symbioses de nettoyage. Le comportement alimentaire de Symphodus melanocercus est donc incompatible avec une quelconque garde des oeufs puisque celle-ci nécessiterait des agressions contre la plupart des hôtes qu'ils nettoyaient. Ceux-ci sont en effet, pour la plupart, des prédateurs potentiels d'oeufs. La stratégie de reproduction particulière de cette espèce (pas de garde des oeufs et pas de nid) peut s'interpréter comme un compromis entre les nécessités de la reproduction et les nécessités créées par ce comportement alimentaire très particulier.

(1) La productivité absolue d'un herbier de Posidonies est élevée. Cependant, celle-ci est piégée, par pratiquement très peu d'organismes consomment les feuilles de Posidonies (BAY, 1978).

C. PREDATION SUR LES ADULTES

=====

C.1. Type de prédation et adaptation

L'intensité de la prédation s'exerçant sur les différentes espèces est une donnée qu'il est difficile, sinon impossible de mesurer chez les Symphodus et Coris julis. En effet, il est très rare d'observer en direct une prédation sur ces Labridés. Cependant, l'examen des contenus montre que les petits Labridés constituent une part importante du régime alimentaire de ces prédateurs. Nous avons retrouvé des Labridés dans les contenus stomacaux de Labrus turdus, Serranus scriba et S. cabrilla, Scorpaena porcus et S. scrofa, Dentex dentex. Dans ce groupe, les rascasses (Scorpaena) et les serrans (Serranus), très fréquents dans l'environnement des Symphodus et de Coris julis assurent probablement l'essentiel de la prédation sur ces derniers. Trois espèces semblent échapper à la prédation de ces poissons ichtyophages : Symphodus melanocercus, qui jouit de son immunité de poisson nettoyeur ; Symphodus tinca et Symphodus mediterraneus, dont la taille adulte n'en fait plus une proie potentielle pour ces prédateurs.

C.2. Conclusion

Les Symphodus se sont adaptés à la prédation en développant des patrons de coloration souvent cryptiques. Chez toutes ces espèces, les livrées primaires sont cryptiques dans le milieu préférentiel de chaque espèce. Les mâles nidificateurs, particulièrement exposés à la prédation, ont, chez la plupart des espèces, des patrons de coloration de reproduction camouflant l'animal parfaitement lorsqu'il est sur le nid. Chez certaines espèces à la distribution large, le patron de coloration change avec le milieu (Symphodus rostratus est souvent vert dans l'herbier et gris-brun en milieu rocheux). Par contre, la livrée des grands mâles des espèces peu exposées à la prédation sont très brillantes et pas du tout cryptiques (Symphodus tinca, Symphodus mediterraneus, Symphodus melanocercus).

D. CROISSANCE LINEAIRE - LONGEVITE

=====

D.1. Introduction ; méthodes

Nous avons pu mesurer la croissance linéaire de quatre Symphodus et Coris julis en mesurant les variations de la longueur totale en fonction de l'âge.

Nous avons retenu deux méthodes largement utilisées précédemment par QUIGNARD (1966) pour déterminer l'âge. Ces deux méthodes se basent sur la lecture de marques imprimées sur les os hypuraux (1) et

(1) Os plat, situé dans le plan sagittal qui soutient les rayons de la nageoire caudale.

la sagitta (1) dont chacune correspond à un ralentissement de la croissance chaque hiver (QUIGNARD, 1966 ; DIPPER et PULLIN, 1979 ; HILLDEN, 1978). Chez les Symphodus que nous avons étudié, les stries hivernales sont très nettement visibles sur les os hypuraux. La lecture des stries circulaires et concentriques de la sagitta est plus délicate. C'est pourquoi nous avons choisi de compter les petits sillons associés à chaque strie et qui se trouvent sur la face concave de l'otolithe. En effet, ces petits sillons sont nettement visibles sous la loupe binoculaire à condition d'exposer la sagitta à une lumière rasante. Les marques sur l'os hypural et la sagitta de Coris julis sont moins nettes. Pratiquement, la lecture n'est possible que chez deux individus sur trois environ.

D.2. Résultats

Les résultats sont résumés dans la figure 3.5 (voir p.suivante).

1) Symphodus ocellatus, Symphodus roissali et Symphodus melanocercus

La durée maximum de vie de ces trois espèces est proche (figure 3.5). Pour un même âge, la taille moyenne des mâles est supérieure à celle des femelles. Nous avons retrouvé des mâles et des femelles sexuellement actifs dès la première année. Les courbes de croissance linéaire de Symphodus roissali et Symphodus ocellatus sont très proches de celles de QUIGNARD (1966). Cependant, la longévité de ces Labridés est inférieure à celle que QUIGNARD a observée.

2) Symphodus cinereus et Symphodus rostratus (selon QUIGNARD, 1966)

La durée maximum de vie et les courbes de croissance linéaire sont très proches des trois cas précédents.

3) Symphodus mediterraneus (selon QUIGNARD, 1966)

La longévité maximum de cette espèce est de 7 ans. La taille maximum (longueur totale) est de 17 cm pour les mâles et 15.4 cm pour les femelles. Les femelles sont mûres après 2 ans, alors que les mâles sont mûrs après 2 ou trois ans suivant la taille qu'ils ont atteinte.

4) Symphodus tinca

La durée maximum de vie de cette espèce est exceptionnelle pour un Crénilabre (13-14 ans). A âge égal, les mâles sont plus grands que les femelles. Nous avons trouvé des mâles mûrs dès l'âge de trois ans et des femelles mûres dès l'âge de deux ans. Notre courbe de croissance linéaire est très proche de celle obtenue par QUIGNARD (1966).

(1) Otolithe de forme lancéolée chez les Labridés.

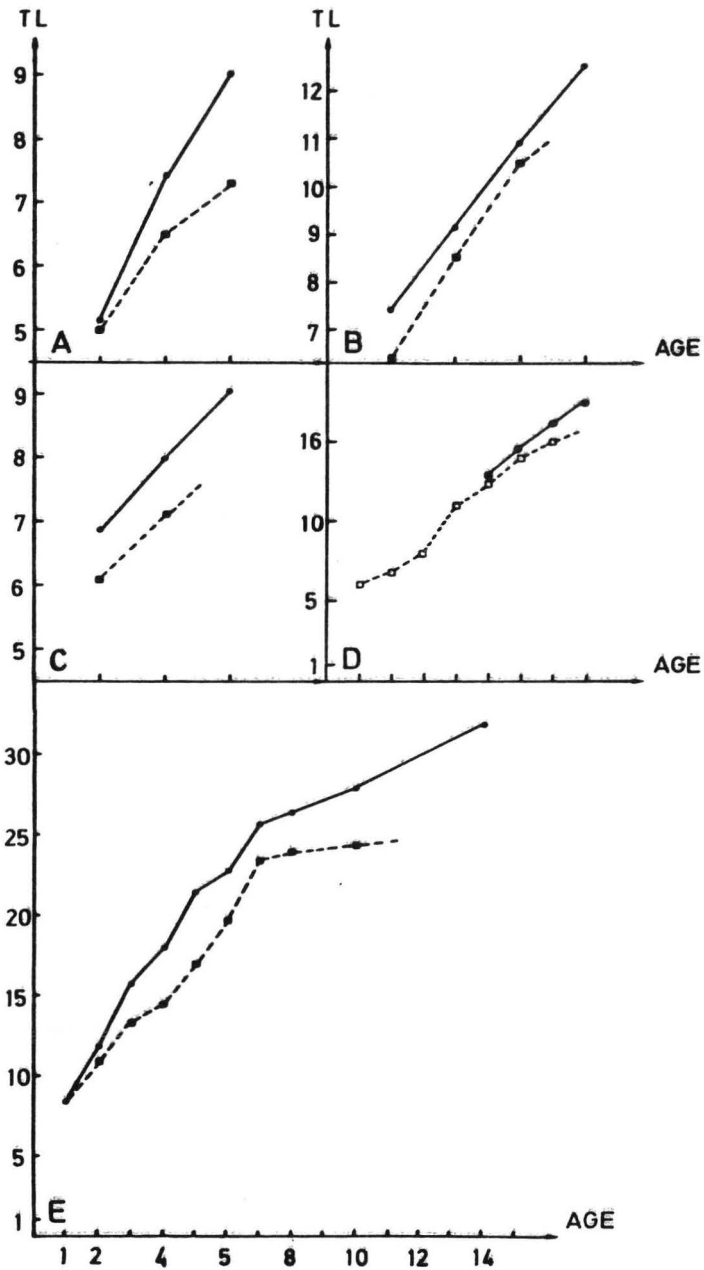


Fig.3.5 : Croissance en fonction de l'âge (TL : longueur totale en centimètres).
 A : *Symphodus ocellatus* ; B = *Symphodus roissali* ; C = *Symphodus melanocercus* ; D : *Coris julis* ; E = *Symphodus tinca*.
 Cercle plein = mâles ; carré plein = femelles ; carré vide = individus initiaux ; cercle vide = individus terminaux.

5) Coris julis

La longévité maximum de cette espèce est de 8 ans. Nous n'avons pas constaté de différences significatives entre la croissance de mâles initiaux et des femelles (réunis en une seule courbe à la figure 3.5). Nous avons retrouvé des mâles terminaux à partir de 5 ans.

D.3. Conclusions

Symphodus tinca a une longévité et une croissance linéaire très différentes de celles des autres espèces. La vie adulte va de 11-12 cm et 3 ans à plus de 30 cm et 14 ans pour les mâles et de 9-10 cm et 2 ans à 25 cm et plus de 10 ans pour les femelles. Les différences de taille entre mâles adultes peuvent être énormes (1). Il est difficilement concevable qu'un mâle de 12 cm puisse se reproduire dans un système compétitif s'il utilise la même stratégie de reproduction que des mâles dix fois plus gros. Chez Symphodus tinca, la variété des stratégies de reproduction chez les mâles de différentes tailles est probablement une conséquence de cet état de fait.

T R O I S I È M E P A R T I E

ASPECT ECOLOGIQUE DE LA REPRODUCTION DES ADULTES

A. PERIODE DE REPRODUCTION

=====

A.1. Introduction

La position dans l'année et la durée de la période de reproduction sont les éléments importants de comparaison. En effet, un poisson qui se reproduit en Méditerranée au mois de mars, par exemple, rencontrera des conditions écologiques très différentes (tempête, température peu élevée, photopériode courte) de celui qui se reproduit en juin (eau calme, température élevée, photopériode longue).

Pendant quatre années successives, nous avons noté le début et la fin des périodes de reproduction des 9 espèces que nous avons étudiées.

(1) Un Symphodus tinca de 12 cm pèse \pm 25g et un individu de 32 cm pèse \pm 400g.

A.2. Résultats

Les résultats concernant les périodes de reproduction observées en baie de Calvi sont condensés dans la figure 3.6.

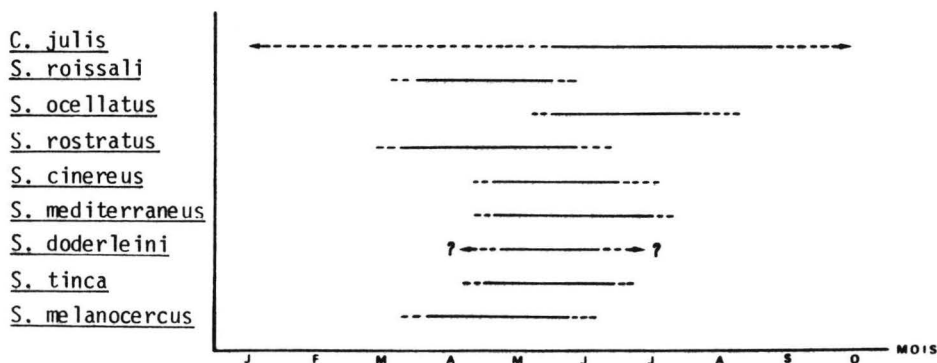


Figure 3.6 : Périodes de reproduction de 9 Labridés méditerranéens.

1) Coris julis

Cette espèce se reproduit toute l'année ; cependant, les individus sexuellement actifs sont très peu nombreux du mois d'octobre au mois d'avril, alors que de mai à août, presque toute la population se reproduit. Une telle répartition des activités de reproduction sur toute l'année avec une intensification à la belle saison est typique chez les Labridés tropicaux se trouvant à la limite nord ou sud de leur extension géographique (ROBERTSON et HOFFMAN, 1977).

2) Chez les Symphodus, les périodes de reproduction se recouvrent largement sauf dans trois cas : Symphodus ocellatus et Symphodus roissali, Symphodus ocellatus et Symphodus rostratus, Symphodus ocellatus et Symphodus melanocercus.

3) Symphodus roissali, Symphodus rostratus et Symphodus melanocercus

commencent leur reproduction à un moment où la température de l'eau de mer à son minimum hivernal et annuel (figures 3.6. et 3.2.). Ils terminent leur reproduction au moment de la forte augmentation de température du mois de mai (figure 3.2) (1).

(1) Une comparaison basée sur l'évolution annuelle de la photopériode (figure 3.3) ou la fréquence des tempêtes (courbe inverse à celle de la température, BAY : 1978) serait tout à fait analogue.

4) Symphodus cinereus, Symphodus tinca, Symphodus doderleini et Symphodus mediterraneus commencent leur reproduction après la légère augmentation de température au mois d'avril (figures 3.6 et 3.2)(1). Une partie importante de leur période de reproduction se situe au moment où les températures sont déjà très élevées (figures 3.6 et 3.2).

5) Symphodus ocellatus commence sa reproduction au moment de la forte augmentation de température du mois de mai(1).

Remarque : chez les Symphodus, l'activité de reproduction de la population est maximum dès le début des périodes représentées à la figure 3.6. Elle est généralement intense jusqu'aux 2/3 environ de cette période, puis décroît très rapidement.

A.3. Conclusions

Les différents Symphodus ont des périodes de reproduction souvent décalées. Parfois, elles sont complètement séparées. Les différentes espèces rencontrent donc pendant leur reproduction des conditions écologiques différentes, susceptibles d'influencer leur stratégie de reproduction. La température de l'eau varie beaucoup au cours de la saison de reproduction. QUIGNARD (1966) a montré que la température de l'eau avait une influence considérable sur la longueur du développement embryonnaire des oeufs de Symphodus (de 60 heures à 27°C à 237 heures à 12°C pour Symphodus cinereus). Or, la longueur des soins parentaux prodigués par le Symphodus nidificateur à comportement cyclique est en rapport direct avec la longueur du développement embryonnaire. En effet, le mâle garde le nid depuis la fécondation jusqu'à l'éclosion des oeufs. En conséquence, les Symphodus qui ont une période de reproduction qui se situe surtout dans la saison froide doivent "investir" plus en soins parentaux que les espèces qui se reproduisent en saison chaude. On constate, en effet, que les Symphodus qui nidifient tard dans l'année ont un cycle de nidification très court par rapport aux autres (voir le cas de Symphodus ocellatus, chapitre II).

Les différences de température devraient avoir encore d'autres conséquences. En effet, l'investissement énergétique nécessaire à la construction d'un nid, au maintien d'un territoire ou à la maturation des gonades, doit être plus élevé lorsque la température est basse. D'autres paramètres paraissent avantager les espèces qui se reproduisent tard dans l'année : l'action des vents engendre, au début du printemps, de nombreux coups de tempête qui détruisent les nids. L'accroissement de la photopériode, associée à l'augmentation de la température et à la diminution de la turbidité de l'eau, provoque une augmentation des productivités primaire et secondaire qui devrait avantager les espèces se reproduisant tardivement. En effet, celles-ci peuvent profiter avant leur reproduction de nouvelles ressources alimentaires.

(1) Une comparaison basée sur l'évolution annuelle de la photopériode (figure 3.3) ou la fréquence des tempêtes (courbe inverse de celle de la température, BAY : 1978) serait tout à fait analogue.

Pourtant, il faut bien constater que les deux Symphodus nidificateurs dont les périodes de reproduction sont les plus écartées (Symphodus roissali et Symphodus ocellatus) font partie de la même catégorie de stratégie de reproduction dans la classification réalisée en concluant le chapitre II. A l'exception de la longueur du cycle de nidification, la position dans l'année de la période de reproduction ne paraît pas avoir d'influence prépondérante sur les stratégies de reproduction chez les Symphodus. Par contre, la position tardive de la période de reproduction de Symphodus ocellatus pourrait être un des éléments importants qui assurent le succès particulier de cette espèce (densité de population particulièrement élevée).

B. LOCALISATION ET DENSITE DES SITES DE REPRODUCTION

=====

B.1. Méthodes

Nous avons localisé les sites de reproduction en estimant l'abondance des nids (pour les espèces nidificatrices) et des territoires de reproduction (pour les espèces non nidificatrices) dans chacune des tranches bathymétriques définies pour les mesures de densité de population.

B.2. Résultats

Les résultats concernant l'abondance des nids et des territoires de reproduction sont condensés dans le tableau 3.1.

1) Symphodus roissali nidifie uniquement en R₃, R₆ et R₉ et préfère nettement les niveaux les plus élevés. Dans ces trois tranches bathymétriques, les sites de nidification potentiels pour l'espèce sont très nombreux.

2) Symphodus ocellatus nidifie uniquement sur le rocher et peu profondément. On rencontre des concentrations en nids très élevés en R₆. En R₆, les sites potentiels de nidification sont, comme dans le cas précédent, très nombreux.

3) Symphodus rostratus nidifie dans les trois milieux et à toutes les profondeurs. Malgré une préférence pour les milieux rocheux peu profonds, les nids de cette espèce ne sont jamais abondants, car ils sont très dispersés. Là où nidifie ce poisson, les sites potentiels de nidification sont très nombreux.

Le hasard nous a permis de faire des observations intéressantes concernant le site de nidification de cette espèce. En effet, l'entonnoir de "pièges à particules en suspension" (1) a, semble-t-il, constitué un "stimulus" pour les mâles nidificateurs et les femelles de notre zone de travail. En effet, tous les pièges (environ 10) ont été

(1) Récipient cylindrique surmonté d'un entonnoir destiné à récolter les particules qui sédimentent dans la colonne d'eau. Le piège se trouve en pleine eau, maintenu à 2 ou 3 mètres du fond par un flotteur.

Tableau 3.1. Répartition et densité des sites de nidification ou des territoires de reproduction dans 9 tranches bathymétriques (voir explications complémentaires de la fig. 3.4)

Espèce \ Milieu	R ₃	R ₆	R ₉	R ₁₂	R ₃₈	H ₉	H ₁₂	H ₃₈	S _{I/2}
<u>Symphodus roissali</u>	3	2	1	0	0	0	0	0	0
<u>Symphodus ocellatus</u>	2	4	3	1	0	0	0	0	0
<u>Symphodus rostratus</u>	2	2	1	1	1	1	1	1	1
<u>Symphodus cinereus</u>	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<u>Symphodus mediterraneus</u>	0	1	2	2	1	1	1	1	0
<u>Symphodus doderleini</u>	0	0	0	0	0	1	1	?	0
<u>Symphodus tinca</u>	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<u>Symphodus melanocercus</u>	0	2	2	1	1	?	0	0	0
<u>Coris julis</u>	2	2	2	2	3	2	2	3	1

0 : pas de reproduction observée
 1 : densité 1/1000 m²
 2 : 1/1000 m² densité 1/100 m²

3 : 1/100 m² densité 1/50 m²
 4 : 1/50 m² densité 1/10 m²

colonisés par des mâles nidificateurs qui ont construit dans l'entonnoir, au cours de cycles successifs, plusieurs nids superposés. Ces mâles ont eu un succès reproducteur nettement plus élevé que la moyenne. Pourtant, le nid ainsi construit se retrouvait en pleine eau, il était très voyant et complètement exposé à des prédateurs dangereux aussi bien pour les adultes que pour les œufs.

4) Symphodus cinereus

Cette espèce nidifie uniquement sur le sable. Pendant la période de reproduction, on trouve des nids assez abondants sur toutes les intermattes ainsi que sur les taches sableuses à la limite inférieure de l'herbier, où il y a de très nombreux sites potentiels de nidification.

5) Symphodus mediterraneus

On rencontre les nids de cette espèce sur le rocher et dans l'herbier. La distribution des nids est continue, mais les nids sont très dispersés. Les sites potentiels de nidification sont nombreux.

6) Symphodus dodderleini.

Cette espèce ne nidifie que sur l'herbier. Le nombre de sites potentiels de nidification est sans limite.

7) Symphodus tinca

Les très grands nids de cette espèce sont toujours construits sur le rocher. Ils sont peu nombreux, très dispersés, et ne se situent jamais au-delà de 25 mètres environ. Partout où nous avons observé ce poisson, les sites potentiels de nidification étaient très rares.

8) Symphodus melanocercus

Les territoires de cette espèce sont situés peu profonds et alignés à la limite entre le rocher et l'herbier. Dans la baie de la Revellata, cette situation est le plus souvent représentée par R₆ et R₉. Dans ces deux tranches, les territoires sont jointifs et abondants.

9) Coris julis

Les mâles installent leur territoire pratiquement partout. Cependant, ces territoires sont particulièrement nombreux en H₃₈ et R₃₈. Entre H₁₂ et H₃₈ et R₁₂ et R₃₈, les mâles territoriaux sont très rares.

B.3. Conclusions

- 1) Les sites de nidification se situent dans tous les cas dans l'habitat préférentiel.
- 2) Outre les préférences pour certains milieux et certaines tranches de profondeur, les caractéristiques morphologiques du site de reproduction varient suivant l'espèce. Nous avons décrit en détail ces caractéristiques morphologiques dans le chapitre II. Pour que deux espèces entrent en compétition pour un site de reproduction, il est nécessaire que (a) les zones préférentielles pour le site de nidification coïncident ou se recouvrent largement, (b) les caractéristiques morphologiques du site de nidification soient proches. Seuls Symphodus ocellatus et Symphodus roissali se trouvent dans ces conditions. Il est intéressant de constater que ces deux espèces ont des périodes de reproduction qui ne se recouvrent pas (figure 3.6). Il y a peu de risques de compétition interspécifique pour le site de reproduction chez les autres espèces.
- 3) Les différences entre les caractéristiques spécifiques du site de reproduction de chaque espèce peuvent expliquer des différences de comportement.

Symphodus doderleini est la seule espèce qui nidifie uniquement dans l'herbier et en milieu couvert. En effet, les autres espèces nidifient soit sur le rocher, soit sur le rocher ou l'herbier (mais alors dans des zones très découvertes de l'herbier), soit en milieu sableux. Or l'herbier a trois caractéristiques importantes pour un poisson qui y nidifie : (a) il est peu fréquenté par les prédateurs d'oeufs démersaux, (b) la base des Posidonies est parfaitement dissimulée par les feuilles très longues et très nombreuses au printemps, (c) le sable situé entre les Posidonies est parfaitement protégé de la houle et fixé par les feuilles et les rhizomes de ces dernières. Dans ce milieu, l'entretien d'un nid et la protection des oeufs sont moins importants qu'en milieu découvert et battu. En conséquence, c'est le confinement de Symphodus doderleini à l'herbier dense qui a probablement permis l'évolution de son comportement nidificateur très particulier (abandon d'un nid après dissimulation).

Nous avons constaté que les sites de nidification potentiels pour Symphodus tinca étaient rares dans toutes les zones que nous avons pu visiter. Cette constatation pourrait expliquer l'évolution d'un comportement nidificateur sans cycle de reproduction successif qui impliquerait l'abandon d'un site beaucoup plus précieux que chez les espèces où les sites potentiels de nidification abondent. En outre, chez une espèce où les disparités de taille entre mâles adultes sont énormes (voir 2ème partie de ce chapitre), la rareté des sites potentiels de nidification a dû favoriser l'évolution de stratégies de reproduction alternatives différentes de la nidification chez les petits et moyens mâles qui ne peuvent entrer en compétition avec les très gros mâles pour ces sites de nidification.

C. PERIODICITE JOURNALIERE DU COMPORTEMENT REPRODUCTEUR

=====

La plupart des Labridés que nous avons étudiés se reproduisent toute la journée. Seules trois espèces concentrent leur activité sexuelle à un moment précis de la journée : Symphodus melanocercus (à l'aube), Symphodus doderleini et Coris julis (au couchant).

Une période journalière d'activité sexuelle à l'aube ou au couchant a deux conséquences : (a) la reproduction a lieu au moment où la luminosité est très faible par rapport aux conditions de lumière pendant la journée (figure 3.7), (b) la plupart des poissons diurnes et notamment les prédateurs d'oeufs ne sont pas encore présents (à l'aube) ou ne sont pas plus présents (au couchant).

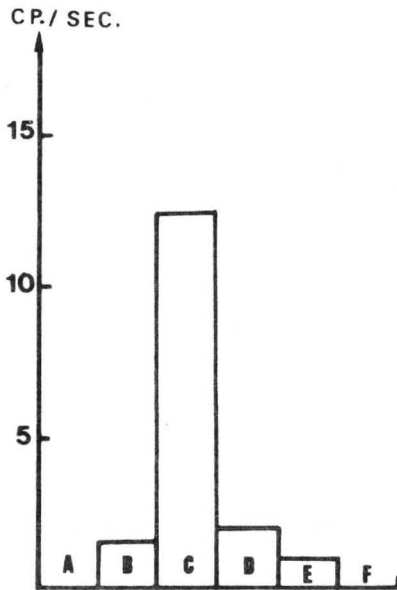


Fig. 3.7 : Conditions de luminosité au moment de la phase d'activité sexuelle de Symphodus melanocercus, Symphodus doderleini et Coris julis. Mesure de lumière au quantamètre LI-COR (coups/seconde).

C = lumière en milieu journée

A = début de la phase d'activité sexuelle de Symphodus melanocercus

B = fin de la phase d'activité sexuelle de Symphodus melanocercus

D = début de la phase d'activité sexuelle de Coris julis

E = début de la phase d'activité sexuelle de Symphodus doderleini

F = fin des phases d'activité sexuelle de Symphodus doderleini et Coris julis.

La périodicité journalière du comportement sexuel est un phénomène fréquent chez les poissons tropicaux (ROBERTSON et HOFFMAN, 1977 ; WARNER et ROBERTSON, 1978 ; BARLOW, 1981 ; LOBEL, 1978). LOBEL (1978) et ROBERTSON et HOFFMAN (1977) ont suggéré que ce comportement répondait à la nécessité de pondre les oeufs à un moment où l'environnement était favorable à leur survie (dans les milieux tropicaux, ces conditions sont généralement réunies au moment de la marée haute).

Cette hypothèse paraît confirmée par nos investigations. En effet, parmi neuf espèces étudiées, seules les trois qui abandonnent leurs oeufs après la ponte présentent une période journalière d'activité sexuelle. De plus, il est clair que l'environnement à l'aube et au crépuscule est plus favorable à la survie des oeufs que l'environnement diurne (moins de prédateurs, visibilité réduite).

La comparaison des deux populations de Coris julis qui vivent dans la baie de la Revellata (voir chapitre II) est une dernière confirmation de cette hypothèse. En effet, à faible profondeur, l'environnement diurne est nettement plus hostile à la survie des oeufs que plus profondément (1). Or, on constate que la période journalière d'activité couvre la journée entière dans la population profonde alors qu'elle est limitée à quelques heures le soir dans l'autre population (voir figure 2.57).

CONCLUSION DU CHAPITRE

=====

Dans ce chapitre, nous avons confronté des données écologiques et des données éthologiques. En comparant nos 9 espèces, nous avons constaté une influence sur les comportements reproducteurs et sociaux de la densité de population, de la longévité, de la prédation, de la spécialisation du comportement alimentaire, de la période de reproduction et de la répartition des sites de nidification.

En suivant une démarche analogue à celle de ce chapitre qui traitait du stade adulte, nous allons exposer au chapitre suivant les résultats de nos investigations concernant les stades oeufs et larves.

(1) voir point E dans 1ère partie du chapitre IV.

CHAPITRE IV

L'oeuf et la larve des Labridés méditerranéens des genres *Symphodus* et *Coris*

INTRODUCTION

Les oeufs et les larves représentent deux stades du cycle vital des poissons qui sont rarement étudiés dans leur environnement naturel. En particulier, l'écologie et les comportements des larves planctoniques des poissons marins sont presque toujours complètement méconnus.

Dans une recherche écoéthologique telle que la nôtre, une étude de l'oeuf et de la larve nous paraît indispensable. En effet, certaines caractéristiques de ces deux étapes du cycle vital peuvent imposer des contraintes qui limitent les possibilités d'adaptation du comportement reproducteur des adultes à l'environnement. Par ailleurs, inversement, des caractéristiques du comportement reproducteur des adultes peuvent engendrer des adaptations au niveau des stades oeuf et larve.

P R E M I È R E P A R T I E

L'OEUF DES LABRIDES MEDITERRANEENS DES GENRES *Symphodus* et *Coris*

A. DESCRIPTION DES OEUFS =====

De nombreux travaux ont été consacrés à la description des oeufs de Labridés Européens (SPARTA, 1930, 1931, 1932, 1933, 1936, 1939, 1947 ; QUIGNARD, 1962, 1967, 1968 et 1971 ; BRUSSEL, 1976 ; THOMOPOULOS, 1954).

A.1. Morphologie de l'oeuf

1) Oeufs de *Symphodus*

Ces oeufs sont sphériques, démersaux et adhérents. Le vitellus est homogène. La couleur du vitellus varie considérablement suivant l'espèce. La couleur du vitellus est manifestement adaptée au substrat devant recevoir l'oeuf : le vitellus jaune-orangé des oeufs de *Symphodus roissali* est de couleur identique aux petits renflements des rameaux reproducteurs de *Cystoseira balearica* et *C. stricta* qui constitue la couche de ponte du nid ; le vitellus grisâtre de l'oeuf de *Symphodus cinereus* se confond parfaitement avec les débris coquilliers et les petits cailloux se trouvant dans le nid de cette espèce ; le

vitellus translucide de Symphodus melanocercus est bien adapté à des oeufs abandonnés sur des substrats divers... etc.

2) Oeuf de Coris julis

L'oeuf est sphérique et flottant. Le vitellus est translucide à l'exception d'une petite goutte lipidique. L'oeuf est difficilement visible dans l'eau.

A.2. Taille des oeufs (tableau 4.1)

Il n'y a pas de grandes différences entre les tailles des oeufs des neufs espèces que nous avons étudiées. Il faut noter la faible différence de taille entre l'oeuf planctonique de Coris julis et les oeufs démersaux des autres espèces.

B. DUREE DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

=====

B.1. Méthode

Nous avons mesuré la durée du développement embryonnaire des oeufs démersaux de Symphodus en pratiquant des fécondations artificielles. Les oeufs et le sperme sont obtenus par pression d'avant en arrière sur les flancs d'individus adultes mûrs. Les oeufs et le sperme sont mélangés dans un "verre de montre". Après fécondation, les oeufs adhèrent au fond du "verre de montre" qui peut alors être déposé au fond d'un petit aquarium maintenu en circuit ouvert. Nous avons obtenu le développement embryonnaire de Coris julis différemment. Les oeufs et le sperme sont déversés dans un tube à essais rempli d'eau de mer. Après homogénéisation par agitation légère, le contenu du tube est déversé dans une poche formée à l'aide de filet pour plancton (maille 0.5 mm). La poche qui contient les oeufs flottants de Coris julis est maintenue à la surface d'un aquarium en circuit ouvert par un flotteur annulaire.

B.2. Durée du développement embryonnaire des Symphodus

Le tableau 4.2. réunit nos données plus quelques données provenant de la littérature.

B.3. Durée du développement embryonnaire de Coris julis

La durée du développement embryonnaire de Coris julis est respectivement de 38 à 42 heures à 18°C et de 30 à 36 heures à 22°C.

B.4. Conclusions

- 1) La durée du développement embryonnaire chez les Symphodus est largement dépendante de la température. Cette variation de la durée du développement embryonnaire explique la diminution de la durée des cycles de nidification d'une espèce lorsque la température augmente.

Tableau 4.1. Diamètre moyen (\pm 1 écart-type) des oeufs de Symphodus et Coris julis (mm)

Espèce	Mesures personnelles	Données bibliographiques
<u>Symphodus roissali</u>	0.79 \pm 0.04	0.72 \rightarrow 0.76
<u>Symphodus ocellatus</u>	0.63 \pm 0.04	0.68
<u>Symphodus mediterraneus</u>	0.69 \pm 0.05	0.71 \rightarrow 0.78
<u>Symphodus cinereus</u>	0.72 \pm 0.04	0.72 \rightarrow 0.73
<u>Symphodus tinca</u>	-	0.75
<u>Symphodus doderleini</u>	0.71 \pm 0.03	0.75 \rightarrow 0.78
<u>Symphodus melanocercus</u>	0.68 \pm 0.03	0.76
<u>Symphodus rostratus</u>	0.73 \pm 0.04	0.8 \rightarrow 0.88
<u>Coris julis</u>	0.62 \pm 0.03	0.64 \rightarrow 0.66

Tableau 4.2. Durée minimum (heures) du développement embryonnaire chez les Symphodus à différentes températures ($^{\circ}$ C). Tous les oeufs éclosent dans un délai d'environ 20 heures qui suit la durée minimum. (1) = QUIGNARD (1968, 1971)

Espèce \ T $^{\circ}$	12 $^{\circ}$ /13 $^{\circ}$	16 $^{\circ}$ /17 $^{\circ}$	21 $^{\circ}$ /22 $^{\circ}$
<u>Symphodus roissali</u>	288	140	-
<u>Symphodus ocellatus</u>	-	-	79
<u>Symphodus cinereus</u>	237 ⁽¹⁾	129	87 ⁽¹⁾
<u>Symphodus mediterraneus</u>	-	110	-
<u>Symphodus melanocercus</u>	247	98	-
<u>Symphodus rostratus</u>	230	116	-
<u>Symphodus tinca</u>	271	130	-
<u>Symphodus doderleini</u>	211 ⁽¹⁾	-	-

- 2) La durée du développement embryonnaire pour une même température est très proche chez les différents Symphodus. Les différences entre les longueurs moyennes des cycles de reproduction chez les différents Symphodus sont dus essentiellement aux différences des températures au moment de la période de reproduction.
- 3) La durée du développement embryonnaire de Coris julis paraît moins dépendante de la température que celle des Symphodus. Elle est aussi beaucoup plus courte que celle des Symphodus.

Ce développement rapide est probablement une adaptation à la survie dans le plancton : JONES (1974) et WARE (1975) ont montré que, de manière générale, le taux de mortalité des oeufs de poissons dans le plancton était beaucoup plus élevé que celui des larves venant d'éclore. En effet, la larve qui nage parvient à échapper à certains prédateurs. Un développement rapide est donc avantageux pour un oeuf planctonique.

C. NOMBRE D'OEUFS DANS LES NIDS DE Symphodus

=====

C.1. Méthodes

Pour connaître le nombre d'oeufs accumulés dans le nid, nous avons prélevé des nids chez les différentes espèces. Le prélèvement se fait à un moment différent suivant l'espèce :

- 1) Symphodus nidificateurs à comportements cycliques. Le prélèvement du nid intervient au début de la phase de ventilation ou de protection des oeufs. En effet, à ce moment, tous les oeufs correspondant à un cycle ont été pondus et aucune éclosion n'a eu lieu. Le nombre d'oeufs comptés est donc exactement le nombre d'oeufs pondus au cours d'un cycle.
- 2) Symphodus dodderleini : chez cette espèce qui abandonne son nid, le prélèvement a lieu 1 jour après le jour de ponte.
- 3) Symphodus tinca : cette espèce n'a pas de comportement cyclique. Dans ces conditions, le nombre d'oeufs que nous avons comptés dans le nid de Symphodus tinca n'est qu'un état momentané puisqu'il dépend d'une part, du nombre d'éclosions, d'autre part, de l'apport continu de nouveaux oeufs. Chez cette espèce, il est impossible de prélever la totalité du très volumineux nid. Nous avons donc prélevé des carottes de volume connu en différents points de ce dernier.

Après leur prélèvement, les nids sont fixés au formol/eau de mer 5% pour stopper le développement embryonnaire et décrocher les oeufs des algues auxquelles ils adhèrent. Les oeufs sont ensuite séparés des algues par triage manuel, puis séparés des autres matériaux (sable et débris coquilliers) par sédimentation différentielle dans une éprouvette graduée de deux litres. Les oeufs sont ensuite concentrés dans un ballon de 200 ml équipé d'un piston pouvant prélever un volume connu de la suspension d'oeufs que l'on homogénéise par agitation. Le comptage des oeufs prélevés dans le piston se fait sous la loupe binoculaire à l'aide d'une boîte de Pétri dont le fond est quadrillé.

C.2. Résultats

Le tableau 4.3. rassemble nos données concernant le nombre d'oeufs dans les nids.

Tableau 4.3. Nombre d'oeufs dans les nids de Symphodus (voir explications complémentaires dans le texte)

Espèce	Nombre d'oeufs dans le nid			
	Moyenne	Min.	Max.	n
<u>Symphodus ocellatus</u>	23400 + 10828	9360	37080	10
<u>Symphodus mediterraneus</u>	9020 + 2270	6720	11240	6
<u>Symphodus tinca</u>	45831 + 15780	30780	71820	5
<u>Symphodus cinereus</u>	12490 + 6770	4560	20280	8
<u>Symphodus dodorleini</u>	750 + 450	290	1362	4
<u>Symphodus roissali</u>	32178 + 14148	16200	56040	9
<u>Symphodus rostratus</u>	11740 + 3310	8720	16300	6

C.3 Conclusions

- 1) Symphodus tinca a un nombre très élevé d'oeufs dans son nid. Cependant, cette donnée est difficilement comparable avec les autres données du tableau 3.4., car cette espèce n'a pas un comportement reproducteur cyclique.
- 2) Symphodus ocellatus et Symphodus roissali accumulent plus d'oeufs dans leur nid que Symphodus cinereus, Symphodus rostratus et Symphodus mediterraneus. Il est intéressant de se rappeler ici que ces deux espèces (avec Symphodus tinca) sont celles qui présentaient des groupes de petits mâles et de femelles autour des nids.
- 3) La faible quantité d'oeufs que l'on retrouve dans le nid de Symphodus dodorleini est due au comportement nidificateur très particulier de cette espèce (nid très petit, cycle de nidification de deux jours, ponte pendant une heure le second jour).
- 4) Chez toutes les espèces, l'écart entre le nombre minimum et le nombre maximum d'oeufs dans le nid est très élevé. Cet écart montre que le succès reproducteur est très variable suivant les mâles nidificateurs (mais aussi les différents cycles de nidification d'un même mâle).

D. NOMBRE D'OEUF S PONDUS PAR LA FEMELLE A CHAQUE PONTE

=====

D.1. Introduction, méthodes

Le nombre d'oeufs émis par la femelle lors de chaque acte de ponte est un élément important, notamment pour comprendre la stratégie de reproduction des femelles.

Pour mesurer le nombre d'oeufs pondus lors de chaque ponte, nous avons dû procéder différemment suivant les espèces :

1) Symphodus melanocercus (ponte sans nid).

Pour collecter les oeufs correspondant à une ponte, nous avons prélevé toutes les algues se situant dans un cercle de 15 cm de diamètre autour du point de ponte.

2) Symphodus ocellatus, Symphodus rostratus, Symphodus roissali (ponte dans un nid)

Pour collecter les oeufs correspondant à une ponte, nous avons confectionner une couche de ponte artificielle qui est placée sur le nid d'un mâle actif, puis retirée après qu'une femelle ait pondu une fois. La couche de ponte artificielle est constituée d'un mélange d'algues identiques à celles qu'utilise le poisson pour construire son nid. Ces algues sont maintenues entre elles par un filet fin (maille de 1 cm) teint de la même couleur que celle du nid.

3) Symphodus tinca, Symphodus doderleini, Symphodus cinereus, Symphodus mediterraneus

Nous n'avons pas pu confectionner de couche de ponte artificielle qui soit bien tolérée par le mâle nidificateur. Nous avons cependant obtenu des résultats chez Symphodus tinca en prélevant les oeufs que déposent les femelles lorsqu'elles pondent en dehors des nids (même méthode que pour Symphodus melanocercus).

4) Coris julis

Les oeufs abandonnées en pleine eau sont récupérés dans une épuisette constituée de filet pour plancton (maille de 0.5 mm de côté) que l'on "passe" au point de libération des oeufs matérialisé par le nuage de sperme du mâle.

D.2. Résultats

Les résultats concernant le nombre d'oeufs pondus à chaque ponte sont condensés au tableau 4.4.

1) Toutes les femelles de Symphodus nidificateur pondent un nombre relativement identique d'oeufs à chaque acte de ponte.

2) Symphodus melanocercus dépose à chaque ponte un nombre nettement plus faible d'oeufs que les autres Symphodus.

- 3) Coris julis libère à chaque ponte environ 100 fois plus d'œufs que les Symphodus nidificateurs.

Tableau 4.4. Nombre d'œufs pondus par la femelle lors de chaque acte de ponte.

Espèce	Nombre d'œufs pondus			n
	Moyenne \pm 1 écart-type	Min.	Max.	
<u>Symphodus melanocercus</u>	4.8 \pm 2.9	2	7	9
<u>Symphodus tinca</u>	50.6 \pm 22.3	27	88	6
<u>Symphodus ocellatus</u>	29.4 \pm 11.5	11	41	5
<u>Symphodus roissali</u>	33.4 \pm 13.6	12	51	7
<u>Symphodus rostratus</u>	24.8 \pm 14.4	9	48	6
<u>Coris julis</u>	2674.8 \pm 2048.0	574	5520	5

D.3. Conclusions

Parmi les 6 espèces que nous avons étudiées, on distingue deux stratégies fondamentales concernant le nombre d'œufs émis à chaque ponte par la femelle : d'une part, les Symphodus qui émettent un petit lot d'œufs à chaque ponte, mais qui frayent de nombreuses fois au cours de la journée ; d'autre part, Coris julis qui émet à chaque ponte une grande quantité d'œufs, mais ne pond pas souvent au cours de la journée.

Ces deux stratégies peuvent s'interpréter comme des adaptations à deux environnements où la prédation sur les œufs après la ponte est différente.

- 1) Coris julis abandonne ses œufs en pleine eau. Ceux-ci subissent alors une prédation immédiate de la part des poissons planctonophages qui ont assisté à la ponte. Le danger de prédation se situe surtout juste après l'acte de ponte. En effet, à ce moment, les œufs ont à peine commencé leur ascension vers la surface ; ils sont encore proches du fond où se trouvent de nombreux prédateurs, et leur position est clairement marquée par le nuage de sperme libéré par le mâle. Dans les secondes qui suivent la ponte, les possibilités de prédatons diminuent, car les œufs s'éloignent du fond et se dispersent dans la colonne d'eau. Dans ces conditions, les chances de survie d'un œuf seraient faibles, s'il faisait partie d'un petit lot d'œufs aisément consommé en entier par les prédateurs juste après la ponte. Par contre, les chances individuelles de survie d'un œuf au moment critique, juste après la ponte (effet de dilution décrit chez de nombreux animaux vivant en groupe : CALVERT, HEDRICK et BROWER, 1979 ; DUNCAN et VIGNE, 1979 ; KREBS et DAVIES, 1981).

- 2) Le cas des Symphodus est différent : les oeufs sont déposés dans un nid où la prédation est très faible (voir plus loin). La femelle a donc intérêt à multiplier les dépôts de petits lots d'oeufs dans des nids différents pour pallier l'éventuelle déficience d'un mâle ou l'éventuelle destruction d'un nid.

Le cas de Symphodus melanocercus est particulier. Les oeufs sont abandonnés sur le fond. Ces derniers ne subissent pas de prédation importante au moment de la ponte, car l'accouplement de Symphodus melanocercus est rapide et discret. Par contre, le risque de prédation est élevé durant le long développement embryonnaire. Dans ces conditions, il serait désavantageux d'émettre une grande quantité d'oeufs à chaque ponte, car (a) l'amas d'oeufs déposés sont fixés sur le fond, ce qui laisse le temps au prédateur de consommer l'entièreté de la ponte. D'où l'adaptation la moins mauvaise semble être une stratégie opposée : le dépôt de très petits lots d'oeufs dispersés sur de larges surfaces.

E. PREDATION SUBIE PAR LES OEUFS

=====

E.1. Prédation dans les nids de Symphodus

Le nombre de prises de nourriture effectuée dans le nid par le mâle nidificateur lui-même, les femelles, les mâles initiaux et les prédateurs a été mesuré pour trois espèces au moment où la prédation est la plus forte, c'est-à-dire pendant la phase d'activité sexuelle (tableau 4.5).

- 1) Les mâles nidificateurs de Symphodus ocellatus et Symphodus roissali semblent constituer le principal facteur de prédation des oeufs de leur propre espèce ! Il faut cependant comprendre que le chiffre exposé au tableau 4.5 représente une moyenne entre de nombreux mâles qui ne se nourrissent jamais dans leur nid et quelques mâles qui se nourrissent très fréquemment dans celui-ci (remarquer l'importance des écarts-types). A titre d'exemple, nous avons prélevé 16 Symphodus roissali sur leur nid et examiné les contenus stomacaux. Dans cet échantillon, seuls trois individus avaient des oeufs dans le tube digestif.

Tableau 4.5. Nombre moyen + 1 écart-type de prises de nourriture/heure dans le nid de Symphodus ocellatus, Symphodus roissali et Symphodus tinca

Espèce \ Type	Mâle nidificateur	Mâle non nidificateur	Femelle	Autres espèces	n
<u>Symphodus ocellatus</u>	8.6 ± 26.4	1.9 ± 4.8	6.9 ± 4.1	1.0 ± 2.5	16
<u>Symphodus roissali</u>	10.4 ± 41.6	1.6 ± 3.6	9.8 ± 3.6	0.7 ± 2.5	16
<u>Symphodus tinca</u>	1.2 ± 3.6	3.3 ± 9.3	7.5 ± 13.8	228.0 ± 324.4	10

- 2) Les mâles non nidificateurs contribuent peu à la prédation dans le nid, probablement parce qu'ils accèdent difficilement au nid.
- 3) Les femelles se nourrissent assez souvent dans le nid en profitant des moments où elles sont tolérées dans le nid pour pondre.
- 4) La prédation due aux autres espèces est très peu élevée quand il s'agit d'espèces ayant des nids élaborés et faciles à défendre (Symphodus ocellatus et roissali). Elle est beaucoup plus élevée dans le grand nid peu élaboré de Symphodus tinca.

E.2. Protection apportée par le nid

Nous venons de constater que les œufs subissaient une certaine prédation dans les nids. Cependant, les effets exacts de cette prédation reste difficile à évaluer quant aux chances de survie des œufs dans un nid par rapport à des œufs qui seraient abandonnés. Nous avons donc réalisé une expérience visant à comparer la survie des œufs dans le nid et à l'extérieur. L'expérience consiste à retirer du nid un certain nombre de brins d'algues sur lesquels des œufs sont accrochés. Les œufs sont comptés sur chaque brin d'algue. Un lot de brins d'algues est alors replacé dans le nid à divers endroits, alors que l'autre lot est dispersé à l'extérieur du nid sur une surface d'environ 1 à 2 m². Préalablement, nous avons accroché à la base de chaque brin d'algues un petit plomb qui sert à la fois de marque et de lest.

Pour cette expérience, nous avons choisi Symphodus tinca pour trois raisons essentielles :

- 1) Le nid de cette espèce est suffisamment grand et peu élaboré pour permettre le retrait de brins d'algues du nid sans perturber les comportements du mâle nidificateur.
- 2) Parmi les Symphodus, le nid de Symphodus tinca est celui qui subit la prédation la plus importante.
- 3) Chez cette espèce, les œufs sont parfois naturellement pondus à l'extérieur du nid.

Les résultats de cette expérience sont condensés à la figure 4.1.

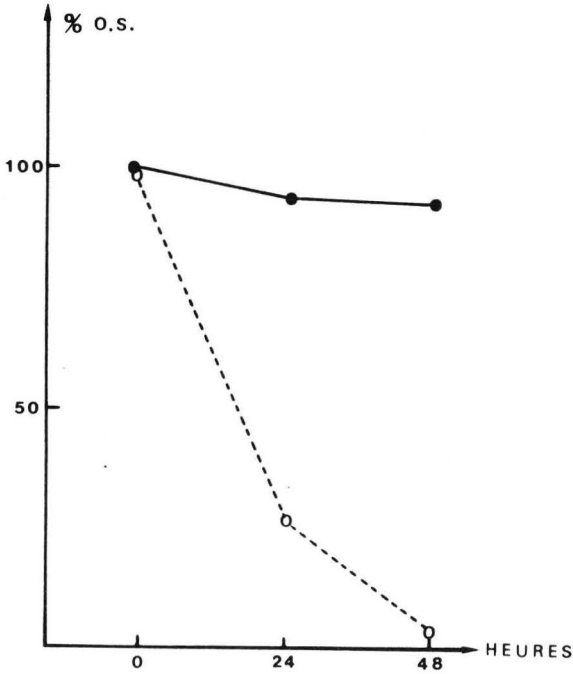
Cette expérience nous permet de constater que (a) les chances de survie des œufs déposés dans le nid sont très élevées malgré la prédation que nous avons constatée précédemment, (b) les chances de survie des œufs déposés hors du nid sont très faibles.

E.3. Prédation sur les œufs abandonnés

1) Symphodus doderleini

Cette espèce abandonne son nid après l'avoir dissimulé. Nous avons suivi l'évolution de sept nids pendant 8 jours et nous n'avons pas constaté la moindre prédation dans ces nids. En fait, les prédateurs potentiels d'œufs sont peu nombreux dans l'environnement de ce poisson.

Fig. 4.1 : Pourcentage d'œufs survivants (% O.S.) dans le nid (cercle plein) et hors du nid (cercle vide) après 24 et 48 heures (voir explications complémentaires dans le texte).



2) Symphodus melanocercus

Nous n'avons pas constaté de prédateurs sur les œufs de Symphodus melanocercus juste après la ponte. Malgré de nombreux essais, nous n'avons pas pu mesurer significativement la prédation s'exerçant sur les œufs pendant leur développement embryonnaire sur le fond.

3) Coris julis

Il est impossible de mesurer la prédation qui s'exerce sur les œufs lors de leur développement embryonnaire dans le plancton. Par contre, nous avons mesuré le nombre de pontes subissant une prédation au moment critique de l'émission des œufs en pleine eau. A 10 mètres, 22.4% des pontes subissent une prédation. A 38 mètres, 5.6% des pontes subissent une prédation.

E.4. Conclusions

La pression de prédation sur les oeufs est un facteur écologique susceptible d'avoir une influence profonde sur les comportements reproducteurs des différentes espèces. Nous avons déjà constaté que la stratégie de reproduction des femelles était influencée par l'environnement dans lequel sont émis les oeufs (voir chapitre IV, première partie, D). Certaines caractéristiques de la stratégie de reproduction des Labridés mâles peuvent s'interpréter de la même façon :

- 1) la nidification chez les Symphodus est, bien sûr, un comportement destiné avant tout à protéger les oeufs. Nous avons, en effet, pu montrer que la protection des oeufs dans le nid était bien réelle.
- 2) le grand territoire de Symphodus melanocercus permet au mâle de se déplacer sur de longues distances pendant la parade sexuelle et entre les pontes. Ce déplacement favorise la dispersion des oeufs sur de larges surfaces (voir aussi chapitre IV, 1ère partie, D).
- 3) le nid dissimulé et abandonné de Symphodus doderleini n'est concevable que dans un environnement où les prédateurs d'oeufs sont rares. Le même nid, construit et dissimulé dans les milieux rocheux et superficiels, serait probablement découvert et pillé très rapidement (voir aussi chapitre III).
- 4) Chez Coris julis, la montée en chandelle avant la ponte écarte les oeufs du substrat à proximité duquel se trouvent les prédateurs d'oeufs.

D E U X I È M E P A R T I E

STADE LARVAIRE DES LABRIDES MEDITERRANEENS DES GENRES Symphodus et Coris

A. DESCRIPTION DES LARVES

=====

A.1. Introduction

Quelques travaux ont été consacrés à la description des larves de Labridés européens (QUIGNARD, 1962, 1967, 1968, 1971 ; SPARTA, 1930, 1931, 1932, 1933, 1936, 1939, et 1947 ; THOMOPOULOS, 1954).

A.2. Morphologie des larves

Les larves chez les différents Symphodus se ressemblent beaucoup : leurs tailles à l'éclosion sont toujours proches de 3 mm (2.7-3.2 mm). A l'éclosion, l'oeil est grand, bien développé et fortement pigmenté. Le tube digestif est bien formé, mais le stomodeum n'est pas percé. A 20°C environ, en deux jours, le sac vitellin se résorbe presque complètement et la bouche est formée.

La larve de Coris julis est très différente : elle est nettement plus petite que celle des Crénilabres (taille moyenne + 2 mm). Le sac vitellin est énorme et dépasse fortement la tête vers l'avant.

Dans la partie la plus antérieure du sac vitellin, on retrouve la goutte lipidique déjà présente dans l'oeuf. L'oeil est petit et peu pigmenté. Le tube digestif est présent, mais le stomodeum n'est pas formé. A 20°C, la vésicule vitelline se résorbe en trois jours.

A.3. Conclusions

La larve de Coris julis a une organisation plus "primitive" que celle des Symphodus. Ceci résulte probablement du développement embryonnaire rapide de cette espèce. Lors d'observations en aquarium sur des larves fraîchement écloses, nous avons constaté que les larves de Symphodus nageaient beaucoup plus vite que celles de Coris. Par ailleurs, l'oeil très développé de la larve de Symphodus laisse supposer des capacités sensorielles supérieures à celles de la larve de Coris. En conséquence, il n'est pas absurde de penser que la larve et les premiers stades larvaires de Symphodus présentent plus d'aptitude que les larves de Coris à résister aux agressions de l'environnement.

B. STADE PLANCTONIQUE LARVAIRE CHEZ LES Symphodus

=====

B.1. Introduction, méthode

De nombreux chercheurs ont retrouvé des larves de Symphodus dans leurs échantillons de plancton (RUSSEL, 1976 ; SPARTA, 1933 ; THOMOPOULOS, 1954). Cependant, des travaux récents ont montré que les larves de certains Pomacentridés tropicaux nidificateurs ne rejoignaient pas le plancton (BARLOW, communication personnelle). Nous avons donc tenté de savoir si toutes les larves de Symphodus passaient réellement par un stade planctonique. Nous avons prélevé dans un nid de Symphodus ocellatus environ 1 000 oeufs. Ceux-ci ont été placés au fond d'une colonne remplie d'eau de 1m20 de hauteur et 20 cm de diamètre. La colonne est constamment alimentée par le haut en eau de mer fraîche et le trop-plein se déverse dans un récipient dont le fond est remplacé par une pièce de filet à plancton (maille de 0.1 mm) destiné à recevoir les larves venues en surface. A la base de la colonne, nous avons placé un robinet qui permet de purger les couches d'eau profonde de la colonne pour capturer les larves restées sur le fond. Enfin, nous avons recouvert le fond de la colonne de cailloux et d'algues, et placé le dispositif en lumière naturelle.

B.2. Résultats

Au départ des 1 000 oeufs, nous avons récolté environ 850 larves ; dans le haut de la colonne et 12 larves dans le bas. La différence entre le nombre d'oeufs au départ et le nombre de larves récoltées provient des oeufs n'ayant pas éclos. Les quelques larves que nous avons pu observer au moment de l'éclosion sont montées en nageant activement vers la surface.

B.3. Conclusions

Les Symphodus passent réellement par un stade larvaire planctonique.

C. ECLOSIONS SYNCHRONE ET NOCTURNE CHEZ LES Symphodus

=====

C.1. Introduction

L'éclosion des oeufs suivie du déplacement de la larve du nid vers la surface est une phase critique pour la survie de la progéniture. En effet, la larve doit quitter la protection du nid et traverser un milieu où les prédateurs sont très nombreux avant de rejoindre la surface. De plus, dans un nid de Symphodus, plusieurs milliers d'oeufs arrivent à maturité en même temps, ce qui accroît les risques de prédateurs en masse des larves.

Quelques auteurs ont signalé l'éclosion nocturne des oeufs de Pomacentridés tropicaux (ROSS, 1978 ; BARLOW, 1981 ; LOBEL, 1978 ; FRICKE, 1979). Nous avons donc mis au point une série d'expériences destinées à connaître le comportement des larves au moment critique de l'éclosion en concentrant notre attention sur les possibilités d'une éclosion nocturne.

C.2. Première expérience

1) Matériel et méthode

Nous avons réalisé cette expérience à l'aide d'algues portant des oeufs, prélevées dans un nid de Symphodus ocellatus. Nous avons séparé en deux lots les algues provenant d'un seul nid. Chacun des lots est placé au fond d'un petit aquarium (180 X 320 X 180 mm) pourvu d'un "trop plein" et alimenté constamment en eau fraîche (débit d'alimentation = + 500 ml/minute). Le trop-plein se déverse dans un récipient dont le fond est remplacé par une pièce de filet à plancton (0.1 mm de maille). L'un des aquariums est placé dans un laboratoire où le rythme nycthéral est inversé ; l'autre aquarium se trouve en rythme nycthéral normal. Dans les deux cas, le rythme nycthéral est créé par l'allumage et l'extinction instantanée de tubes néon. Les oeufs sont placés dans les aquariums plusieurs jours avant leur éclosion.

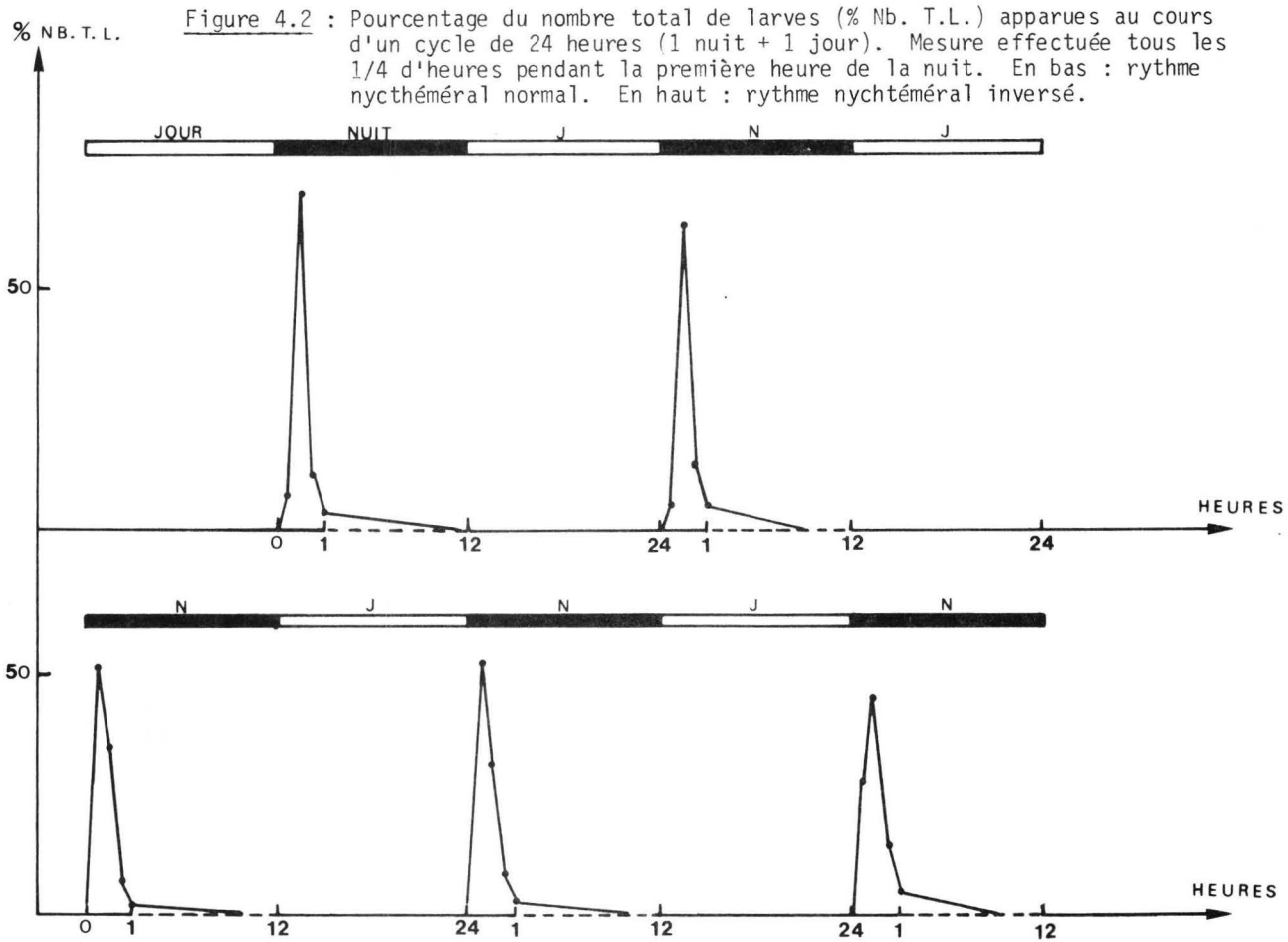
2) Résultats

L'ensemble des résultats sont synthétisés dans la figure 4.2.

3) Conclusions

Dans ces conditions expérimentales, la presque totalité des oeufs éclôt durant la première heure de la nuit. L'éclosion est donc nocturne et synchronisée.

Le décalage des pics d'éclosions, lorsqu'il y a des rythmes nycthéraux différents, montre que des oeufs arrivés à maturité peuvent attendre au moins 12 heures, de façon à éclore durant la nuit. Le décalage des pics montre, en outre, que l'arrivée de la nuit est réellement le facteur synchronisateur de l'éclosion.



C.3. Deuxième expérience

1) Matériel et méthode

Nous avons voulu vérifier les résultats obtenus en laboratoire par des observations réalisées in situ. Pour récupérer les larves d'un nid de Symphodus ocellatus, nous avons conçu une cloche. Celle-ci est en plexiglas et a la forme d'un cylindre (190 mm de diamètre et de haut) percé de trois petits trous à mi-hauteur. Le cylindre est surmonté d'un toit de forme conique (80 mm de haut) portant à son sommet un petit tuyau (20 mm de diamètre). Le tout est disposé sur un nid. Pendant l'expérience, la buse est fermée par un bouchon de caoutchouc. Au moment de l'éclosion, les larves montent vers la surface et se concentrent dans le haut du toit conique. Au moment de la mesure, toutes les 15 minutes, on adapte une seringue (contenant 2 litres) à la buse de la cloche et on ponctionne les larves. En même temps que s'effectuent ces opérations, nous avons enregistré la décroissance de la lumière due à la tombée de la nuit à l'aide d'un quantamètre de type LI-COR relié à un enregistreur. Le senseur est placé à côté de la cloche.

2) Résultats

Les résultats de cette expérience sont synthétisés dans la figure 4.3.

On constate qu'en milieu naturel, la cinétique d'éclosion est identique à celle obtenue en laboratoire. En effet, les éclosions sont synchrones et s'étalent pendant environ une heure après la nuit totale. Il est important de noter que le pic d'éclosion apparaît après la disparition des prédateurs (figure 4.3.).

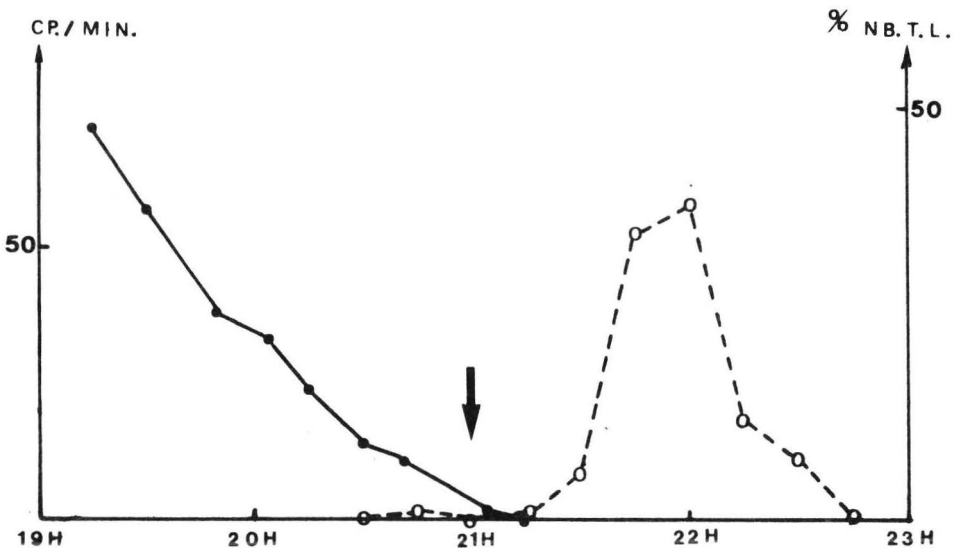


Figure 4.3. : Pourcentage du nombre total de larves (% Nb. T.L., cercle vide) capturées entre 19 heures et minuit et décroissance de la lumière au même moment (coups par minute, CP/min : cercle plein). La flèche indique le moment de la disparition de la plupart des prédateurs potentiels de larve.

C.4. Éclosion des larves de *Coris julis*

Les éclosions que nous avons pu observer chez *Coris julis* à la suite de nos expériences de fécondation artificielle n'ont été ni synchrones, ni nécessairement nocturnes. En effet, nous avons observé ces éclosions entre 30 et 36 heures (22°C) après la fécondation artificielle, quelle que soit l'heure du jour ou de la nuit.

C.5. Conclusions

Les œufs sont concentrés en très grande quantité dans les nids de *Symphodus* (voir tableau 4.3). De telles ressources sont très attractives pour les prédateurs potentiels de larves. L'éclosion synchrone et nocturne est une adaptation très importante, car elle permet de traverser sans risques élevés la phase critique de la sortie du nid et de la montée en surface. En effet :

- 1) l'éclosion nocturne permet aux larves de quitter le nid à un moment où leurs prédateurs sont très rares ;
- 2) l'éclosion synchrone favorise les chances de survie si un prédateur découvre les larves malgré la nuit (effet de dilution décrit plus haut : chapitre IV, 1ère partie, D) ;
- 3) l'éclosion en début de nuit laisse du temps aux larves pour rejoindre la surface avant le retour de la lumière.

D. DUREE DE LA PHASE PLANCTONIQUE LARVAIRE

=====

D.1. Introduction, méthode

L'écologie des stades larvaires et postlarvaires planctoniques chez les poissons marins est presque toujours totalement méconnue.

Pour estimer la durée de la phase planctonique chez quelques *Symphodus* et *Coris julis*, nous avons utilisé une méthode basée sur une découverte récente : une variation de la croissance des otolithes des larves entre le jour et la nuit (ROBBEN, 1982 ; WARNER, 1982). Cette différence de croissance se marque sur les otolithes des larves, des stades postlarvaires et des très jeunes individus, par des microstries d'accroissement journalières que l'on peut compter. Ainsi, il est possible de donner un âge en jours aux jeunes individus. Chez certaines espèces, l'analyse peut être encore plus fine. En effet, on constate qu'au moment du passage de la phase larvaire à la vie sur le fond, la croissance de l'otolithe se modifie. Cette transition se marque sur l'otolithe par un espace très net sans microstries journalières (WARNER, communication personnelle).

Pour estimer la durée de la phase planctonique, nous avons capturé les très jeunes individus qui apparaissent sur le fond dans les mois qui suivent les reproductions. Nous avons prélevé les otolithes et observé ceux-ci sous un objectif 50X à immersion.

Chez *Coris julis*, les microstries d'accroissement journalières et l'espace correspondant au retour sur le fond sont très nets sur l'otolithe in toto. Chez les *Symphodus*, il est nécessaire de couper

l'otolithe en deux pour observer les microstries d'accroissement journalier. De plus, il n'y a pas chez les Symphodus d'espace clair marquant le retour sur le fond. En conséquence, pour ces poissons, on peut juste affirmer que la durée de la phase planctonique est inférieure à l'âge des très jeunes individus de l'année que l'on retrouve peu après leur arrivée sur le fond.

D.2. Résultats

- 1) Durée moyenne de la phase planctonique de Coris julis en jours = 38.3 (max : 45, min : 26, n=6).
- 2) Age en jour de jeunes individus appartenant à 4 espèces de Symphodus :
Symphodus melanocercus : 58.7 (max : 71, min : 49, n=4)
Symphodus ocellatus : 45.8 (max : 53, min : 40, n=6)
Symphodus cinereus : 40.4 (max : 48, min : 30, n=7)
Symphodus roissali : 64.0 (max : 71, min : 58, n=4).

D.3. Resources alimentaires au cours de la phase planctonique larvaire

Dans la baie de Calvi, on assiste à un pic de la biomasse du zooplancton du 15 mars au 15 mai (DAUBY, 1979 ; HECQ, GASPARD et DAUBY, 1981). Les larves libérées dans le plancton durant cette période devraient être avantagées par rapport à des larves libérées à une autre époque.

Or, on constate que les périodes de reproduction de 6 Symphodus coïncident avec le pic de la biomasse zooplanctonique (chapitre III, 3^{ème} partie, A).

D.4. Comportement des jeunes Labridés de l'année au retour sur le fond

A leur retour sur le fond, les jeunes Coris julis et Symphodus se rendent immédiatement dans l'habitat préférentiel de l'espèce. Nous avons, en effet, prélevé les jeunes Symphodus ocellatus et Symphodus roissali en R₃, R₆ et R₉ ; Symphodus cinereus sur les fonds sableux des intermatte* et Symphodus melanocercus à la transition entre l'herbier et le rocher. En particulier, les Symphodus melanocercus de 10-15 mm ont déjà leur comportement de nettoyeur et parviennent à attirer des poissons démesurément énormes par rapport à la taille du nettoyeur. On les voit souvent nettoyer leurs prédateurs potentiels sans que ces derniers manifestent la moindre agressivité.

D.5. Conclusions

- 1) La phase planctonique larvaire des Labridés que nous avons étudié est relativement courte : entre 1 et 2 mois.
- 2) Chez les Symphodus, il semble que la durée de la phase planctonique larvaire des espèces à reproduction précoce (Symphodus melanocercus et Symphodus roissali) soit plus longue que celle des espèces à reproduction plus tardive (Symphodus ocellatus). Le développement larvaire serait donc, comme le développement embryonnaire, influencé par la température.

- 3) A température égale, il n'y a pas une grande différence entre la durée de la phase planctonique de Coris julis et celle des espèces à ponte démersale.
- 4) L'avantage acquis par larves libérées au moment du pic de la biomasse en zooplancton pourrait contrebalancer les désavantages d'une période de reproduction située tôt dans l'année (développement embryonnaire et larvaire plus long, voir chapitre III, 3ème partie, A).

E. CONCLUSIONS DU CHAPITRE IV
=====

Les divers aspects de la biologie des oeufs et des larves que nous venons de décrire semblent montrer que la stratégie de reproduction est le résultat d'une "co-évolution" des caractéristiques des oeufs et larves et des comportements de l'adulte : la couleur des oeufs, l'éclosion synchrone et nocturne, la durée du développement embryonnaire semblent être des caractéristiques adaptatives qui sont la conséquence des orientations évolutives suivies par les comportements de l'adulte.

Par contre, les comportements des adultes tels que le comportement nidificateur, la période de reproduction, la périodicité du comportement sexuel, la dispersion ou le regroupement des oeufs ont évolué en réponse à des pressions écologiques (prédation en particulier) qui s'exercent sur des oeufs et des larves.

CHAPITRE V

Étude des «Phénomènes» relatifs à l'hermaphroditisme chez les *Symphodus* et chez *Coris julis*

INTRODUCTION

=====

Presque toutes les espèces de Labridés dont les gonades ont fait l'objet d'études histologiques et physiologiques sont hermaphrodites protogynes. L'inversion sexuelle protogyne apparaît donc comme un phénomène fondamental chez ces poissons.

C'est pourquoi, dans la première partie de ce chapitre, nous rappellerons de façon détaillée diverses hypothèses récemment émises concernant la signification adaptative de l'hermaphroditisme.

Dans la deuxième partie du chapitre, nous aborderons le problème sous l'angle d'une comparaison entre espèces. Les patrons de sexualité de 4 *Symphodus* seront comparés entre eux et examinés à la lumière de nos observations éthologiques.

Dans la troisième partie, nous avons comparé deux populations de Girelles (*Coris julis*) pour tenter de comprendre comment des différences écologiques peuvent avoir une influence sur l'expression des "phénomènes" relatifs à l'hermaphroditisme au sein d'une même espèce.

P R E M I È R E P A R T I E

HYPOTHESES CONCERNANT LA SIGNIFICATION ADAPTATIVE DE L'HERMAPHRODISME

A. PREMIERES HYPOTHESES

=====

Les premières hypothèses qui ont expliqué le rôle adaptatif de l'hermaphroditisme sont généralement basées sur un raisonnement parfois mathématique faisant intervenir des paramètres théoriques tels que : le nombre de mâles - le nombre de femelles - le nombre d'individus hermaphrodites - l'âge du changement de sexe - la production de sperme et d'oeufs au sein des différentes catégories de la population - la production totale de descendants pour la population.

En manipulant mathématiquement les différents paramètres au sein de populations théoriques différentes (différent sex ratio - population gonochorique* - population partiellement ou totalement hermaphrodite) et en examinant différentes situations théoriques (reproduction au hasard - monogamie* - polygamie* - polygynie*), différents auteurs parviennent à montrer qu'avec certaines "combinaisons de situations",

la production totale de descendants par la population augmente lorsqu'il y a hermaphrodisme (ATZ, 1964 ; NIKOLSKI, 1963 ; SMITH, 1967).

Ces différents modèles sont cependant sujets à deux critiques essentielles :

- 1) Ce sont des raisonnements théoriques qui ont été peu ou pas confrontés à des observations réalisées dans la nature.
- 2) Toutes ces hypothèses font appel à un avantage acquis par une population entière pour expliquer le rôle adaptatif de l'hermaphrodisme.

Pour comprendre l'évolution de l'hermaphrodisme, ces modèles ont donc recours à des mécanismes de sélection naturelle entre groupes* d'individus. WARNER (1978) citant notamment WILLIAMS (1966) fait remarquer que la sélection naturelle entre groupes* d'individus est un mécanisme évolutif particulièrement controversé dans l'état actuel de nos connaissances (voir aussi à ce sujet, EMLEN et ORING, 1977 ; KREBS et DAVIES, 1981 ; WITTENBERGER, 1981). En conséquence, il précise que toute théorie concernant le rôle adaptatif et l'évolution de l'hermaphrodisme doit tenir compte d'un avantage acquis par l'individu par rapport au reste de la population (sélection naturelle entre individu : néodarwinisme) plutôt que de rechercher l'avantage acquis par la population entière.

B. HYPOTHESES RELATIVES A DES ESPECES CONFRONTEES FREQUEMMENT A DES SITUATIONS PARTICULIERES

=====

B.1. Hermaphrodisme correspondant à des difficultés de rencontre entre sexes

Cette idée, développée déjà au siècle dernier, a été traitée mathématiquement par TOMLINSON (1966), puis reprise en détail par GHISELIN (1969). Ce modèle se base simplement sur le fait qu'un individu qui vit dans des conditions de faible densité de population ou qui a une mobilité réduite ou nulle, peut avoir des difficultés à rencontrer le sexe opposé. Dans le cas le plus favorable, c'est-à-dire un sex ratio = 1, seule une rencontre sur deux peut permettre un accouplement dans une population gonochorique*. Par contre, si la population est composée d'individus hermaphrodites synchrones, les chances de rencontre "efficace" sont théoriquement nettement plus élevées. Cette théorie, qui pourrait expliquer l'hermaphrodisme synchrone de nombreux végétaux et de certains invertébrés peu mobiles ou fixés, ne peut pas s'appliquer aux organismes qui présentent un hermaphrodisme séquentiel comme celui des Labridés que nous étudions.

B.2. Hermaphrodisme en relation avec une dispersion restreinte de la descendance

Ce modèle, développé par GHISELIN (1969), se base sur le risque d'accouplement entre proches parents lorsque la descendance subit une très faible dispersion. En effet, on peut considérer que l'hermaphrodisme séquentiel évite cet inconvénient, car tous les

descendants naissent avec le même sexe et changent de sexe approximativement en même temps (ce qui éviterait tout croisement).

Ce modèle ne peut pas s'appliquer à nos poissons, car ceux-ci ont une descendance qui subit une dispersion très large grâce à la phase planctonique larvaire.

C. MODELE "BASE SUR L'AVANTAGE APORTE PAR LA TAILLE" (SIZE ADVANTAGE MODEL)

=====

Ce modèle a été développé par GHISELIN (1969), puis repris par WARNER (1975, 1978, 1980, 1982), pour expliquer l'hermaphroditisme séquentiel protogyne. D'après ces auteurs, on constate un avantage sélectif en faveur de l'inversion sexuelle protogyne lorsque la femelle se reproduit plus efficacement qu'un mâle de même taille quand elle est petite et jeune mais par contre, moins efficacement qu'un mâle de même taille lorsqu'elle est grande et âgée.

La figure 5.1 représente cette situation : quand la compétition entre mâles est intense, la sélection sexuelle* entre mâles est très forte et seuls, les grands mâles peuvent se reproduire efficacement. En conséquence, leur fécondité est très élevée (1) par rapport à celle des petits mâles (fig. 5.1.). Par ailleurs, la fécondité des femelles augmente avec la taille, car les grandes femelles produisent plus d'oeufs que les petites. Mais cette augmentation de la fécondité est moins forte que celle des mâles dans une situation de forte compétition entre mâles. Dans ces conditions (fig. 5.1), il est avantageux pour un individu d'être femelle quand il est petit, car toutes les femelles pondent (alors que les petits mâles fécondent très peu) et de devenir ensuite un mâle à fécondité élevée quand la femelle est suffisamment grande pour être compétitive vis-à-vis des grands mâles (inversion sexuelle protogyne).

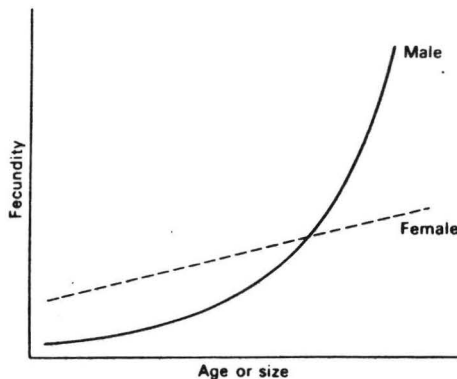


Fig.5.1 : Situation apportant un avantage sélectif à des individus hermaphrodites protogynes (selon WARNER, 1975, extrait de KREBS et DAVIES, 1981).

(1) Car un petit nombre de grands mâles se partagent toutes les femelles.

Par rapport aux modèles précédents, le modèle "basé sur l'avantage apporté par la taille" (size advantage model) a un intérêt triple :

- 1) il n'a pas recours à des situations exceptionnelles ;
- 2) il fait appel à des mécanismes de sélection naturelle entre individus pour expliquer l'évolution de l'hermaphroditisme ;
- 3) les situations prédites par le modèle ont été comparées à des exemples observés dans la nature (WARNER, 1975, 1978, 1982 ; WARNER et ROBERTSON, 1978, 1982 ; WARNER et HOFFMAN, 1980).

Chez les Labridés tropicaux, les prédictions du modèle paraissent se vérifier. En effet, (a) toutes les espèces montrant une intense sélection sexuelle* entre mâles sont hermaphrodites protogynes ; (b) l'intensité des phénomènes d'hermaphroditisme chez les différentes espèces semble varier avec l'intensité de la sélection sexuelle entre mâles (WARNER et ROBERTSON, 1978 ; WARNER et HOFFMAN, 1980 ; WARNER, 1982). En effet, selon ces auteurs, le taux d'inversion sexuelle (nombre de femelles qui changent de sexe) est plus élevé chez les espèces où la compétitivité des petits mâles vis-à-vis des grands mâles est faible (sélection sexuelle intense entre mâles). Par contre, le taux d'inversion est moindre chez ces espèces où les petits mâles sont beaucoup plus compétitifs (sélection sexuelle moins intense entre mâles).

D. CONCLUSIONS

=====

L'hypothèse de GHISELIN (1969) reprise par WARNER paraît fiable lorsqu'elle est appliquée au cas des Labridés tropicaux. Cependant, ces derniers présentent tous des comportements de reproduction très analogues (œufs planctoniques, ponte dans la colonne d'eau et absence de soins parentaux). Les Labridés méditerranéens, par contre, offrent l'opportunité de tester cette théorie importante avec des Labridés qui présentent soit une ponte planctonique, soit une ponte démersale, et la présence ou l'absence de soins parentaux.

DEUXIÈME PARTIE

COMPARAISON INTERSPECIFIQUE DES PHENOMENES RELATIFS A L'HERMAPHRODISME CHEZ LES Symphodus

A. INTRODUCTION

=====

Il y a peu d'informations concernant les "phénomènes d'hermaphrodisme" chez les Symphodus : QUIGNARD (1966) établit un patron de sexualité chez les Symphodus méditerranéens, mais les conclusions de cet auteur concernant l'éventualité d'un hermaphrodisme protogyne chez les Symphodus restent vagues. Par ailleurs, DIPPER et PULLIN (1979) ne découvrent aucune trace d'hermaphrodisme chez Symphodus melops, mais leur échantillon est trop restreint pour que leurs conclusions soient définitives.

Dans cette deuxième partie, nous avons étudié les phénomènes relatifs à l'hermaphrodisme chez 4 Symphodus choisis pour leurs stratégies de reproduction très variées.

B. SEX RATIO

=====

B.1. Introduction, méthodes

On constate que chez les animaux, le sex ratio est généralement proche de l'équilibre. WARNER et ROBERTSON (1978) ont montré que chez les Labridés tropicaux hermaphrodites protogynes, le sex ratio était fortement "biaisé" vers le sexe femelle. En effet, ils ont constaté que chez les espèces où l'hermaphrodisme protogyne est systématique, la proportion de mâles primaires* est faible dans la population, alors que le nombre de mâles secondaires* ne compense jamais le déficit en mâles primaires. Chez ces poissons, le sex ratio est donc largement "biaisé" vers les femelles.

L'orientation du sex ratio est donc un moyen intéressant, facilement accessible lorsqu'on recherche des traces d'hermaphrodisme chez les Labridés.

Nous avons mesuré le sex ratio par comptage direct en milieu naturel. Cette méthode consiste simplement à recenser les mâles et les femelles en arpentant le "territoire" d'une population. Cette méthode permet de recenser un très grand nombre d'individus en ayant l'avantage de ne jamais être sélective comme les méthodes de recensement basés sur la pêche.

B.2. Résultats

Dans le tableau 5.1, on constate que les sex ratio de Symphodus ocellatus, Symphodus roissali et Symphodus melanocercus sont proches de l'équilibre, alors que celui de Symphodus tinca présente un léger "biais vers les femelles.

Tableau 5.1. Sex ratio ($\frac{\text{Nb.femelles}}{\text{Nb.mâles}}$) de 4 *Symphodus*

Espèce	femelle/mâle	n
<i>Symphodus ocellatus</i>	1.04	1223
<i>Symphodus roissali</i>	0.94	874
<i>Symphodus tinca</i>	1.25	728
<i>Symphodus melanocercus</i>	0.92	341

B.3. Conclusions

Le sex ratio proche de l'équilibre chez les 4 *Symphodus* que nous avons étudiés confirme les mesures de sex ratio faites par QUIGNARD (1966). Cette donnée semble indiquer que l'hermaphrodisme ne devrait pas être couramment répandu chez les *Symphodus* à l'exception peut-être de *Symphodus tinca*.

C. SELECTION SEXUELLE MALE*

=====

C.1. Introduction

La compétition entre mâles pour les femelles et la sélection sexuelle entre mâles qui en résulte est, selon l'hypothèse de GHISELIN (1969), un élément essentiel dans le mécanisme de sélection de l'hermaphrodisme protogyne. Nous avons donc tenté d'estimer cette sélection sexuelle entre mâles en mesurant le succès reproducteur des différentes catégories de mâles.

C.2. Méthode

Pour mesurer le succès reproducteur des différentes catégories de mâles, nous avons mesuré le nombre de pontes fécondées. Cependant, le calcul du succès reproducteur exprimé en nombre de fécondations doit tenir compte du fait que certaines fécondations sont "parasitées"* par d'autres mâles (voir chapitre II). Pour calculer ce succès reproducteur, nous avons eu recours à une méthode simple préconisée par WARNER, ROBERTSON et LEIGH (1975) : on attribue à un mâle une fécondation lorsque celui-ci féconde seul, 1/2 fécondation lorsqu'il y a un mâle parasite, 1/3 fécondation lorsque la fécondation est effectuée à trois, etc. Le chiffre obtenu est alors un succès reproducteur exprimé en "équivalent fécondation".

Nous verrons, au cours de l'exposé des résultats, quelles critiques il faut opposer à cette méthode qui, par ailleurs, nous paraît la seule réellement utilisable lors de mesures en milieu naturel.

Par mesure de simplicité, nous définirons par le terme de "succès reproducteur actif" le succès reproducteur mesuré chez les individus choisis au moment où ils pondent et de "succès reproducteur global", le succès reproducteur réel qui tient compte des périodes d'inactivité sexuelle.

C.3. Symphodus roissali

Le succès reproducteur des différents types de mâles dépend de leur stratégies de reproduction respectives. Chez les Symphodus roissali, nous avons reconnu dans le chapitre II essentiellement deux stratégies mâles. D'une part, les mâles terminaux qui construisent des nids et fécondent les oeufs des femelles dans celui-ci ; d'autre part, les mâles initiaux qui effectuent des fécondations parasites dans ces nids sans jamais assurer de soins parentaux.

1) Succès reproducteur actif* des mâles (tableau 5.2) et impact des mâles initiaux* sur le succès reproducteur des mâles terminaux*-----

Le succès reproducteur actif moyen des mâles terminaux est supérieur à celui des mâles initiaux (différence statistiquement significative pour $P < 0.05$, t test, tableau 5.2). L'impact des fécondations parasites sur le succès reproducteur des mâles terminaux est considérable (comparer la figure 2.8 et le tableau 5.2). Cet impact des mâles initiaux sur le succès reproducteur des mâles terminaux est dû au pourcentage très élevé de fécondations subissant des fécondations parasites (tableau 5.2) et au nombre de mâles participant à chaque fécondation multiple (tableau 5.2).

Tableau 5.2. Symphodus roissali. Caractéristiques relatives aux deux catégories de mâles (explications complémentaires dans le texte).

Type	Succès reproducteur actif	% pontes parasitées	Nombre moyen de mâles dans une ponte parasitée	Poids moyen gonade (mg)	Rapport gonado-somatique
Mâles terminaux	39.4 ± 17.9	50.3	2.1 ± 0.8	546.7 ± 176.7	2.6
Mâles initiaux	11.2 ± 5.7	-	-	837.4 ± 244.3	9.6

Par ailleurs, la méthode de calcul du succès reproducteur à l'aide d'"équivalent-fécondation" sous-estime l'impact réel des mâles initiaux, car elle suppose une capacité identique à féconder chez les mâles initiaux et les mâles terminaux. Or, les mâles initiaux "investissent" beaucoup plus dans leurs testicules que les mâles terminaux. En effet,

le rapport gonado-somatique ($\frac{\text{poids des gonades} \times 100}{\text{poids du corps}}$) moyen

des mâles est très supérieur chez les mâles initiaux et le poids moyen des testicules des mâles initiaux est supérieur au poids moyen des testicules de mâles terminaux (tableau 5.2). Cette dernière caractéristique permet de supposer que les mâles initiaux peuvent émettre plus de sperme que les mâles terminaux et ainsi féconder plus d'oeufs. Nous avons, en effet, constaté, lors d'expériences de fécondation artificielle, que les mâles initiaux pouvaient émettre beaucoup plus de sperme que les mâles terminaux. Cette constatation est importante, car le pouvoir fécondant du sperme se maintient longtemps. Nous avons pu mettre en évidence que l'eau prélevée cinq centimètres au-dessus d'un nid "actif", 10 minutes après le retrait expérimental de tous les mâles qui s'y trouvaient, féconde encore en laboratoire 96% des ovules émis artificiellement par une femelle (l'expérience-témoin réalisée avec de l'eau prélevée à 1 mètre du premier nid donne 0 % d'ovules fécondés). Cette expérience nous permet de supposer que lorsque les mâles initiaux sont nombreux autour d'un nid, le sperme émis par le mâle terminal risque d'être en quantité négligeable au sein du nuage de sperme "actif" entretenu par de nombreuses fécondations parasites* des mâles initiaux.

2) Succès reproducteur global* des deux catégories de mâles et impact des soins parentaux sur le succès reproducteur des mâles terminaux

Les succès reproducteurs que nous avons constatés dans le paragraphe précédent correspondent à des mesures faites sur des individus choisis alors qu'ils se trouvaient en activité sexuelle (succès reproducteur "actif"). Le succès reproducteur global (voir définition plus haut) doit tenir compte du temps que chaque catégorie d'individus peut consacrer à l'"activité sexuelle". Or, l'"emploi du temps" des mâles initiaux et des mâles terminaux est différent : les mâles terminaux cessent fréquemment de se reproduire pour assurer les soins parentaux (phase de construction, phase de ventilation, phase de repos intercycle) alors que les mâles initiaux peuvent se reproduire constamment en changeant de nid.

On peut estimer le succès reproducteur global des deux catégories de mâles en mesurant pour chaque catégorie et pour toute la période de reproduction, la proportion des individus sexuellement actifs par rapport aux inactifs. En effet, plus le temps consacré à l'activité sexuelle par les mâles d'une catégorie est élevé, plus le rapport actif/inactif sera élevé.

Malheureusement, il est impossible d'établir ce rapport pour toute la période de reproduction. En effet, la succession des vagues de reproduction et des périodes où la population est moins active (voir chapitre II) va faire varier constamment ce rapport. C'est pourquoi nous avons dû mesurer le rapport mâles "actifs" sur mâles "inactifs" à trois moments cruciaux de la période de reproduction (tableau 5.3). On constate que dans les trois situations, le rapport mâles actifs/mâles inactifs est supérieur chez les mâles initiaux, ce qui implique que globalement, ces derniers consacrent davantage de temps à se reproduire que les mâles terminaux. Ce sont certainement les soins parentaux prodigués uniquement par les mâles terminaux qui sont à l'origine de cette différence.

Tableau 5.3. Symphodus roissali. Rapport mâles actifs/mâles inactifs à trois moments de la période de reproduction (comptage des individus actifs et inactifs le long d'un transect de 400 m. n=73)

- A. Au début d'une vague de reproduction (un maximum de nids sont "actifs")
- B. Entre deux vagues de reproduction (un minimum de nids sont "actifs")
- C. A la fin de la période de reproduction (les cycles de reproduction sont désynchronisés).

Type	A	B	C
mâles terminaux	0.62	0.08	0.21
mâles initiaux	0.88	0.19	0.68

Lorsqu'on examine l'ensemble des facteurs qui peuvent influencer le succès reproducteur global (taille des gonades, synchronisation des cycles de reproduction, durée des soins parentaux), on doit admettre que toute estimation chiffrée serait dangereuse. Cependant, il est clair que tous ces facteurs jouent dans le même sens : une réduction de l'écart entre les succès reproducteurs des mâles terminaux et celui des mâles initiaux.

C.4. Symphodus ocellatus

- 1) Succès reproducteurs actifs* des mâles et impact des mâles initiaux* sur le succès reproducteur des mâles terminaux* (tableau 5.4)

Le succès reproducteur actif des mâles terminaux est supérieur à celui des mâles initiaux (différence statistiquement significative pour $P < 0.05$, t test). L'impact des fécondations parasites sur le succès reproducteur actif des mâles terminaux est très important (comparer la figure 2.17 et le tableau 5.4). Il provient du pourcentage élevé de fécondations subissant des fécondations parasites* et du nombre de participants aux fécondations multiples (tableau 5.4). Comme dans le cas précédent, les mâles initiaux "investissent" plus dans leurs testicules que les mâles terminaux (tableau 5.4).

Tableau 5.4. Symphodus ocellatus. Caractéristiques relatives aux deux catégories de mâles (explications complémentaires dans le texte)

Type	Succès reproducteur actif	% pontes parasitées	Nombre moyen de mâles dans 1 ponte parasitée	Poids moyen gonade (mg)	Rapport gonado-somatique
mâles terminaux	46.6 ± 27.2	32.2	1.7 ± 0.7	176.2 ± 82.5	2.2
mâles initiaux	4.2 ± 3.1	-	-	123.2 ± 98.7	5.8

2) Succès reproducteur global* et impact des soins parentaux sur le succès reproducteur global des mâles terminaux -----

Les remarques que nous avons formulées concernant les différences entre le succès reproducteur global et le succès reproducteur "actif" chez Symphodus roissali sont applicables au cas de Symphodus ocellatus. En effet, ce dernier a des soins parentaux du même type que Symphodus roissali et les cycles de reproduction sont aussi synchronisés. Comme dans le cas précédent, on peut donc admettre que les soins parentaux prodigués par les mâles terminaux doivent réduire nettement l'écart que nous avons observé entre les succès reproducteurs actifs.

C.5. Symphodus tinca

Cette espèce se caractérise par l'absence de comportements cycliques chez les mâles nidificateurs et la multiplicité des stratégies de reproduction chez les mâles non nidificateurs (voir chapitre II).

1) Succès reproducteur actif* des différentes catégories de mâles et impact des mâles non nidificateurs sur le succès reproducteur des mâles nidificateurs (tableau 5.5) -----

On constate que le succès reproducteur actif des grands individus non nidificateurs (mâles moyens) est presque identique à celui des nidificateurs (la différence n'est pas statistiquement significative). Par contre, le succès reproducteur actif des petits mâles est très faible (tableau 5.5).

L'impact des fécondations parasites* sur la fécondité des plus grands mâles (nidificateurs ou non) est faible, car le nombre de pontes multiples est peu élevé (tableau 5.5). Par contre, lorsqu'il y a fécondation multiple, elle implique un nombre moyen d'individus très élevé (tableau 5.5).

Tableau 5.5. Symphodus tinca. Caractéristiques relatives aux trois catégories de mâles (explications complémentaires dans le texte)

Type	Succès reproducteur "actif"	% pontes parasitées	Nombre moyen de mâles dans 1 ponte parasitée	Poids moyen gonade (mg)	Rapport gonadosomatique
mâles nidificateurs	38.2 ± 29.1	4.6	4.1 ± 2.2	3858 ± 1711	2.3
mâles moyens	34.8 ± 51.5	6.2	-	4262 ± 2294	5.0
mâles petits	2.5 ± 2.8	-	-	1927 ± 1791	4.7

Le succès reproducteur actif élevé des mâles moyens résulte notamment de leur capacité de féconder seuls les femelles sans l'intervention d'un mâle nidificateur. Le faible succès reproducteur actif des petits mâles est dû à leur faible capacité d'attirer les femelles ainsi qu'à la difficulté d'approcher les nids, car ils sont rejetés fréquemment par les mâles moyens (voir chapitre II).

Les petits mâles et les mâles moyens "investissent" plus dans leurs testicules que les mâles nidificateurs. Malgré cela, le poids moyen des gonades des petits mâles reste très inférieur en raison de la grande différence de taille avec les mâles grands et moyens.

2) Succès reproducteur global et impact des soins parentaux sur le succès reproducteur global des mâles nidificateurs

Les mâles nidificateurs présentent de longues périodes d'inactivité sexuelle pendant lesquelles ils assurent les soins parentaux (fig. 2.39). Par contre, les mâles non nidificateurs peuvent se reproduire constamment, soit en voyageant d'un nid dont l'activité décline vers un nid "actif", soit en fécondant les œufs des femelles à l'extérieur des nids. On constate en effet que le rapport mâles actifs/mâles inactifs (1) pendant toute la période de reproduction est supérieur chez les mâles moyens (0.62) par rapport aux mâles nidificateurs (0.35). Par contre, il est faible chez les petits mâles (0.1).

L'ensemble de ces données qui précèdent suggère un écart très net entre les succès reproducteurs globaux des petits mâles comparés à ceux des moyens et grands mâles. Par contre, d'une part les soins parentaux prodigués par les grands mâles uniquement, d'autre part la possibilité pour les mâles moyens de féconder des œufs hors des nids suggèrent un écart très faible sinon nul entre les succès reproducteurs globaux de ces deux catégories de mâles.

C.6. Symphodus melanocercus

Cette espèce ne pratique pas les soins parentaux. La stratégie de reproduction des petits mâles est très simple. Elle consiste pour ces petits mâles à intercepter les femelles lors de leurs déplacements vers les territoires des grands mâles pour obtenir quelques pontes (voir chapitre II).

Au moment de la phase matinale d'activité sexuelle (tous les jours), tous les individus actifs pendant la même durée de temps. Dans ce cas, le succès reproducteur actif* et le succès reproducteur global* se confondent.

Le succès reproducteur des grands mâles est très supérieur au succès reproducteur des petits mâles (tableau 5.6, différence significative pour $P < 0.05$, $t = \text{test}$).

(1) Mesuré le long d'un transect de 400 m, $n=41$.

Le faible succès des petits mâles provient des attaques incessantes des grands mâles ainsi que de leurs faibles capacités d'attraction sur les femelles (chapitre II). L'impact des petits mâles sur le succès reproducteur des grands mâles est peu important, car les fécondations multiples sont rarissimes (tableau 5.6). Cependant, les nombreuses agressions que les grands mâles effectuent contre les petits mâles diminuent le temps que ces grands mâles peuvent consacrer à la parade (chapitre II).

Le poids moyen de la gonade des petits mâles est très inférieur à celui des grands mâles (tableau 5.6). Le rapport gonado-somatique est identique (tableau 5.6).

Tableau 5.6. Symphodus melanocercus. Caractéristiques relatives aux deux catégories de mâles (voir explications complémentaires dans le texte)

Type	Succès reproducteur	% pontes parasitées	Poids moyen des gonades	Rapport gonado-somatique
Grands mâles	99.7 ± 23.1	0.4	104.3 ± 25.8	1.6
Petits mâles	8.0 ± 8.7	-	39.6 ± 25.0	1.3

C.7. Conclusion

Les soins parentaux prodigués par les grands mâles des espèces nidificatrices diminuent leur compétitivité vis-à-vis des mâles non nidificateurs. En effet :

- 1) les mâles non nidificateurs peuvent consacrer plus de temps (pas de soins parentaux) et d'énergie (alimentation continue, rapport gonado-somatique élevé) à assurer leurs fécondations ;
- 2) la concentration de l'activité sexuelle dans un espace restreint autour du nid entretient une situation confuse qui favorise les fécondations parasites*.

En conséquence, selon le modèle basé sur l'avantage de la taille (size advantage model), on doit s'attendre à ce que l'avantage sélectif apporté par l'hermaphrodisme protogyne soit très réduit chez les Labridés nidificateurs par rapport aux Labridés tropicaux.

Les grands Symphodus melanocercus mâles écartent efficacement les petits mâles des femelles. La sélection sexuelle* entre mâles est donc intense chez ce poisson. On doit donc s'attendre à ce que l'avantage sélectif apporté par l'hermaphrodisme protogyne soit aussi important chez Symphodus melanocercus que chez les Labridés tropicaux.

D. PATRON DE SEXUALITE (1)* MALE

=====

D.1. Symphodus nidificateurs

Nous avons examiné les gonades mâles de 68 Symphodus ocellatus, 51 Symphodus roissali et 56 Symphodus tinca (1) situés dans toutes les classes d'âge. En utilisant les critères de reconnaissance d'un testicule secondaire (voir chapitre I), nous n'avons pas trouvé de mâles secondaires chez ces trois espèces.

D.2. Symphodus melanocercus

L'examen des gonades mâles de 51 Symphodus melanocercus a donné les résultats résumés au tableau 5.7.

Les données du tableau permettent trois constatations :

- 1) la présence de mâles secondaires* prouve l'existence d'un hermaphroditisme protogyne chez cette espèce.
- 2) la proportion de mâles secondaires* par rapport aux mâles primaires* est relativement faible.
- 3) on constate la présence de mâles secondaires dans toutes les classes de taille. Cette distribution se retrouve presque inchangée au niveau des classes d'âge puisque nous avons trouvé 2 mâles secondaires de 1 an, 5 de 2 ans et 3 de trois ans.

Tableau 5.7. Symphodus melanocercus. Répartition des mâles primaires et secondaires dans les différentes classes de taille. n=49.

Type mâle \ Classe de taille (mm)	600/700	700/800	800/900	900/1000	%
primaire	6	10	18	5	79.6
secondaire	3	1	5	1	20.4

(1) Les patrons de sexualité mâles chez les Symphodus ont été établis en collaboration avec le Professeur WARNER (Université de Californie). Les coupes histologiques de gonades ont été réalisées grâce aux capacités techniques de son laboratoire.

E. CONCLUSIONS

=====

A l'exception de Symphodus melanocercus, les Symphodus que nous avons étudiés sont tous gonochoriques. A l'échelle du sous-ordre des Labroïdes, ce gonochorisme représente une exception au même titre que le comportement nidificateur qui caractérise par ailleurs les mêmes espèces. Tous ces travaux réalisés chez les Labridés confirment l'importance d'une sélection sexuelle mâle intense dans les processus d'évolution et de maintien de l'hermaphroditisme protogyne ("size advantage model" : voir 1ère partie de ce chapitre). Chez les Symphodus nidificateurs, les soins parentaux provoquent une réduction de l'intensité de la sélection sexuelle entre grand et petit mâle qui permet de prévoir une réduction des phénomènes d'hermaphroditisme protogyne si les théories de GHISELIN (1969) et WARNER (1975, 1978, 1980, 1982) sont exactes.

Le gonochorisme des Symphodus nidificateurs semble donc constituer une très belle confirmation de ces prévisions théoriques. Par ailleurs, la sélection sexuelle mâle intense chez Symphodus melanocercus (pas de nidification) permettait de prévoir des "phénomènes d'hermaphroditisme" aussi développé que chez les Labridés tropicaux ou Coris julis. De nouveau, les inversions sexuelles fréquentes que nous avons mises en évidence chez cette espèce constituent une confirmation précieuse de la théorie.

Par contre, il faut noter que le patron de sexualité de Symphodus melanocercus est très curieux. En effet, il y a déjà des inversions sexuelles dans les plus petites classes d'âge et de taille, ce qui semble contraire à l'idée du "size advantage model". ROBERTSON et WARNER (1978) ont observé un tel phénomène chez les Scaridés du genre Sparisoma et l'ont interprété comme une forme de gonochorisme secondaire*, car les mâles primaires* ont disparu chez ces poissons perroquets. Cette interprétation ne peut pas convenir au cas de Symphodus melanocercus où 80% des mâles sont encore des mâles primaires. Il faut donc admettre que le patron de sexualité de cette espèce ne peut pas s'expliquer complètement dans le cadre du "size advantage model". Bien sûr, nous n'excluons pas la possibilité de "biais" importants dus au faible effectif de notre échantillon et à l'identification parfois très ardue des mâles secondaires dans les petites classes d'âge et de taille (à cause principalement de la très petite taille et du faible développement des testicules des petits Symphodus melanocercus mâles, voir tableau 5.6). Il ne fait pas de doute que de nouvelles recherches sur le patron de sexualité de cette espèce seraient très profitables avant de conclure définitivement. Elles furent cependant compromises dans le cadre de ce mémoire par les difficultés de capture de ce poisson et les risques d'un suréchantillonnage sur une population qui est relativement peu dense dans notre zone de travail.

TROISIÈME PARTIE

COMPARAISON INTRASPECIFIQUE DES "PHENOMENES" RELATIFS A L'HERMAPHRODISME CHEZ Coris julis

A. INTRODUCTION

=====

L'hermaphrodisme protogyne de *Coris julis* est bien connu, REINBOTH (1957, 1962, 1975), ROEDE (1966, 1975) et QUIGNARD (1966) ont contribué à donner une image précise du patron de sexualité* de cette espèce hermaphrodite protogyne diandrique. Selon REINBOTH (1975), les mâles secondaires n'apparaissent qu'à partir d'une taille de 100 mm de longueur totale alors que l'on trouve des mâles primaires depuis les plus petites classes de tailles. Les mâles primaires ne constituent qu'environ 10 à 20% des individus de la phase initiale (1) et moins de 1% des individus de la phase terminale (REINBOTH, 1975). Le sex ratio est largement "biaisé" vers les femelles (2).

La comparaison de deux populations d'une même espèce dont l'environnement écologique est différent peut constituer une expérience naturelle permettant de tester les hypothèses concernant la signification adaptative d'une caractéristique de cette espèce.

Dans la baie de la Revellata, deux populations de Girelles nous offrent cette opportunité. Dans cette troisième partie, nous avons comparé ces deux populations afin de tenter de comprendre comment des différences écologiques peuvent avoir une influence sur l'expression des "phénomènes" relatifs à l'hermaphrodisme.

B. LOCALISATION DES DEUX POPULATIONS

=====

Dans notre aire de travail, la première population vit entre zéro et 15 mètres de profondeur environ, alors que la seconde population se rencontre à partir de 35 mètres environ et jusqu'à 49 mètres et plus (?).

Il n'y a pas de réelle barrière entre les deux populations. Malgré cela, il ne devrait pas y avoir de mouvements d'adultes entre les deux populations. En effet, (a) les Girelles sont très sédentaires à l'âge adulte (chapitre I), (b) les migrations verticales sont rares chez ce type de poissons benthiques.

(1) 14.7% dans la baie de la Revellata (n=157).

(2) Nb.femelles/Nb.mâles = 2.57 (n=210, baie de la Revellata)

L'absence de mouvement d'adultes entre les deux populations est confirmée par le dimorphisme coloré qui sépare les deux populations. Les individus qui vivent en profondeur sont beaucoup plus rouges que ceux qui vivent près de la surface. Cette différence de coloration est très stable puisque des individus prélevés en profondeur et maintenus 4 mois en aquarium et en lumière naturelle restent parfaitement identifiables parmi des Girelles pêchées près de la surface. Or, au cours de quatre années successives d'observation, nous n'avons jamais rencontré d'individus du type profond dans la population peu profonde et inversement.

C. DENSITE DE POPULATION
=====

Nous avons mesuré la densité de population dans les deux cas grâce à la méthode des transects circulaires (voir chapitre III, 2ème partie, A). La densité de population moyenne est très supérieure dans la population profonde (tableau 5.8, différence statistiquement significative pour $P < 0.05$, t test).

D. TAILLE DU TERRITOIRE DES MALES TERMINAUX*
=====

Comme nous l'avons déjà signalé au chapitre II, la taille moyenne du territoire des mâles terminaux est très supérieure dans la population peu profonde (tableau 5.8, différence statistiquement significative, $P < 0.05$).

Tableau 5.8. *Coris julis*. Comparaison de caractéristiques diverses relatives à l'écologie et à l'éthologie de deux populations. Population A = population peu profonde ; Population B = population profonde ; IM = mâle initial ; MT = mâle terminal (voir explications complémentaires dans le texte)

	Population A	Population B
Densité de population (Nb./1000 m ²)	41.2 ± 23.1	164.3 ± 98.4
Taille du territoire (m ²)	423.0 ± 67.8	49.8 ± 26.0
Succès reproducteur MT mâles/jour	13.3 ± 6.2	32.6 ± 18.5
% fécondation parasitée	28.7	31.2
Nombre interaction agonistique IM-MT	7.6 ± 12.4	9.9 ± 13.8
Nombre de femelles paradées/heures (phase d'activité sexuelle)	65.7 ± 43.7	62.6 ± 46.6

E. PERIODICITE JOURNALIERE DE L'ACTIVITE SEXUELLE ET PREDATION SUR LES OEUFS

=====

La période journalière de l'activité sexuelle est beaucoup plus longue dans la population profonde (voir chapitre II, fig. 2.57). L'explication de cette différence a été largement discutée au chapitre III (3ème partie, C).

F. SUCCES REPRODUCTEUR DES MALES TERMINAUX ET IMPACT DES MALES INITIAUX* SUR LE SUCCES DES MALES TERMIAUX

=====

Le calcul du succès reproducteur exprimé en "équivalent-ponte" est identique à celui exposé dans les méthodes de 2ème partie de ce chapitre. De plus, nous avons exprimé le succès reproducteur en nombre d'"équivalents-pontes" par jour pour tenir compte de la différence de longueur de la période journalière d'activité sexuelle.

Le succès reproducteur moyen des mâles terminaux est nettement plus élevé dans la population profonde (tableau 5.8, différence statistiquement significative, $P < 0.05$, t test). Cette différence est due à deux faits :

- (a) la différence entre les périodes journalières d'activité sexuelle ;
- (b) la faible augmentation de la compétitivité des mâles initiaux vis-à-vis des mâles terminaux en fonction de la densité de population. En effet, le pourcentage de ponte de mâles terminaux subissant des pontes parasites* et le nombre d'agressions par heure entre mâles initiaux et mâles terminaux ne sont pas significativement différents entre les deux populations (tableau 5.8).

G. PROPORTIONS DES MALES TERMINAUX DANS LES DEUX POPULATIONS

=====

La proportion des individus initiaux par rapport aux individus terminaux a été déterminée par une méthode de transect identique à celle utilisée pour la détermination des sex ratio de Symphodus (chapitre V, 2ème partie, B).

On constate que la proportion des mâles terminaux double dans la population alors que les proportions des autres catégories restent stables (tableau 5.9). Cette constatation est importante, car elle implique un taux d'inversion sexuelle plus élevé dans la population profonde.

H. TAILLE ET AGE DES INDIVIDUS TERMINAUX ET INTERMEDIAIRES (1)*

=====

La taille moyenne des mâles terminaux de la population profonde est nettement inférieure à celle des mâles terminaux de la population peu profonde (tableau 5.9, différence statistiquement significative pour $P < 0.05$, t, test). Le changement de patron de coloration et l'inversion sexuelle semblent donc se produire à une taille inférieure dans la population profonde (2). L'examen de la taille moyenne des individus intermédiaires confirme cette hypothèse. En effet, les individus intermédiaires de la population peu profonde ont non seulement une taille moyenne supérieure à celle des individus intermédiaires de la population profonde, mais aussi une taille moyenne supérieure à la t taille moyenne des mâles terminaux de la population profonde (tableau 5.9, différence statistiquement significative pour $P < 0.05$, t test).

L'examen de l'âge (méthode des otolithes et os hypuraux) (voir chapitre III, 2ème partie, D) des individus terminaux et intermédiaires dans les deux populations montre que l'âge de changement de patron de coloration et de sexe est inférieur dans la population profonde (tableau 5.9).

Tableau 5.9. Coris julis. Comparaison de diverses caractéristiques relatives à la composition de la population entre deux populations différentes. Population A = population peu profonde ; Population B = population profonde ; MT = mâle terminal (voir explications complémentaires dans le texte)

	Population A	Population B
% de MT mâles dans la population	5.4	12.1
Taille moyenne des MT mâles (mm)	164.4 ± 9.9	142.0 ± 7.1
Taille moyenne des intermédiaires (mm)	153.8 ± 7.6	126.8 ± 7.0
Age des MT (années)	6 - 8	5 - 7
Age des intermédiaires (années)	6 - 7	5

- (1) Individu intermédiaire en train de passer de la phase initiale à la phase terminale.
- (2) Rappelons que l'inversion sexuelle et le changement de phase sont synchronisés chez Coris julis (voir chapitre I).

CONCLUSIONS

=====

La proportion des mâles terminaux varie considérablement entre les deux populations que nous avons étudiées. Cette différence est due à un taux plus élevé de passage de la phase initiale à la phase terminale dans la population profonde. Cette différence ne peut pas correspondre à un bagage génétique différent. En effet, les deux populations sont alimentées par les mêmes larves planctoniques. Ces variations sont donc la conséquence du "contrôle" du taux de passage de la phase initiale à la phase terminale (donc un taux d'inversion sexuelle) au sein même de chaque population. Selon WARNER et HOFFMAN (1980), un tel contrôle (qualifié de social) existe chez les Thalassoma tropicaux. Chez ces poissons, lorsque la densité de population augmente, le territoire du mâle terminal (et donc les possibilités d'accès aux femelles) devient plus difficile à défendre. Dans ces conditions, la sélection sexuelle mâle est moins intense que dans une population à faible densité et l'avantage sélectif apporté par l'inversion sexuelle diminue selon la théorie du "size advantage model". Effectivement, WARNER et HOFFMAN (1980) constatent une diminution du nombre de mâles terminaux en fonction de la densité de population.

Les variations observées dans les deux populations de Girelles de la baie de la Revellata ne vont pas dans le même sens. En effet, la proportion des mâles terminaux augmente avec la densité de population (tableaux 5.8 et 5.9). Cependant, il faut considérer un nouveau paramètre dans le cas de Coris julis : la diminution considérable de la taille du territoire avec la densité de population. La taille d'un territoire est souvent le résultat d'un équilibre entre le coût de la défense qui croît avec la taille et le gain qu'il rapporte (nombre d'accouplements potentiels), qui croît aussi avec la taille (EBERSOL, 1980). Lorsque la densité de population augmente, les femelles sont moins dispersées, plus proches du mâle terminal et plus faciles à attirer. Par contre, les "interférences" dues aux petits mâles parasites*, eux aussi moins dispersés, risquent d'augmenter (comme c'est le cas chez les Thalassoma). Chez les Coris julis, nous suggérons que les variations de la taille du territoire avec la densité de population sont le résultat de ces deux influences antagonistes. En effet, la réduction de la taille du territoire dans la population profonde peut permettre une défense du territoire plus aisée qui limite l'augmentation avec la densité de population des interférences dues aux mâles parasites. Nous avons en effet mesuré une augmentation très limitée avec la densité de population du pourcentage de pontes parasitées* (tableau 5.8). D'autre part, un territoire plus petit dans une population dense peut être aussi efficace qu'un territoire beaucoup plus grand dans une population peu dense. En effet, nous n'avons pas mesuré de différences significatives entre le nombre de femelles paradées par heure au moment de la phase journalière d'activité sexuelle (tableau 5.8) dans les deux populations. Dans ces conditions, les variations du taux de passage de la phase initiale à la phase terminale que nous avons observées ne peuvent pas être attribuées à des variations de l'intensité de la sélection sexuelle* mâle comme c'est le cas chez les Thalassoma puisque la compétitivité des mâles initiaux paraît identique dans les deux populations. Par contre, il faut noter une des conséquences très importante de la réduction de taille du territoire : la possibilité d'installer un beaucoup plus grand nombre de territoires sur la même surface dans la population profonde. Cette situation peut engendrer un relâchement de la compétition entre mâles terminaux pour le territoire. Ce relâchement pourrait permettre des individus plus jeunes et plus petits d'être compétitifs vis-à-vis

des mâles terminaux. Or, nous avons constaté que réellement l'augmentation de la proportion des mâles terminaux dans la population profonde se produit par un abaissement de l'âge et de la taille auxquels intervient l'inversion sexuelle (en touchant des individus plus jeunes, l'inversion sexuelle touche aussi une tranche plus large de la pyramide des âges).

La plupart des travaux précédents ont principalement analysé l'influence de la sélection sexuelle sur l'intensité des phénomènes d'hermaphrodisme protogyne pour tester la théorie du "modèle basé sur l'avantage de la taille" (size advantage model). Notre comparaison entre deux populations de Girelles, en montrant que réellement la capacité d'entrer en compétition avec les grands mâles au succès reproducteur élevé est à la base du déterminisme de l'âge et de la taille auquel se produit l'inversion sexuelle des femelles confirme, par une autre voie, l'idée d'un modèle basé sur l'avantage apporté par la taille.

Notre comparaison de deux populations de Girelles (Coris julis) montre en outre les extraordinaires possibilités d'adaptation qu'offre l'hermaphrodisme protogyne. En effet, de subtiles modifications de l'environnement (1) provoquent des variations importantes de la composition de la population qui doivent permettre à chaque individu de se reproduire avec un rendement maximum dans les différentes situations (principe même du size advantage model). Chez les Girelles, les bouleversements de la composition de la population sont probablement, dans "certaines" conditions, beaucoup plus importants que dans le cadre restreint de la baie de la Revellata. En effet, la compression de la taille du territoire avec la densité de population doit avoir des limites. Au-delà de ces limites, la compétitivité des mâles initiaux augmenterait avec la densité de population, ce qui devrait diminuer le taux d'inversion sexuelle et le nombre de mâles terminaux (2).

Dans ces conditions, on peut s'attendre à voir le faible nombre des mâles terminaux se regrouper et former des arènes de reproduction où l'action des mâles initiaux est freinée (2)(3). Ces arènes de reproduction laisseraient de vastes zones non contrôlées par les mâles terminaux où les mâles initiaux pourraient se reproduire par fécondation groupée (2). Dans des conditions extrêmes de haute densité de population, on peut penser que les mâles terminaux devraient disparaître (plus d'inversion sexuelle) que la reproduction soit uniquement assurée dans la promiscuité par les mâles initiaux (4).

(1) Ici, des modifications de la densité de population dues probablement à des différences entre la compétition interspécifique pour les ressources alimentaires (voir notamment le point B, 2ème partie du chapitre III).

(2) C'est le cas du Thalassoma bifasciatum (ROBERTSON et HOFFMAN, 1977 ; WARNER et ROBERTSON, 1978 ; WARNER et HOFFMAN, 1980 ; chapitre I, E.2).

(3) Nous avons observé sur les côtes atlantiques de l'Afrique tropicale des "atroupements de mâles terminaux de Girelles qui paraissent. La densité de population était très élevée. Cependant, les données récoltées lors de ces observations sont encore trop lacunaires pour permettre d'affirmer formellement qu'il s'agit d'arènes de reproduction.

4. C'est le cas du Thalassoma lucasanum (WARNER & HOFFMAN, 1980 ; WARNER, 1982 ; chapitre I, E.2).

Bien sûr, de telles prédictions relèvent de spéculations basées sur des comparaisons interspécifiques. Cependant, il est clair que des travaux entrepris sur des populations de Girelles à forte densité de population pourraient se révéler particulièrement intéressants.

DISCUSSION

INTRODUCTION

=====

Dans l'introduction de ce mémoire, nous nous proposons de confronter les résultats de la comparaison de 9 Labridés méditerranéens aux idées émises ces dix dernières années concernant l'origine, l'évolution et le rôle fonctionnel et adaptatif des comportements reproducteurs et sociaux chez les poissons.

Nous avons décrit et comparé, au chapitre II, les comportements reproducteurs et sociaux de 9 Labridés méditerranéens. Nous avons étudié l'écologie de ces poissons (y compris les stades œufs et larves) dans les chapitres III et IV. Le chapitre V a été consacré aux "phénomènes" relatifs à l'hermaphrodisme chez les Labridés étudiés.

Dans la discussion qui suit, nous avons utilisé ces résultats en focalisant notre attention autour de quatre thèmes principaux : - l'évaluation des deux modes de ponte chez les Labridés, - l'origine, l'évolution et le rôle fonctionnel et adaptatif des soins parentaux chez les Labridés, - le renvoi aux discussions du chapitre V concernant l'origine, l'évolution et le rôle fonctionnel et adaptatif de l'hermaphrodisme protogyne chez les Labridés.

1) LES DEUX MODES DE PONTE CHEZ LES LABRIDES

Oeuf démersal et oeuf planctonique : différence entre les milieux dulçaquicoles et marins.

Chez les poissons, la ponte d'œufs démersaux ou la ponte d'œufs flottants constituent deux "stratégies" différentes que BAYLIS (1981) interprète comme des adaptations à des "contextes" écologiques différents. En effet, cet auteur fait remarquer que la plupart des poissons ayant des œufs démersaux et éventuellement des soins parentaux sont des espèces d'eau douce, alors que les poissons marins seraient essentiellement des poissons qui dispersent leurs œufs dans le plancton. BAYLIS (1981) compare les caractéristiques écologiques des milieux marins et des milieux dulçaquicoles. Les milieux marins seraient extrêmement stables sur des superficies énormes et pendant de longues périodes. Par contre, les milieux dulçaquicoles sont susceptibles de variations rapides de très grandes amplitudes (courant unidirectionnel des rivières, variation de la température en surface, turbulences, etc). Dans ces conditions, en eau douce, un oeuf pélagique risquerait d'être transformé rapidement dans un environnement physico-chimique ou biologique inadéquat (BAYLIS, 1981). Par contre, l'autre "stratégie" est avantageuse en milieu marin. En effet, les œufs, émis dans le plancton, se retrouvent dans un milieu stable, très oxygéné, riche en nourriture (beaucoup de zooplancton) et pauvre en prédateurs, donc très propice à leur développement (JOHANNES, 1978 ; SHINE, 1978 ; BAYLIS, 1981 ; WITTENBERGER, 1981).

L'oeuf planctonique : propagule de dispersion en milieu marin tropical.

L'hypothèse de BAYLIS (1981) que nous venons de rappeler constitue à nos yeux une hypothèse intéressante pour expliquer l'extraordinaire fréquence, non seulement du "mode de ponte démersale" mais aussi des soins parentaux chez les poissons d'eau douce. Par contre, elle ne peut certainement pas expliquer la coexistence des deux "stratégies" au sein d'une même famille de poissons exclusivement marins, comme les Labridés. Par ailleurs, BARLOW (1981) fait remarquer que le milieu pélagique marin est loin d'être le "safe haven" que décrivent plusieurs auteurs. En effet, ce milieu pélagique est souvent très pauvre en plancton et, lorsque le plancton est abondant, on le trouve généralement associé à des concentrations importantes de prédateurs. Pour BARLOW (1981), la dispersion serait l'agent primaire inducteur de la sélection d'une "stratégie" qui consiste à abandonner les oeufs dans le milieu pélagique. Cette dispersion serait particulièrement importante dans les milieux marins tropicaux de type corallien. En effet, la dissémination de ces milieux les rend inaccessibles par une simple "dispersion-migration" au stade adulte. Remarquons cependant que le "mode de ponte planctonique", s'il privilégie effectivement la dispersion, n'est "rentable" que lorsque le poisson est à même d'émettre de très grandes quantités d'oeufs, car la dispersion en milieu océanique implique des pertes énormes (1). En conséquence, le "mode de ponte planctonique" n'est accessible qu'à des poissons relativement grands (BARLOW, 1981). En effet, il apparaît que la production d'oeufs est rapidement limitée par la taille (2). BARLOW (1981) y voit l'explication du "mode de ponte démersale" qui caractérise de nombreux poissons coralliens de petite taille (Blennidés et Pomacentridés notamment).

Le cas de Labridés méditerranéens : particularités des milieux marins tempérés.

Les explications de BARLOW (1981) paraissent convenir au cas des Labridés et Scaridés tropicaux. En effet, il y a peu d'espèces très petites ; ils sont presque tous inféodés aux milieux coralliens et tous pondent des oeufs planctoniques. Par contre, la situation des espèces que nous avons étudiées en Méditerranée ne concorde plus du tout avec l'hypothèse de BARLOW (1981). En effet, il n'est pas possible d'expliquer par le même raisonnement l'oeuf démersal de Symphodus tinca ou des Labrus qui sont parmi les plus grands Labridés connus. Cependant, il est nécessaire de noter plusieurs particularités importantes des milieux marins tempérés : (a) d'une part dans ces milieux, la succession des saisons limite la production d'oeufs à une seule période de reproduction annuelle (voir le cas des Symphodus au chapitre III, 3ème partie). Même pour des poissons de grande taille, cette limitation de la production d'oeufs peut constituer un obstacle à l'évolution des

-
- (1) On comprend aisément que l'oeuf abandonné dans le milieu pélagique et donc soumis à une dérive hasardeuse, ait une très faible probabilité de retrouver un milieu adéquat pour sa survie.
 - (2) Voir la discussion très complète sur les rapports entre la taille des oeufs et la taille des poissons et les possibilités de production de propagules dans BARLOW (1981).

oeufs en tant que propagule de dispersion et de la sorte favoriser la stratégie alternative qui consiste à déposer des oeufs démersaux ; (b) d'autre part, il faut constater que les milieux littoraux méditerranéens où vivent les Symphodus et les Labrus ont une distribution continue. De ce fait, la dispersion peut être assurée par les stades juvéniles et adultes.

Pourtant, les deux constatations qui précèdent ne répondent pas à trois questions importantes : (a) pourquoi Coris julis disperse-t-il ses oeufs dans un milieu qui semble défavorable à ce type de stratégie ? (b) pourquoi les Symphodus ont-ils un stade larvaire planctonique alors que la dispersion serait assurée par les adultes ? (c) pourquoi la plupart des Symphodus prodiguent-ils des soins parentaux plutôt que de disperser leurs oeufs sur le fond ? Examinons successivement ces trois remarques.

L'oeuf planctonique de Coris julis

Coris julis est selon toute probabilité une espèce tropicale qui a envahi secondairement la Méditerranée (1). Sa ponte planctonique devrait être le résultat d'une évolution qui s'est déroulée sous l'effet de conditions écologiques de type tropical qui n'existent pas en Méditerranée.

La période de reproduction particulièrement longue de la Girelle (1) (voir chapitre III, 3ème partie, A) devrait assurer une production d'oeufs limitant l'impact des pertes résultant de l'"adoption" du "mode de ponte planctonique".

Le stade larvaire planctonique des Symphodus.

Au chapitre IV (2ème partie), nous avons pu montrer que toutes les larves de Symphodus se rendaient dans le plancton malgré un développement embryonnaire préalable sur le fond. Ce comportement peut paraître aberrant si l'on admet que la ponte démersale est une adaptation qui permet de limiter les pertes qui seraient dues à une ponte abandonnée au gré des courants. C'est pourquoi il nous paraît devoir rappeler qu'une larve de Symphodus, comme la plupart des larves de poissons à oeufs démersaux, a, à l'éclosion, des capacités de locomotion et de perception de l'environnement très supérieure aux larves de poissons à ponte planctonique (voir la comparaison entre la larve de Girelle et les larves de Symphodus au chapitre IV, 2ème partie). Quelques travaux récents (LEIS et MILLER, 1976 ; LEIS, 1982 ; MINA et TAMAKI, 1980 ; BARLOW, 1981) ont montré qu'on retrouvait presque toujours les larves issues d'oeufs démersaux très près des côtes, alors que les larves issues d'oeufs planctoniques se retrouvent surtout au large. Ces observations semblent indiquer que les larves issues d'oeufs démersaux peuvent résister activement à la dérive et demeurer près des côtes. De ce fait, elles seraient à même de limiter les pertes résultant d'une dérive au hasard. LEIS (1982) décrit même un comportement de migration en profondeur de ces larves lorsque des courants de surface s'établissent vers le large. Nous nous attendons à ce que de telles possibilités soient confirmées dans le cas des larves de Labridés méditerranéens. Dans ce cas, le stade planctonique larvaire des Symphodus peut s'interpréter comme une adapta-

(1) Le genre Coris et les genres avoisinants sont essentiellement représentés par des espèces tropicales. Voir aussi chapitre III, 3ème partie, A.2, 1) et la note infrapaginale, page 111 .

tion présentant trois avantages :

1. En restant près des côtes, la larve évite les pertes dues à une dérive au hasard ;
2. dans le plancton, les larves de Symphodus se trouvent dans un milieu riche en nourriture. En effet, rappelons que nous avons montré que la plupart des périodes de reproduction de Symphodus en baie de Calvi coïncident avec les pics de densité de zooplancton, au même endroit (voir chapitre IV, 2ème partie, D) ;
3. en se rendant près des côtes, la larve planctonique des Symphodus peut assurer une dispersion de l'espèce à courte distance qui doit néanmoins être suffisante pour coloniser l'ensemble des milieux marins littoraux dans le cas de la Méditerranée.

Ce dernier point est important, car si les juvéniles et les adultes peuvent théoriquement assurer cette dispersion, on constate dans les faits (voir chapitre II et IV) que les Symphodus sont des poissons très sédentaires jusqu'à l'état de vieil adulte.

L'existence de soins parentaux chez les Symphodus

L'ensemble des considérations qui précèdent constitue une hypothèse qui permet d'expliquer la ponte démersale et le stade planctonique larvaire des Symphodus. Cependant, cette hypothèse ne suffit plus lorsqu'il s'agit de comprendre le rôle fonctionnel et l'origine des soins parentaux chez les Symphodus.

Dans la discussion qui va suivre, nous avons abordé diverses hypothèses susceptibles de nous permettre de comprendre ce dernier point.

2. LES SOINS PARENTAUX CHEZ LES Symphodus

Les soins parentaux chez les poissons : examen des hypothèses de TRIVERS (1972)

Tous les travaux récents traitant des soins parentaux chez les poissons (1) font tous plus ou moins référence aux hypothèses de TRIVERS (1972). Selon cet auteur, qui traite surtout le cas des vertébrés supérieurs, l'investissement réalisé par le mâle au moment de la fécondation est inférieur à celui de la femelle, car la production des gamètes mâles est moins coûteuse que la production des gamètes femelles. Si les deux sexes ont intérêt à désertir leur progéniture (l'un pour produire de nouveaux oeufs, l'autre pour féconder de nouvelles femelles), c'est le mâle qui devrait désertir. En effet, le mâle ayant moins investi, éprouve aussi moins de perte dans l'abandon de cette progéniture. TRIVERS (1972) ajoute une seconde idée à cette hypothèse : lorsque la fécondation de la femelle est interne, il en découle pour le mâle une grande incertitude de la paternité (plusieurs mâles peuvent avoir fécondé la femelle), ce qui devrait encore favoriser la "désertion" du mâle. Ces théories, issues directement des concepts émis par la sociobiologie, ont été utilisées par TRIVERS pour expliquer la prédominance des soins parentaux maternels chez les vertébrés supérieurs.

(1) RIDLEY (1978), BAYLIS (1981), PERRONE et ZARET (1979), KREBS et DAVIES (1981), BARLOW (1981), MAYNARD et SMITH (1977), GITTLEMAN (1981), WERREN, GROSS et SHINE (1980), DAWKINS et CARLISLE (1976), KEELEYSIDE (1983), LOISELLE (1978).

Tous les travaux qui ont traité le cas des soins parentaux chez les poissons soulignent une contradiction importante entre la théorie de TRIVERS (1972) et les observations effectuées. En effet, chez les poissons, les soins parentaux sont presque toujours prodigués par le mâle (les Symphodus constituent un bon exemple).

Malgré ce qui précède, plusieurs travaux tentent d'expliquer les soins parentaux paternels chez les poissons en adaptant les idées de TRIVERS (1972) au "cas particulier" des poissons. Ainsi, DAWKINS et CARLISLE (1976), repris plus tard par KREBS et DAVIES (1981), font remarquer que les poissons pratiquent presque toujours une fertilisation externe. Dans ces conditions, le mâle féconde les œufs après que la femelle les ait pondus. Selon ces divers auteurs, cette situation serait favorable à une désertion de la femelle qui abandonnerait au mâle l'obligation d'assurer les soins parentaux ! PERRONE et ZARET (1979) et LOISELLE (1978) retournent certains arguments de TRIVERS (1972) pour les adapter aux soins parentaux des poissons : selon ces auteurs, l'énorme investissement consenti par les femelles pour la production d'œufs les met dans une condition physiologique qui les rend peu aptes à prodiguer les soins parentaux. Par ailleurs, PERRONE et ZARET (1979) constatent qu'un poisson qui pratique la fertilisation externe obtient une grande certitude de sa paternité (car il voit cette fertilisation !). PERRONE et ZARET font de cet argument le point capital de leur théorie : (a) la certitude de la paternité est pour ces deux auteurs une condition nécessaire au développement des soins parentaux paternels ; (b) l'exclusion des autres mâles du site de reproduction et donc le rôle territorial du mâle aurait pour fonction essentielle d'assurer la paternité des pontes ; (c) le rôle territorial et donc l'attachement au site de ponte étant attribué au mâle, celui-ci devient logiquement le sexe "prédéterminé" pour assurer les soins parentaux.

Le cas des Symphodus et ces diverses théories

Les théories que nous venons d'exposer et qui sont issues d'idées qui étaient appliquées aux vertébrés supérieurs, sont complètement contredites par les données que nous avons réunies pour les Symphodus. En effet, si l'hypothèse de la désertion d'un des partenaires peut avoir joué un rôle chez les espèces à fertilisation interne, l'argument de DAWKINS et CARLISLE (1976) pour les espèces à fertilisation externe (1) nous paraît vraiment léger : chez les Symphodus, la femelle ne dépose pas ses œufs en une seule fois, mais par dépôts successifs de petits lots d'œufs (voir chapitre II et IV) entrecoupés des fécondations presque simultanées du mâle. On voit mal comment cette situation pourrait favoriser la désertion de l'un ou de l'autre des partenaires. Par ailleurs, si la certitude de la paternité a pu avoir une certaine importance lors de l'évolution des soins parentaux paternels de certains invertébrés (voir discussion très complète de RIDLEY, 1978, à ce sujet), son influence adû être nulle dans le cas des Symphodus. En effet, le regroupement des activités de parade et de ponte autour d'un nid de Symphodus favorise nettement l'intervention des petits mâles non nidificateurs et les fécondations parasites* : (a) le taux de fécondations parasites est beaucoup plus élevé chez les Symphodus nidificateurs que chez les Symphodus non nidificateurs (pour mémoire, comparer Symphodus melanocercus aux autres Symphodus : chapitre V) ; (b) nous avons mesuré une corrélation positive entre le nombre de femelles qu'un mâle nidificateur attire

(1) Le mâle féconde la ponte de la femelle, donc garde !

et le nombre de fécondations parasites qu'il subit (voir le cas de Symphodus roissali et Symphodus ocellatus au chapitre II) ; (c) enfin, nous avons observé des mâles nidificateurs tolérant la fraie d'autres mâles dans leurs nids (voir le cas de Symphodus tinca, chapitre II) ainsi que des mâles protégeant les œufs d'un nid qu'ils ont emprunté et où ils n'ont pas frayé (voir le cas de Symphodus ocellatus, chapitre II).

Ces 4 constatations montrent que chez les Symphodus, il n'y a pas nécessairement de rapport entre la fonction du territoire et le maintien de la certitude de la paternité comme le postulent PERRONE et ZARET (1979). En outre, il est clair qu'il peut y avoir des soins parentaux avec une grande incertitude de la paternité.

La description de plus en plus fréquente de fécondations parasites chez les poissons assurant des soins parentaux (voir KEELEYSIDE, 1980) nous montre que la certitude de la paternité n'a pas pu avoir l'importance que lui accordent PERRONE et ZARET (1979) dans leur modèle expliquant l'évolution des soins parentaux paternels chez les poissons.

L'hypothèse de BAYLIS (1981)

Un courant d'idées, différent du précédent (1) a abouti à l'hypothèse de BAYLIS (1981). Cette hypothèse peut se résumer par 7 propositions : (a) en milieu dulçaquicole, la variabilité des conditions écologiques avantage les œufs démersaux et les soins parentaux ; (b) la gamétogénèse mâle est plus rapide que la gamétogénèse femelle et (c) les gamètes femelles constituent donc une ressource limitée pour laquelle les mâles entrent en compétition ; (d) le choix des femelles s'oriente vers les mâles capables de défendre les sites présentant des conditions optimales pour le développement des œufs et (e) un mâle va se maintenir sur un site optimal pour le réutiliser ; (f) le mâle devient ainsi le sexe qui garde les œufs (car il est sédentaire) dans les milieux où la variabilité des conditions écologiques l'exige (milieux dulçaquicoles).

Le cas des Symphodus et l'hypothèse de BAYLIS

Plusieurs propositions de BAYLIS (1981) se vérifient chez les Symphodus. En effet, il est clair que la gamétogénèse mâle est plus rapide que la gamétogénèse femelle (2). Les femelles constituent donc très probablement une ressource limitée pour laquelle les mâles entrent en compétition.

Par contre, les autres propositions de BAYLIS (1981) ne se vérifient pas. En effet : (a) chez les Symphodus, des soins parentaux très développés ont évolué en milieu marin (qui a pourtant la réputation d'être un milieu aux conditions écologiques beaucoup plus stables que les milieux dulçaquicoles) ; (b) les sites de nidification ne semblent

(1) BARLOW (1964, 1981), RIDLEY (1978), BAYLIS (1978), LOISELLE et BARLOW (1978).

(2) Lors de nos expériences de fécondations artificielles (voir chapitre IV), nous avons toujours constaté que les mâles pouvaient produire beaucoup plus rapidement de nouvelles gamètes que les femelles après un "accouplement".

pas être des sites optimaux pour la survie des oeufs, mais plutôt des sites très signalants (1) ; (c) les Symphodus ne se fixent pas sur un site de nidification (2) ; (d) lorsqu'il y a ponte non accompagnée de soins parentaux (mâles moyens de Symphodus tinca et Symphodus mélanocercus), les Symphodus dispersent leurs oeufs plutôt que de les localiser sur un "site optimal" pour leur survie, comme le voudrait l'hypothèse de BAYLIS.

Ces contradictions entre la théorie et les faits nous ont amené à proposer une hypothèse modifiée.

La prédation dans les milieux marins littoraux.

En milieu dulçaquicole, les variations parfois extrêmes des conditions écologiques peuvent avoir induit l'évolution des soins parentaux chez les poissons (BAYLIS, 1981). En milieu marin, malgré l'existence de conditions écologiques beaucoup plus stables, la prédation peut excercer le même rôle lorsque l'oeuf est démersal. En effet, dans les milieux marins, une part très importante des faunes ichtyologiques littorales est constituée par des poissons qui sont des prédateurs potentiels d'oeufs démersaux. Dans les milieux littoraux méditerranéens où vivent les Symphodus, les Pomacentridés, Labridés, Sparidés, Blenniés, etc. sont tous des prédateurs potentiels d'oeufs démersaux. Réunies, ces diverses familles représentent souvent des densités de population énormes. De plus, il ne faudrait pas négliger la prédation par les invertébrés très nombreux en milieu marin. Dans des conditions, un oeuf démersal aurait peu de chance de survivre en milieu marin littoral si son développement n'était pas protégé.

Les Labridés méditerranéens

Si l'hypothèse qui précède est exacte, l'apparition des soins parentaux doit concorder avec l'apparition d'oeufs démersaux dans les milieux littoraux marins. Ainsi, chez les Labridés méditerranéens, les soins parentaux ont pu évoluer à partir d'une situation proche de celle que l'on observe encore chez certains Labrus : une plaque de ponte, disposée dans le territoire du mâle et indirectement protégée par le comportement territorial (voir chapitre II, 2ème partie, I). A partir de cette situation, des soins parentaux beaucoup plus développés ont pu évoluer par sélection naturelle et sous l'effet de la compétition entre mâles. En effet, une modification du site de ponte peut apporter un avantage considérable au mâle qui l'effectue, si la modification du milieu est favorable au développement des oeufs (protection, fécondation plus efficace, fixation plus efficace, etc.). Cet avantage touche la lignée du mâle qui effectue de telles modifications et la lignée des

-
- (1) Voir les considérations concernant ces sites de nidification au chapitre II, la discussion concernant la répartition des sites de nidification au chapitre III et l'expérience de site de nidification artificielle (Symphodus rostratus) au chapitre III.
 - (2) A l'exception de Symphodus tinca : voir les raisons de cette différence dans la discussion sur la répartition des sites de nidification au chapitre III.

féelles qui pondent préférentiellement sur de tels sites. A partir de cette situation, le développement de soins parentaux plus complexes peut s'expliquer par une augmentation progressive du nombre d'oeufs (résultant d'un avantage sélectif auprès des féelles) dans un nid qui doit être de plus en plus élaboré (en raison des dangers de prédation qui augmentent avec le regroupement des oeufs dans les nids des mâles les plus compétitifs).

Par ailleurs, il faut s'attendre à rencontrer les soins parentaux les plus développés, là où la pression de prédation est la plus forte. La comparaison entre la plupart des Symphodus nidificateurs et Symphodus doderleini confirme ce point de vue : Symphodus doderleini est en effet la seule espèce vivant dans un milieu où les prédateurs d'oeufs sont peu nombreux (voir chapitre III, 3ème partie, B.3) et les soins parentaux de ce poisson se sont beaucoup moins développés que chez les autres Symphodus.

Pourtant, deux faits semblent en opposition avec cette nouvelle hypothèse. En effet : (a) comment expliquer la dispersion des oeufs sans soins parentaux tels que la pratiquent les mâles moyens de Symphodus tinca et tous les mâles de Symphodus melanocercus dans les mêmes milieux que les Symphodus nidificateurs ; (b) pourquoi les sites de nidification des Symphodus sont-ils aussi exposés et voyants ?

Symphodus tinca et Symphodus melanocercus

La ponte dispersée sans soins parentaux des mâles moyens de Symphodus tinca s'explique aisément, à notre avis. En effet, nous avons montré que des oeufs de Symphodus tinca laissés sans soins parentaux avaient de très faibles chances de survie (voir chapitre IV, 1ère partie, E.2). Cette expérience, très concluante, confirme l'hypothèse de l'évolution des soins parentaux motivée par la prédation. Elle relève la "ponte par dispersion" des mâles moyens à un rang secondaire par rapport à la nidification. La "ponte par dispersion", qui ne devrait participer que pour une faible part au succès de l'espèce, doit s'interpréter comme un moyen marginal utilisé par les mâles non nidificateurs lorsqu'ils ne peuvent disposer d'un nid à proximité.

La ponte dispersée et abandonnée constitue l'unique mode de reproduction de Symphodus melanocercus. Malgré quelques adaptations secondaires (l'oeuf incolore et le dépôt de très petits lots d'oeufs : voir chapitre IV, 1ère partie), il n'est pas concevable que les oeufs de ce Symphodus ne subissent pas une prédation très forte puisqu'ils sont déposés dans le même milieu que celui où nidifient les Symphodus présentant les soins parentaux les plus développés (chapitre III, 3ème partie).

La seule explication possible prend en considération le comportement alimentaire particulier de ce poisson (chapitre III, 2ème partie, page 115) : il est clair qu'un comportement de nettoyeur, basé sur un lien social interspécifique et coopératif, n'est pas compatible avec des soins parentaux qui impliquent l'inverse, c'est-à-dire des comportements d'agressions interspécifiques. Cependant, il faut noter que l'acquisition d'un comportement de nettoyeur apporte deux avantages considérables : (a) l'immunité vis-à-vis des prédateurs pour les juvéniles et les adultes ; (b) l'accès sans concurrence à une ressource alimentaire très abondante. Nous sommes convaincus que l'immunité vis-à-vis des prédateurs notamment peut constituer un avantage qui pourrait contrebalancer largement les pertes occasionnées par un développement embryonnaire sans protection. En particulier, le retour sur le fond après la phase planctonique larvaire, qui constitue toujours un passage critique pour

les poissons marins, ne devrait occasionner que peu de pertes dans le cas de Symphodus melanocercus (voir le comportement des jeunes Symphodus melanocercus lors de leur retour sur le fond : chapitre IV, 2ème partie).

Le nid des Symphodus : une structure de communication

Nous avons souligné plus haut le rôle de la compétition entre les mâles pour les femelles (dont les gamètes constituent une ressource limitée) et l'influence de cette compétition dans le développement des soins parentaux chez les Symphodus. Comme les patrons de coloration des Labridés mâles, qui peuvent devenir très signalants sous l'effet d'une évolution engendrée par la compétition entre mâles pour les femelles et malgré les dangers de prédation qui y sont inhérents (ROBERTSON et HOFFMAN, 1977 ; THRESHER, 1979 ; ROBERTSON, 1981), le nid des Symphodus a pu subir une évolution analogue, à condition de constituer une structure de protection suffisamment efficace pour rester exposé aux prédateurs.

La construction des nids sur des sites très exposés, le succès des nids les plus voyants auprès des femelles, l'utilisation fréquente de matériaux voyants au moment de la phase d'activité sexuelle (1), sont autant de faits qui suggèrent que le nid - au même titre que la parade sexuelle ou le patron de coloration - joue un rôle fondamental dans l'attraction de la femelle par le mâle.

3. LES COMPORTEMENTS SOCIAUX ET LES MODES D'APPARIEMENT* CHEZ LES LABRIDES

Le patron de distribution* des ressources semble avoir une grande influence sur le développement des divers comportements sociaux et modes d'appariement des sexes chez les vertébrés (EMLEN et ORING, 1977 ; WILSON, 1975 ; KREBS et DAVIES, 1981 ; CLUTTON-BROCK et HARVEY, 1978 ; WITTENBERGER, 1981). ROBERTSON et HOFFMAN (1977), ROBERTSON et WARNER (1979), ROBERTSON (1981), THRESHER (1979) et TRIBBLE (1982) ont tenté d'établir une corrélation entre le patron de distribution des ressources et les comportements sociaux et modes d'appariement chez quelques Labridés et Scaridés tropicaux. Tous opposent les comportements sociaux de type harem* par rapport aux autres cas.

Le harem chez les Labridés : un contrôle des ressources essentielles pour contrôler les femelles.

Pour ROBERTSON et HOFFMAN (1977), la distribution d'une ressource essentielle sur des sites restreints à la fois en nombre et en superficie permet aux mâles de maintenir des harems en exerçant un contrôle sur les femelles inéluctablement attachées à ces sites (2).

(1) Après la phase d'activité sexuelle, le nid est souvent recouvert par des matériaux beaucoup plus camouflants (couche de protection).

(2) "Ressource defence polygyny" de EMLEN et ORING (1977)

Ainsi, les mâles Labroïdes dimidiatus imposeraient aux femelles de leurs harems une sorte de "fidélité" en restreignant, pour les femelles "infidèles", l'accès à la station de nettoyage. Celle-ci constitue, en effet, pour ROBERTSON et HOFFMAN (1977), une ressource liée à l'alimentation qui est limitée et contrôlable (voir chapitre I, E.2). TRIBBLE (1982) interprète de la même manière les comportements sociaux de Coris dorso-maculata, et ROBERTSON et WARNER (1978), les modes d'appariement de plusieurs perroquets.

Le cas des Symphodus et Coris julis.

A l'exception de Xyrichtys novacula pour lequel nos observations restent trop fragmentaires, nous n'avons observé aucun mode d'appariement de type harem chez les Symphodus et Coris julis. Cette constatation correspond aux hypothèses de ROBERTSON et HOFFMAN (1977). En effet, à l'exception de Symphodus melanocercus, tous les poissons que nous avons étudiés utilisent des ressources alimentaires peu spécialisées, très abondantes et réparties de manière homogène (voir chapitre III, 2ème partie, B). Bien que Symphodus melanocercus soit un nettoyeur aussi spécialisé que Labroïdes dimidiatus, il n'utilise pas de station de nettoyage et les ressources alimentaires dont il dépend (les poissons à déparasiter) semblent bien avoir une répartition très homogène. Par ailleurs, pour les Symphodus et Coris julis, même les habitants préférentiels les plus spécialisés (chapitre III, 2ème partie, A) ne constituent pas une ressource limitée et contrôlable (tant leur étendue est importante). Symphodus cinereus pourrait constituer une exception, car les intermattes sableuses de l'herbier à Posidonies - biotope habituel de ce poisson - sont des milieux spatialement limités. Cependant, ces intermattes sont très nombreuses et il semble impossible que les mâles puissent contrôler l'ensemble du milieu qu'elles constituent. De plus, Symphodus cinereus vit aussi sur des milieux beaucoup plus ouverts et étendus tels que les limites d'herbiers et les limites de grandes "taches" sableuses (chapitre III, 3ème partie, B). Enfin, aucun des poissons que nous avons étudiés ne dépend de sites particuliers (sinon l'habitat préférentiel) pour éviter la prédation.

Un autre type de harem : le contrôle d'un groupe de femelles sans le contrôle de ressources essentielles.-----

Peut-on considérer comme ROBERTSON et HOFFMAN (1977) que les ressources essentielles (ressources alimentaires, habitat préférentiel, etc) sont les seules ressources sur lesquelles peut s'exercer le contrôle des femelles ? En effet, en dehors de toute limitation de ces ressources essentielles, une femelle peut trouver avantage à être très sédentaire : une très bonne connaissance du site où elle réside peut lui permettre d'en exploiter plus aisément les ressources. Dans ces conditions, un mâle pourrait maintenir un harem en défendant contre les autres femelles les quelques femelles qui se trouvent dans son territoire (1). THRESHER (1979) interprète de cette manière les comportements sociaux et le mode d'appariement* de Halichoeres maculipinna.

(1) "Female defence polygyny" de EMLEN et ORING (1977).

Le cas de Coris julis et des Symphodus ne vient pas confirmer cette hypothèse : les Girelles femelles sont très sédentaires (voir chapitre II, 3ème partie, A.4) et le territoire de chaque mâle terminal contient plusieurs femelles (chapitre II, 3ème partie, A.5).

Mais au moment de la phase journalière d'activité sexuelle, les femelles quittent le site où elles vivent et vont pondre avec les mâles dont le territoire est parfois très éloigné de ce site (chapitre II, 3ème partie, A.4). Chez les Symphodus aussi, les femelles vont toujours pondre avec plusieurs mâles malgré le coût en déplacements parfois considérables (le cas de Symphodus tinca est exemplaire ; chapitre II, 2ème partie, F.5). Un tel comportement, qui paraît très général, peut s'interpréter comme une adaptation qui limite le risque de voir tous les oeufs d'une femelle associés à un mâle défaillant (CLUTTON-BROCK et HARVEY, 1978). Chez les Symphodus, ce comportement est particulièrement important pour les femelles. En effet, en multipliant les partenaires, une femelle évite la destruction de tous ses oeufs en cas de destruction du nid (ce qui constitue un phénomène fréquent).

L'alternative au harem : l'arène de reproduction*

Pour ROBERTSON et HOFFMAN (1977) et ROBERTSON (1981), lorsque l'environnement ne permet pas à un mâle de monopoliser et de regrouper les femelles en un harem, on doit s'attendre à voir la rencontre des sexes se produire sur des arènes de reproduction situées sur les sites les plus favorables à la survie des oeufs et des adultes au moment de la ponte. ROBERTSON et HOFFMAN interprètent de cette manière l'arène de reproduction de Thalassoma bifasciatum (voir chapitre I, E.2). En effet, ces arènes semblent situées sur les sites les plus favorables pour la dispersion des oeufs vers le large et chaque petit territoire correspond à la défense d'un élément de l'environnement pouvant réduire les risques de prédation sur les adultes au moment de la parade et de la ponte.

Cette interprétation convient bien au cas de certaines populations de Thalassoma bifasciatum. Cependant, elle ne permet pas de comprendre les modes d'appariement de Coris julis et des Symphodus qui, sans être des harems, ne sont pas non plus des arènes de reproduction (voir chapitre II, 2ème et 3ème parties).

L'arène de reproduction : une adaptation à des conditions de haute densité de population.

WARNER et HOFFMAN (1980) et WARNER (1981) interprètent différemment l'arène de reproduction chez les Labridés. En effet, ils montrent que les interactions agonistiques entre les mâles terminaux et les mâles interférentiels* sont très nombreuses lorsque la densité de population est élevée. A l'aide de ces données, WARNER et HOFFMAN interprètent l'arène de reproduction de Thalassoma bifasciatum comme une adaptation du mode d'appariement de l'espèce à des conditions de haute densité de population. En effet, les mâles terminaux territoriaux diminueraient considérablement le coût de la défense du territoire contre les mâles interférentiels, en établissant ces territoires en arènes,

dans une zone périphérique du récif, loin des centres d'activité des petits mâles (1).

Le cas de *Coris julis* : la plasticité des modes d'appariement chez les Labridés pondéurs d'oeufs planctoniques.

La comparaison des deux populations de Girelles que nous avons observées (voir chapitre II, 3ème partie et chapitre V, 3ème partie) vient confirmer cette nouvelle interprétation de l'arène de reproduction chez les Labridés. En effet, bien que nous n'ayons pas suffisamment de données concernant d'éventuelles arènes de reproduction de Girelles dans l'Atlantique tropical (voir les conclusions de la 3ème partie du chapitre V), nous avons nettement observé des variations de la stratégie territoriale des mâles terminaux en fonction de la situation démographique (voir chapitre V, 3ème partie). De plus, nos observations récentes effectuées sur *Thalassoma bifasciatum* (LEJEUNE et BAY, 1983), viennent confirmer l'ensemble des considérations qui précèdent. En effet, dans les conditions de faible densité de population, *Thalassoma bifasciatum* a un mode d'appariement identique à celui de *Coris julis* en Méditerranée : il n'y a pas d'arène de reproduction ; les territoires sont très vastes et ils sont dispersés sur l'entièreté du récif.

Ces dernières observations soulignent un fait important : chez les Labridés pondéurs d'oeufs planctoniques, le mode d'appariement peut varier considérablement entre les populations d'une même espèce. Cette plasticité qui dépend de la situation démographique est sans nul doute un des caractères adaptatifs les plus importants chez les Labridés pondéurs d'oeufs planctoniques (2).

Le cas des *Symphodus*

Les modes d'appariement chez les *Symphodus* sont moins variés que chez les Labridés tropicaux. En effet, la construction d'un nid impose des contraintes qui limitent les possibilités de variation : le nid doit être construit sur des sites ayant des caractéristiques précises (voir chapitre II, 2ème partie et chapitre III, 3ème partie, B.3). Il doit être situé à proximité des sources de matériaux de construction et dans l'habitat préférentiel de l'espèce (3) (chapitre III, 3ème partie, B.3).

Dans la baie de la Revellata, les sites potentiels de nidification sont pour toutes les espèces uniformément répartis dans l'habitat préférentiel (chapitre III, 3ème partie, B.3). Les modes d'appariement suivent donc cette distribution : les territoires des mâles nidificateurs sont

-
- (1) La densité de population des petits mâles est beaucoup plus faible dans la périphérie du récif. Les arènes situées en périphérie et constituées de petits territoires juxtaposés formeraient "une entité" où les petits mâles ont très difficile de pénétrer pour effectuer des fécondations parasites, car ils sont agressés de toute part.
 - (2) FRICKE (1980) décrit des phénomènes analogues chez les Pomacentridés.
 - (3) Probablement pour permettre au mâle nidificateur de s'alimenter sans risques durant la longue phase de ventilation.

disposés en mosaïque lorsque les sites de nidification sont nombreux et la densité de population élevée (1). Ils sont dispersés au hasard lorsque les sites de nidification sont rares (2) ou que la densité de population est faible (3).

Variations de la densité de population sans variation du mode d'appariement : évolution vers des relations sociales de type coopératif chez les Symphodus.

Lorsque la densité de population est élevée chez les Symphodus, on constate la présence de groupes de petits mâles interférentiels autour des nids et la mise en place de relations sociales entre les mâles (4) (mâles satellites*, tolérance du mâle nidificateur).

Pour TABORSKY et WIRTZ (recherche sur Symphodus ocellatus en cours), les interactions entre mâles nidificateurs et mâles satellites pourraient s'interpréter comme une relation sociale de type coopératif. Le mâle satellite, qui se comporte au voisinage immédiat du nid comme un petit mâle dominant autour du nid, apporterait un avantage au mâle nidificateur en écartant les autres petits mâles (5) et en conduisant des femelles vers le nid (5). Le mâle nidificateur pourrait alors tolérer des fécondations du mâle satellite dans le nid (5).

Nous estimons qu'une telle stratégie sociale pourrait avoir évolué sous l'influence de la pression des mâles interférentiels qui semblent nettement croître avec la densité de population (comme chez les Labridés pondreurs d'œufs planctoniques). Cette pression des mâles interférentiels est d'autant plus forte que chez Symphodus, les possibilités de variations du mode d'appariement sont très limitées (voir plus haut). Cependant, il n'y a pas actuellement suffisamment de données pour trancher entre le caractère coopératif ou parasite les relations "mâles satellites - mâles nidificateurs" méritent certainement d'être développées. Symphodus tinca est l'espèce la plus intéressante à ce point de vue. En effet, c'est le seul Symphodus chez qui les relations entre satellites et nidificateurs sont durables (chapitre II). De plus, c'est autour des nids de Symphodus tinca que nous avons observé les comportements de tolérance les plus poussés (chapitre II, 2ème partie, Symphodus tinca). Les contraintes de temps ne nous ont cependant pas permis d'entreprendre une étude plus approfondie de ce domaine.

(1) Symphodus ocellatus, Symphodus roissali

(2) Symphodus tinca

(3) Symphodus cinereus, Symphodus rostratus, Symphodus mediterraneus, Symphodus doderleini

(4) Voir chapitre III, 2ème partie, A.3

(5) Voir chapitre II, Symphodus roissali, Symphodus ocellatus, Symphodus tinca

4. L'HERMAPHRODISME PROTOGYNE CHEZ LES LABRIDES

Nous avons déjà largement débattu du caractère adaptatif de l'hermaphrodisme protogyne à travers l'idée du modèle de GHISELIN (1969) et WARNER (1978) (modèle de l'avantage apporté par la taille : chapitre V).

Notre travail a permis de confirmer l'idée de ce modèle : (a) par la négative, avec l'exemple des *Symphodus* ; (b) par l'affirmative, en comparant deux populations de Girelles (voir les diverses discussions au chapitre V).

Chez les Labridés, nous croyons que, sous l'effet des contraintes environnementales, d'une part les modifications de la composition de la population (par le "biais" de l'hermaphrodisme protogyne : voir chapitre V, 3ème partie), d'autre part les variations du mode d'appariement (voir plus haut) constituent un mécanisme adaptatif qui a pu entraîner l'extraordinaire succès des Labridés hermaphrodites dans tous les milieux et dans le monde entier.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'étude conjointe des comportements et de l'écologie de plusieurs Labridés méditerranéens au cours de l'ensemble de leur cycle vital nous a permis de discuter une série de questions actuellement au centre du débat qui anime les recherches en écoéthologie marine.

Nous sommes conscient que ce mémoire ne constitue que la première partie de l'étude écoéthologique des Labridés méditerranéens. En effet, nos conclusions sont essentiellement fondées sur un travail de comparaison interspécifique qui a ses limites.

Une deuxième partie devrait comprendre des travaux orientés vers les questions et les axes de recherche que nous avons soulignés dans les divers points de discussion. Ces travaux ne devront plus être basés sur des comparaisons interspécifiques, mais davantage orientés vers des recherches à caractère expérimental incluant des manipulations de population et de conditions écologiques à l'image des variations naturelles que nous avons décelées dans le cas de *Coris julis*. De tels travaux ne seront concevables que sur des points très précis et sur une seule espèce à la fois. Ils permettront de confirmer ou d'infirmer les conclusions parfois spéculatives du travail de comparaison interspécifique

+
+ +

GLOSSAIRE

- ARENE DE REPRODUCTION : Les mâles sont territoriaux seulement au moment de la période d'activité sexuelle. A ce moment, ils forment des "agrégations" de petits territoires sur des sites précis où les femelles se rendent pour pondre (Lek).
- DIANDRIE : une même population contient des mâles primaires* et des mâles secondaires* (Diandry).
- DICHROMATISME : certains mâles (mâles terminaux*) ont un patron de coloration différent de celui des autres mâles et des femelles (individus initiaux*) (dichromatism).
- DICHROMATISME PERMANENT / les mâles terminaux* ne peuvent pas revenir au patron de coloration initial*.
- DICHROMATISME TEMPORAIRE : les mâles terminaux* peuvent revenir au patron de coloration initial*.
- FECUNDATION A DEUX : un seul mâle pond avec une seule femelle (pair spawning).
- FECUNDATION EN COUPLE : voir fécondation à deux.
- FECUNDATION EN GROUPE : un groupe de mâles pond avec une seule femelle (group spawning).
- FECUNDATION GROUPEE : voir fécondation en groupe.
- FECUNDATION MULTIPLE : voir fécondation en groupe.
- FECUNDATION PARASITE : Action d'un mâle qui s'associe à une ponte en couple* pour tenter de féconder une partie des oeufs de la femelle du couple (streaking).
- FECUNDATION VOLEE : un mâle non territorial pond avec une femelle dans le territoire d'un mâle territorial (sneaking).
- GONOCHORISME : relatif à des individus qui n'ont pas la capacité de changer de sexe ou une espèce qui n'est pas hermaphrodite (gonochorism).
- GONOCHORISME SECONDAIRE : monoandrie* avec seulement des mâles secondaires prématurés* (secondary gonochorism).

(1) La plupart des définitions suivent la mise au point terminologique concernant la biologie de la reproduction des Labroïdes de WARNER et ROBERTSON (1978).
L'expression anglo-saxonne se trouve entre parenthèses à la fin de chaque définition.

HAREM : mâle ayant un territoire permanent* et y maintenant un groupe de femelles qui ne pondent qu'avec lui (harem).

HERMAPHRODISME PROTOGYNE : femelle qui change de sexe pour devenir un mâle (protogynous hermaphroditism).

HERMAPHRODISME PROTANDRE : mâle qui change de sexe pour devenir une femelle (protandrous hermaphroditism).

HERMAPHRODISME SEQUENTIEL : les tissus mâle et femelle de la gonade ne sont pas fonctionnels en même temps, mais se succèdent dans la vie de l'organisme.

HERMAPHRODISME SYNCHRONE : tissus mâle et femelle présents dans la gonade et capables de produire des gamètes en même temps.

INDIVIDU INITIAL : voir phase initiale.

INDIVIDU TERMINAL : voir phase terminale.

INDIVIDU INTERMEDIAIRE : individu en train de changer de sexe.

INTERMATTE : trouée dans l'herbier de Posidonies, généralement de surface réduite. Milieu "sableux".

LIVREE INITIALE : voir phase initiale.

LIVREE TERMINALE : voir phase terminale.

MALE INITIAL : mâle appartenant à la phase initiale* (initial phase male).

MALE INTERFERENTIEL : voir mâle parasite.

MALE PARASITE : mâle effectuant des fécondations parasites* (streaker).

MALE PRIMARIE : mâle ne provenant pas de l'inversion sexuelle d'une femelle, mais né comme tel (primary male).

MALE SATELLITE : (*Symphodus*). Mâle non nidificateur qui reste à proximité du même nid pendant toute la phase d'activité sexuelle du mâle nidificateur.

MALE SECONDAIRE : mâle provenant de l'inversion sexuelle d'une femelle (secondary male).

MALE SECONDAIRE PREMATURE : la femelle subit une inversion sexuelle avant d'être adulte (prematurational).

MALE SECONDAIRE POSTMATURE : l'inversion sexuelle se produit après que la femelle ait été adulte (postmaturational).

MALE TERMINAL : mâle appartenant à la phase terminale*.

MODE D'APPARIEMENT : l'ensemble de relations sociales qui président à la rencontre des sexes pour la reproduction (mating system).

MONOANDRIE : tous les mâles de la population sont secondaires (monoandry).

- MONOGAMIE : un mâle et une femelle pondent ensemble et uniquement ensemble (monogamy).
- PATRON DE COLORATION INITIAL : voir phase initiale.
- PATRON DE COLORATION TERMINAL : voir phase terminale.
- PATRON DE DISTRIBUTION DES RESSOURCES: manière dont les ressources sont distribuées. Exemple : ressources abondantes ou rares, ressources uniformément clairsemées ou réparties en conglomérats, etc.
- PATRON DE SEXUALITE : répartition des différentes catégories d'individus (mâles, femelles, individus hermaphrodites) au sein d'une population d'une espèce (sexual pattern).
- PHASE INITIALE : patron de coloration caractéristique des jeunes adultes mâles et des femelles chez une espèce dichromatique* (initial phase).
- PHASE TERMINALE : patron de coloration des grands mâles chez une espèce dichromatique* (terminal phase).
- POLYGAMIE : un mâle féconde successivement plusieurs femelles différentes (polygamy).
- PONTE A DEUX : voir fécondation à deux.
- PONTE EN COUPLE : voir fécondation à deux.
- PONTE EN GROUPE : voir fécondation en groupe.
- PROTOGYNIE : voir hermaphrodisme protogyne.
- PROTOGYNIE STRICTE : tous les mâles de la population ou de l'espèce sont des mâles secondaires*.
- SELECTION DE GROUPE : mécanisme de sélection naturelle entre groupes d'individus (group selection).
- SELECTION SEXUELLE MALE : processus par lequel, pour certains mâles, l'accès aux femelles est plus ou moins restreint à cause de la compétition entre mâles (male sexual selection).
- SUCCES REPRODUCTEUR "ACTIF" : succès reproducteur mesuré chez les individus choisis au moment où ils pondent et fécondent.
- SUCCES REPRODUCTEUR "GLOBAL" : succès reproducteur réel qui tient compte des périodes d'initiative sexuelle.
- TERRITOIRE PERMANENT : territoire maintenu toute la journée pendant toute la période de reproduction.
- TERRITOIRE NON PERMANENT : territoire maintenu seulement pendant une partie de la journée.

BIBLIOGRAPHIE

- ABEL, E.F. (1962). Freiwasserbeobachtungen an fischen im Golf von Neapel als Beitrag zur Kenntnis ihrer Ökologie und ihres Verhaltens. Int. Rev. Hydrobiol., 47, 219-290.
- ABOLIN (1936). Ueber dem Geschlechts dimorphismus der Lebergrösse der Fischgattung Crenilabrus Cuvier. Latv. Biol. Biedr. Raksti (Riga), 6, 133-155.
- ABOUSSOUAN, A. (1964). Contribution à l'étude des oeufs et des larves pélagiques des poissons téléostéens dans le Golfe de Marseille. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 32, 87-173.
- ALCOCK, J. (1975). Animal behaviour. An evolutionary approach. Sinawer Associated Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- ALEXANDER, R.P. & TINKLE, D.W. (Eds) (1981). Natural selection and social selection, recent research and new theory. CHIRON, New York.
- ALLEN, G.R. (1972). Anemonefishes, T.F.H. Publications Neptune, N.J., 288 p.
- ALTMANN, S.A., WAGNER, S.S. & LENINGTON, S. (1977). Two models for the evolution of polygyny. Behav. Ecol. Sociobiol., 2, 397-410.
- ATZ, J.W. (1964). Intersexuality in fishes. Dans : C.B. ARMSTRONG & A.J. MARSHALL (Eds.) : Intersexuality in Vertebrate including man, Academic Press, London.
- AUBERT, A. (1955). Observations préliminaires sur le comportement individuel de Gadus morhua et Labrus bergylta. An. Mus. cis. Stor. Nat. G., 89-101.
- AYAL, Y. & SAFRIEL, C. (1982). R-curves and the cost of the planktonic stage. Am. Nat., 119, 391-401.
- BACCI, G. & RAZZAUTI, A. (1957). Falso gonochorismo in Coris julis (L.). Rend. Accad. Naz. Lincei, 23, 181-189.
- BAGNIS, R. (1974). Poissons de Polynésie. Les Editions du Pacifique. Papeete, Tahiti, 368 p.
- BARLOW, G.W. (1962). Evolution of parental behavior in teleost fishes. Amer. Zool., 2, 504.
- BARLOW, G.W. (1964). Ethology of the Asian teleost Badis badis. Z. Tierpsychol., 21, 99-123.
- BARLOW, G.W. (1974). Contrasts in social behavior between central american cichlid fishes and coral-reef surgeon fishes. Amer. Zool., 14, 7-32.
- BARLOW, G.W. (1975). On the Sociobiology of four Puerto Rican Parrotfishes (Scaridae). Mar. Biol., 33, 261-293.
- BARLOW, G.W. (1981). Patterns of parental investment, dispersal and size among coral-reef fishes. Env. Biol. Fish., 6, (1), 65-85.
- BATE, C.S. (1872). Fourth report on the fauna of south Devon : Labrus mixtus, on its habit. Quart. J. microscop. Sc., 12, n.s., Notes and Memoranda, 7, 402.
- BAUCHOT, M.L. & BAUCHOT, R. (1961). Les Crénilabres des côtes Françaises Atlantiques (Téléostéens, Perciformes, Labridae). Bull. Museum Nat. Hist. Nat., 2ème série, 33, (1), 84-97.
- BAUCHOT, M.L. & BLANC, M. (1962). Sur deux espèces de Labridae (Poissons Téléostéens Perciformes) des Côtes Occidentales d'Afrique. Bull. Museum Hist. Nat., 2ème partie, 34, (1), 67-71.
- BAUCHOT, M.L. & PRAS, A. (1980). Guide des Poissons marins d'Europe. DELACHAUX et NIESTLE, Eds.

- BAY, D. (1978). Etude in situ de la production primaire d'un herbier de Posidonies (Posidonia oceanica (L) Delile) de la baie de Calvi - Corse. Thèse de Doctorat, Université de Liège.
- BAYLIS, J.R. (1978). Parental behaviour in fishes : a question of investment, timing, or rate ? Nature, 276, 738.
- BAYLIS, J.R. (1981). The evolution of parental care in fishes with reference to Darwin's rule of male sexual selection. Env. Biol. Fish., 6, (2), 223-251.
- BEAUFORT, L.F. (1940). The Fishes of the Indo-Australian Archipelago. Leiden, E.J. BRILL, Tome VIII.
- BINI, G. (1968). Atlante dei pesci delle coste Italiane. Mondo Sommerso Editrice, 5.
- BOUNHIOL & PRON (1916). Sur la reproduction des Labroïdes les plus communs sur les côtes d'Algérie. Compt. rend. Soc. Biol. (Paris), 79, 233-236.
- BREDER, C.M. Jr (1951). Nocturnal and feeding behaviour of the Labrid fish Xyrichtys psittacus. Copeia, 2, 162-163.
- BREDER, C.M. (1962). On the significance of transparency in Osteichthid fish eggs and larvae. Copeia, 5, 561-567.
- BRUCE, R.W. (1980). Protogynous hermaphroditism in two marine angelfishes. Copeia, 353-355.
- CALVERT, W.H., HEDRICK, L.E. & BROWER, L.P. (1979). Mortality of the monarch butterfly, Danaus plexippus : avian predation at five overwintering sites in Mexico. Science, N.Y., 204, 847-851.
- CASIMIR, V.M. (1969). Zum Verhalten des Putzerfisches Symphodus melanocercus (Risso). Z. Tierpsychol., 26, 225-229.
- CHAN, S.T.H., WAI-SUM, O. & HUI, S.W.B. (1975). The gonadal and adeno-hypophysial functions on natural sex reversal. Dans : "Intersexuality in the animal kingdom". R. REINBOTH (Ed.), p.201-221, Heidelberg, Springer-Verlag.
- CHARNIAUX-COTTON, H. (1975). Hermaphroditism and Gynandromorphism in Malacostracan Crustacea. Dans : "Intersexuality in the animal Kingdom". R. REINBOTH (Ed.), p.91-105, Heidelberg, Springer-Verlag.
- CHARNOV, E.L. (1979). Natural selections and sex change in pandalid shrimp : test of a life history theory. Amer. Natur., 113, 715-734.
- CHOAT, J.H. (1965). Sexual Dimorphism in the Labrid Fish Pseudolabrus celidotus (Bloch and Schneider) 1801. Pacific Science, XIX, October 1965.
- CHOAT, J.H. (1969). Studies on the Biology of Labroid fishes (Labridae and Scaridae) at Heron Island, Great Barrier Reef, Part I, 294 pages. Ph.D. Thesis, University of Queensland.
- CHOAT, J.H. & ROBERTSON, D.R. (1975). Protogynous hermaphroditism in Fishes of the Family Scaridae. Dans : "Intersexuality in the animal kingdom". R. REINBOTH (Ed.), p. 263-283, Heidelberg, Springer-Verlag.
- CIPRIA, G. (1939). Uova e larve di Coricus rostratus ottenute per fecondazione artificiale. Mem. R. Talassogr. Ital., 260, 1-4.
- CLARKE, T.A. (1977). Territorial behavior and population dynamics of a Pomacentrid fish, the Garibaldi, Hypsypops rubicunda (Pomacentridae). Ecol. Monogr., 40, 180-212.
- CLAVIJO, I. (1982). Distribution, reproductive biology and social structure of the redland Parrotfish, Sparisoma aurofrenatum (Valencienne). Thèse de Doctorat, Université de Puerto Rico.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & HARVEY, P. (Ed.) (1978). Readings in Sociobiology. W.H. Freeman and Company.
- COLIN (1976). Filter feeding and predation of the eggs of Thalassoma sp. by the Scombrid Rastrelliger kanagurta. Copeia, 596-597.

- CONDE, B. & TERVER, D. (1975). Evolution en aquarium de Bodianus luteopunctatus Smith (Labridés). Rev. fr. Aquariol., 4, 123-126.
- CONDE, B. & TERVER, D. (1975). Observations sur l'évolution du patron de coloration d'Anampses chrysocephalus Randall (Labridés). Rev. fr. Aquariol., 2, 34-39.
- DALY, M. (1978). The cost of mating. Amer. Natur., 112, 771-774.
- DAUBY, P. (1979). Etude de quelques aspects des populations zooplanctoniques de la baie de Calvi (Corse). Mémoire de Licence, Université de Liège.
- DAVIES, N.B. & HOUSTON, C.A. (1981). Owners and satellites : the economics of territory defence in the pied wagtail, Motacilla alba. J. anim. Ecol., 50, 157-180.
- DAWKINS, R. & CARLISLE, T.R. (1976). Parental investment mate desertion and fallacy. Nature, 262, 131-133.
- DE BOER, B.A. (1981). Influence of population density on territorial courting and spawning behavior of the male Chromis cyanea (Pomacentridae). Behavior, 77, (1-2), 99-120.
- DIENER, D.R. (1976). Hermaphroditism in fish : A comparative study of the reproductive biology and endocrinology of the California Labridae. 158 p. Ph.D. Thesis, University of California, San Diego.
- DIENER, D.R. (1977). Protogynous hermaphroditism in the labrid Decodon melasma. Copeia, 3, 589-591.
- DIPPER, F.A. (1976). Reproductive biology of Labridae (Pisces). Ph.D. Thesis, University of Liverpool.
- DIPPER, F.A., BRIDGES, C.R. & MENZ, A. (1977). Age growth and feeding in the ballan wrasse Labrus bergylta. J. Fish Biol., 11, (2), 105-120.
- DIPPER, F.A. & PULLIN, R.S.V. (1979). Gonochorism and sex-inversion in British Labridae (Pisces). J. Zool., 187, (1), 97-112.
- DOMINAY, W.J. (1982). Maintenance of female mimicry as a reproductive strategy in Bluegill Sunfish (Lepomis macrochirus). Env. biol. Fish., 6, (1), 59-64.
- DUCHAC, B., HUBER, F., MÜLLER, H.J. & SENN, D. (1981). Mating behavior and cytogenetical aspects of sex-inversion in the fish Coris julis L. (Labridae, Teleostei). Experientia 38, 809-811.
- DUNCAN, P. & VIGNE, N. (1979). The effect of group size in horses on the rate of attacks by blood-sucking flies. Anim. Behav., 27, 623-625.
- EBERSOLE, J.P. (1980). Food density and territory size : an alternative model and a test on the reef fish Eupomacentrus leucostictus. Amer. Natur., 115, (4), 492-509.
- ELLIOT, P.F. (1975). Longevity and the evolution of polygamy. Am. Natur., 109, 281-287.
- EMLEN, S.T., ORING, L.W. (1977). Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Science 197, 215-223.
- EMLEN, S.T. (1982). The evolution of helping I-II. Am. Natur., 119, (1), 29-53.
- FAO Rapport (1981). Consultation technique sur les méthodologies utilisées dans la lecture de l'âge des poissons. FAO Rapport sur les pêches, n° 257.
- FEDDERN, A.H. (1965). The spawning, growth and general behaviour of the bluehead wrasse, Thalassoma bifasciatum (Pisces Labridae). Bull. mar. Sc., 15, (4), 896-941.
- FIEDLER, K. (1962). Die Wirkung von Prolactin auf das Verhalten des lippfisches Crenilabrus ocellatus (Forskäl). Zool. Jb. Physiol., 69, 609-620.
- FIEDLER, K. (1964). Verhaltensstudien an lippfischen der gattung Crenilabrus (Labridae, Perciformes). Z. Tierpsychol. 21, (5), 521-591.

- FIEDLER, K. (1965). Versuche zur Neuroethologie von Lippfischen und Sonnebarschen. Verh. dt. Zool. Ges., 569-580.
- FIEDLER, K. (1966). Degenerationen und Verhaltenseffekte nach Elektrokoagulationen im Gehirn von Fischen (Diplodus, Crenilabrus - Perciformes). Verh. dt. Zool. Ges., 23, 351-366.
- FISHELSON, L. (1970). Protogynous sex reversal in the fish Anthias squamipinnis (Anthiidae) regulated by the presence or absence of the male fish. Nature Lond., 227, 90-91.
- FISHELSON, L. (1977). Sociobiology of feeding behavior of coral fish along the coral reef of the Gulf of Elat Gulf of Aqaba Red Sea. Isr. J. Zool., 26, (1-2), 114-134.
- FISHER, E.A. (1980). The relationship between mating system and simultaneous hermaphroditism in the coral reef fish Hypoplectrus nigricans. Anim. Behav., 28, 620-633.
- FISHER, E.A. (1981). Sexual allocation in a simultaneously hermaphroditic coral reef fish. Am. Natur., 117, 64-82.
- FRASER, J.H. & FIVES, J.M. (1976). Labridae of the eastern North Atlantic. Publ. by ICES, Charlottenlund (Denmark, Sep.76, 7 p.). Fiches identif. Zooplanct. n° 149 (University coll. Galway, Ireland).
- FRICKE, H.W. (1966). Zum Verhalten des Putzerfisches Labroides dimidiatus. Z. Tierpsychol., 23, 1.
- FRICKE, H.W. (1975). Evolution of social systems through site attachment in fish. Z. Tierpsychol., 39, 206-210.
- FRICKE, H.W. (1975). Sozialstruktur und Ökologische Spezialisierung von Verwandten Fischen (Pomacentridae). Z. Tierpsychol., 39, 492-520.
- FRICKE, H.W. (1976). Bericht aus dem Riff. Piper, München, 254 pp.
- FRICKE, H.W. and FRICKE (1977). Monogamy and sex change by aggressive dominance in coral reef fish. Nature Lond., 266, 830-832.
- FRICKE, H.W. (1979). Mating, resource defence and sex change in the anemonefish Amphiprion akallopisos. Z. Tierpsychol., 50, 313-326.
- FRICKE, H.W. (1980). Control of different mating systems in a coral reef fish by one environmental factor. Anim. Behav., 28, 561-569.
- GADGIL, M. (1972). Dimorphism as a consequence of sexual selection. Amer. Natur., 106, 574-580.
- GEOFF, P.J. (1982). The mating system of a temperate labrid fish. Behav. Ecol. Sociobiol., sous presse.
- GERBE, Z. (1864). Observations sur la nidification des Crénilabres. Rev. et Mag. de Zoologie, série 2, 16, 255-258 ; 273-279 ; 337-340.
- GHISELIN, M.T. (1969). The evolution of hermaphroditism among animals. Quart. Rev. Biol., 44, 189-208.
- GITTLEMAN, J.L. (1981). The phylogeny of parental care in fishes. Anim. Behav., 29, 936-941.
- GORBUNOVA, N.N. (1959). Embryonic and larval development of Crenilabrus tinca and Crenilabrus quinque maculatus (Bloch). Trav. St. Biol. Sebastopol, 11, 174-181.
- GREEN, J.M. (1975). Restricted movements and homing of the cunner Tautoglabrus adspersus (Pisces Labridae). Can J. Zool., 53, (10), 1427-1431.
- HALLIDAY (1978). Sexual selection and mate choice. In : J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds.) : Behavioral ecology : an evolutionary approach., pp. 180-213. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- HARRINGTON, R.W. (1971). How ecological and genetic factors interact to determine when self-fertilizing hermaphrodites of Rivulus marmoratus change into functional secondary males, with a reappraisal of the modes of intersexuality among fishes. Copeia, 389-432.

- HECQ, J.H., GASPAR, A. & DAUBY, P. (1981). Caractéristiques écologiques et biologiques de l'écosystème planctonique en baie de Calvi (Corse). Bull. Soc. r. Sc. Lge, 50, (11-12), 440-445.
- HEISER, J.B. (1972). Aspects of the biology of the Bluehead wrasse, Thalassoma bifasciatum. Atoll Res. Bull., 152.
- HELAS, Th. (1981). Les patrons de coloration dans la reproduction des Crénilabres méditerranéens. Mémoire de Licence, Université de Liège.
- HELAS, Th., MICHEL, Ch., LEJEUNE, P. & VOSS, J. (1982). Symphodus (Crenilabrus) tinca. Rev. fr. Aquariol., 9, 37-40.
- HELAS, Th., MICHEL, Ch. & VOSS, J. (1982). Symphodus (Crenilabrus) mediterraneus. Rev. fr. Aquariol., 9, 33-36.
- HELAS, Th., LEJEUNE, P., MICHEL, Ch. & VOSS, J. (1982). Symphodus (Crenilabrus) roissali Risso 1910. Rev. fr. Aquariol., 9, 29-32.
- HEYMER, A. (1972). Ethologische Freiwasserbeobachtungen an Putzsymbiosen im Mittelmeer. Rev. comp. Animal., 6, 17-24.
- HILDDEN, N.O. (1978). An age-length key for Ctenolabrus rupestris (L) in Swedish waters. J. Cons. int. Explor. Mer., 38, (2), 270-271.
- HILDDEN, N.O. (1978). On the feeding of the Goldsinny, Ctenolabrus rupestris L. (Pisces, Labridae). Ophelia, 17, (2), 195-198.
- HILDDEN, N.O. (1981). Territoriality and reproductive behaviour in the Goldsinny, Ctenolabrus rupestris L. Behav. Proc., 6, 207-221.
- HIXON, M.A. (1980). Food production and competitor density as a determinant of feeding territory size. Amer. Natur., 115, (4), 510-530.
- HOFFMAN, S. (1983). Sex related foraging behavior in sequentially hermaphroditic hogfishes (Bodianus spp.). Ecology, 164, (4), 798-808.
- HOLZBERG (1973). Beobachtungen zur Ökologie und zum Sozialverhalten des Korallenbarsches Dascyllus marginatus Ruppel. Z. Tierpsychol. 33, 493-513.
- HOUGLAND, J.L. (1981). Sex ratio and local resource competition. Amer. Natur., 117, 796-797.
- HOWARD, R.D. (1978). The evolution of mating strategies in bullfrogs, Rana catespiana. Evolution, 32, 850-871.
- ITZKOWITZ, M. (1979). The feeding strategies of a facultative cleaner-fish Thalassoma bifasciatum (Pisces Labridae). J. Zool., 187, (3), 403-414.
- JOHANNES, R.E. (1978). Reproductive strategies of coastal marine fishes in the Tropics. Env. biol. Fish., 3, (1), 65-84.
- JONE, D.A., KNIGHT, J., MOYSE, E.W., BADDAGE, D.A. & STEBBING (1968). Some biological problems in the Aegean under water. Ass. Resp., 73-78.
- JONES, R. & HALL, W.B. (1974). Some observations on the population dynamics of the larval stage in the common gadoids. Dans : J.S. Blaxter (Ed.) : The Early life History of fish. Springer Verlag, New York.
- JONES, G.P. & THOMPSON, S.M. (1980). Social inhibition of maturation in female of the temperate wrasse Pseudolabrus celidotus and a comparison with the blennioid Tripterygion varium. Mar. Biol., 59, 247-256.
- KALININA, E.M. (1963). Growth and feeding of Crenilabrus and Symphodus. TrecoLy Sevastopol biol. Sta., 16, 323-326.
- KEENLEYSIDE, M.H. (1972). The behavior of Abudefduf zonatus (Pisces : Pomacentridae) at heron Island, Great Barrier Reef. Anim. Behav., 20, 763-775.

- KEENLEYSIDE, M.H. (1978). Parental care behavior in fishes and birds. Dans : E.S. Reese et F.J. Lighter (Eds) : Contrast in Behavior. Wiley and Sons, New York.
- KEENLEYSIDE, M.H. (1979). Diversity and adaptation in fish behaviour. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- KEENLEYSIDE, M.H. (1981). Parental care pattern in fishes. Amer. Natur., 117, 1019-1022.
- KEENLEYSIDE, M.H. (1983). Mate desertion in relation to adult sex ratio in the biparental cichlid fish Herotilapia multispinosa. Anim. Behav., 31, 683-688.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (1978). Behavioral ecology : an evolutionary approach. Sinauer Associates, Inc.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (1981). An introduction to behavioural ecology. Sinauer Associates, Inc.
- LACK, D. (1968). Ecological adaptation for breeding in bird. Methuen, London.
- LAHAYE, J. (1960). Contribution à l'étude des Crénilabres méditerranéens du genre Symphodus (fam. Labridae). Vie et Milieu, II, (4), 546-593.
- LE BOEUF, B.J. (1974). Male-male competition and reproductive success in elephant seals. Amer. Zool., 14, 163-176.
- LEIGH, E.G. Jr, CHARNOV, E.L. & WARNER, R.R. (1976). Sex ratio, sex change, and naturel selection. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 73, (10), 3656-3660.
- LEIS, J.M. & MILLER, J.M. (1976). Offshore distributional patterns of Hawaiian fish larvae. Mar. Biol., 36, 359-367.
- LEIS, J.M. (1982). Nearshore distributional gradients of larval fish (15 TAXA) and planctonic crustacean (6 TAXA) in Hawaiï Mar. Biol., 72, 80-97.
- LEJEUNE, P. (1978). Etude in situ des comportements du Symphodus (Crenilabrus melanocercus (Risso 1810). Mémoire de Licence, Université de Liège.
- LEJEUNE, P. & VOSS, J. (1979). Symphodus (Symphodus) rostratus (Bloch 1797). Rev. fr. Aquariol., 3, 55-56 et 6, 29.
- LEJEUNE, P. & VOSS, J. (1979). Symphodus (Crenilabrus) melanocercus (Risso 1810). Rev. fr. Aquariol., 6, 30-32.
- LEJEUNE, P. & VOSS, J. (1980). Symphodus (Crenilabrus) cinereus (Bonaterre 1788). Rev. fr. Aquariol., 7, 29-32.
- LEJEUNE, P., BOVEROUX, J.M. & VOSS, J. (1980). Observation du comportement reproducteur de Serranus scriba L., poisson hermaphrodite synchrone. Cybiurn, 10, 72-80.
- LEJEUNE, P. & VOSS, J. (1982). Symphodus (Crenilabrus) dodderleini Jordan 1881. Rev. fr. Aquariol., 9, 25-26.
- LEJEUNE, P. & BAY, D. (1983). Intraspecific variations of mating system in labrid fishes (Genus Thalassoma and Coris). Communication au Coral Reef Symposium, Antibes, Décembre 1983. Abstract sous presse.
- LENINGTON, S. (1980). Female choice and polygyny in redwinged black-birds. Anim. Behav., 28, 347-361.
- LIMBAUGH, C. (1961). Cleaning symbiosis. Scient. Amer., 205, 42-49.
- LOBEL, P.S. (1978). Diel, lunar, and seasonal periodicity in the reproductive behaviour of the Pamacenthid fish, Centropyge potteri, and some other reef fishes in Hawaiï. Pac. Sci., 32, (2), 193-207.
- LOBEL, P.S. & JOHANNES, R.E. (1980). Nesting, eggs and larvae of trigger fishes (Balistidae). Env. biol. Fish, 5, (3), 251-252.
- LODI, E. (1967). Sex reversal of Cobitus taenia L. Experientia, 23, 446-447.

- LOISELLE, P.V. (1978). Prevalence of male brood care in teleosts. Nature, 275, 98.
- LOISELLE, P.V. & BARLOW, G.W. (1978). Do fishes lek like birds? In : E.S. Reese & F.J. Lighter (Eds) : Contrast in Behavior., pp.31-76. Wiley and Sons, New York.
- LÖNNBERG, E. & GUSTAFSON, G. (1937). Contribution to the life history of the striped wrasse, Labrus ossifagus L. Arkiv. för Zoologi, first serie, 29, (7), 1-6.
- LOSEY, G.S.Jr (1971). Communication between fishes in cleaning symbiosis. Aspect of the biology of Symbiosis. Proceedings of a Symposium in Boston, Massachusetts, 28-29 December 1969, pp. 45-76. Baltimore University Park Press.
- LOSEY, G.S.Jr (1972). The ecological importance of cleaning symbiosis. Copeia, 4, 820-833.
- LYTHGOE, G. & J. (1971). Fishes of the sea : the coastal waters of the British Isles, Northern Europe and Mediterranean. Ed. Bland Ford.
- MATTHEWS, J. & BELL, J.P. (1979). A simple method for tagging fish underwater. Calif. Fish and Game, 65, (2), 113-117.
- MAXSON, J.S. & ORING, L.W. (1980). Breeding season time and energy budgets of the polyandrous spotted sandpiper. Behaviour, 74, 200-263.
- MAYNARD SMITH, J. (1977). Parental investment : a prospective analysis. Anim. Behav., 25, 1-9.
- MEHL, J.A.P. & REINBOTH, R. (1975). The possible significance of sex chromatin for the determination of genetic sex in ambisexual teleost fishes. Dans : "Intersexuality in the animal kingdom", pp. 243-248, Heidelberg, Springer-Verlag.
- MEYER, K.A. (1977). Reproductive behavior and patterns of sexuality in the Japanese labrid fish Thalassoma cupido. Jap. J. Ichthyol., 24, (2), 101-112.
- MICHEL, Ch. (1981). Observation in situ du comportement social chez Symphodus cinereus. Mémoire de Licence, Université de Liège.
- MICHEL, Ch. & VOSS, J. (1982). Observation en baie de Calvi du comportement social chez Symphodus (Crenilabrus) cinereus (Bonnaterre 1788). Cah. Ethol. appl., 2, (1), 17-35.
- MICHEL, Ch., HELAS, Th. & VOSS, J. (1982). Le polymorphisme chez les Crénilabres méditerranéens du genre Symphodus. Rev. fr. Aquariol., 9, 23-24.
- MICHEL, Ch., HELAS, Th., DALIMIER, N. & VOSS, J. (1983). Identification individuelle des poissons en milieu naturel sans recours au marquage. Ann. Inst. Océanogr., 59, (1), 57-64.
- MINA MI & TAMAKI (1980). Offshore and nearshore distributional patterns of fish larvae along SAN-IN coast, Sea of Japan. Jap. J. Ichthyol., 27, 156-164.
- MOOSLEITNER, V.H. (1970). Putzerfische aus dem Mittelmeer. D.A.T.Z., 177-179.
- MOYER, J.T. (1974). Notes on the reproductive behavior of the wrasse Thalassoma cupido. Jap. J. Ichthyol., 21, (1), 34-36.
- MOYER, J.T. & SHEPARU, J.W. (1975). Notes on the spawning behavior of the wrasse Cirrhilabrus temminckii. Jap. J. Ichthyol., 22, (1), 40-42.
- MOYER, J.T. & BELL, L.J. (1976). Reproductive behavior of the anemonefish Amphiprion clarkii at Miyake-jima, Japan. Jap. J. Ichthyol., 23, 23-32.
- MOYER, J.T. & NAKAZONO, A. (1978). Protandrous hermaphroditism in six species of anemonefish genus Amphiprion in Japan. Jap. J. Ichthyol., 25, 101-106.

- MOYER, J.T. & NAKAZONO, A. (1978). Population structure, reproductive behavior and protogynous hermaphroditism in the angelfish Centropyge interruptus at Miyake-jima, Japan. Jap. J. Ichthyol., 23, 23-32.
- MYRBERG, A.A. & THRESHER, R.E. (1974). Interspecific aggression and its relevance to the concept of territoriality in reef fishes. Amer. Zool., 14, 81-96.
- NAKAZONO, A. & TSUKAHARA, H. (1974). Underwater observation on the spawning behavior of the wrasse Duymacria flagellifera (env. et val.). Rept. Fish. Res. Lab. Kyushu Univ., 2, 1-11.
- NIKOLSKI (1963). The ecology of fishes. Academic Press, London.
- NIVAL, S. (1965). Contribution à l'étude biologique de Symphodus ros-tratus (Pisces : Labridae) en rade de Villefranche-sur-mer. Vie et Milieu, 17, (3) A, 1274-1315.
- OGDEN, J.C. & BUCKMAN, N.S. (1973). Movements, foraging groups, and diurnal migrations of the striped Parrotfish, Scarus croicensis Bloch (Scaridae). Ecology, 54, 589-596.
- OGDEN, J.C. (1974). Cleaning preferences of the gobies Gobiosoma evelynae and G. prochilos and the juvenile wrasse Thalassoma bifasciatum. Copeia, 2, 375-379.
- OHNO, S. (1967). Sex chromosomes and sex-linked genes. Heidelberg, Springer-Verlag.
- OKADA, K, H. (1962). Sex reversal in the Japanese wrasse, Halichoeres poecilopterus. Proc. Jap. Acad., 38, 508-513.
- OLIVIER, M. & MASSUTI, M. (1952). El Rañ, Xyrichtys novacula (Fam. Labridae). Notas Biológicas y Biométricas. Bol. USST Esp. Oceanogr. Madrid, 48, 1-14.
- OLLA, B.L., BEJDA, A.J. & MARTIN, A.D. (1975). Activity movement and feeding behavior of the cunner, Tautogolabrus adpersus and a comparison of food habit with young tautog, Tautoga onitis. N. Y. Fish. Bull., U.S., 73, (4), 895-900.
- OLLA, B.L. & SAMET, C. (1977). Courtship and spawning behavior of the tautog Tautoga onitis pisces labridae under laboratory conditions. U. S. Natl. Mar. Fish. Serv. Fish Bull., 75, (3), 585-600.
- OLLA, B.L., STUDHOLME, A.L., BEJDA, A.J. & SAMET, C. (1980). Role of temperature in triggering migratory behavior of the adult tautog Tautoga onitis under laboratory conditions. Mar. Biol., 59, 23-30.
- OLLA, B.L., SAMET, C. & STUDHOLME, A.L. (1981). Correlates between number of mates, shelter availability and reproductive behavior in the tautog, Tautoga onitis. Mar. Biol., sous presse.
- ORIAN, G.H. (1969). On the evolution of mating system in birds and mammals. Amer. Natur., 103, 589-603.
- PARKER, G.A. (1974). Courtship persistence and female-guarding as male time investment strategies. Behavior, 48, 157-183.
- PEDRO, R. (1982). Daily growth increments in the sagitta of Sardina pilchardus (Walbaum) larvae (Pisces : Clupeidae). Abstracts of the fourth Congress of European Ichthyologists, p. 248.
- PERRONE, M. & ZARET, T.M. (1979). Parental care patterns of fishes. Amer. Natur., 113, 351-361.
- PETERS, H.M. (1968). Über Eireifung und ovulation bei Crenilabrus (Labridae, Teleostei). Zool. Anz., 181, 371-378.
- POLICANSKY, D. (1982). Sex change in plants and animals. Ann. Rev. Ecol. Syst., sous presse.
- POTTLE, R.A. & GREEN, J.M. (1979). Territorial behavior of the North temperature Labrid Tautogolabrus adpersus. Can. J. Zool., 57, (12), 2337-2347.

- POTTLE, R.A. & GREEN, J.M. (1979). Field observations on the reproductive behavior of the cunner, Tautoglabrus adspersus (Walbaum) in Newfoundland. Can. J. Zool., 57, 247-256.
- POTTS, G.W. (1968). The ethology of Crenilabrus melanocercus, with notes on cleaning symbiosis. J. mar. biol. Ass. U.K., 48, 279-293.
- POTTS, G.W. (1973). The ethology of Labroides dimidiatus (Cuv. et Val.) (Labridae, Pisces) on Aldabra. Anim. Behav., 21, 250-291.
- POTTS, G.W. (1973). Cleaning symbiosis among British fish with special reference to Crenilabrus melops (Labridae). J. mar. biol. Ass. U.K., 53, 1-10.
- POTTS, G.W. (1974). The coloration and its behavioral significance in the corkwing wrasse Crenilabrus melops. J. mar. biol. Ass. U.K., 54, (4), 925-938.
- PRAS, A. (1964). Remarques sur les formes françaises du genre Coris. Bull. Mus. nat. Hist. Natur., 2, 444-449.
- QUIGNARD, J.P. (1962). La reproduction chez les Labridés. Le nid, l'œuf et la larve de Symphodus cinereus (Bonn.). Naturalia Monspeliensia, sér. Zoo., IV, 51-59.
- QUIGNARD, J.P. (1965). Les Labridés des Côtes de Bretagne. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 29, (3), 250-254.
- QUIGNARD, J.P. (1966). Recherches sur les Labridae (Poissons téléostéens perciformes) des côtes européennes - Systématique et Biologie. Naturalia Monspeliensia, ser. Zoo., V, 7-247.
- QUIGNARD, J.P. (1967). L'œuf et la larve du Labridé Symphodus (Crenilabrus) melops (Linné, 1758). Influence de différents facteurs physicochimiques sur la durée du développement embryonnaire. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 31, (4), 355-358.
- QUIGNARD, J.P. (1967). Le nid, l'œuf et la larve du Labridé Symphodus (Crenilabrus) mediterraneus (Linné, 1758). Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 31, (4), 360-362.
- QUIGNARD, J.P. (1968). Rapport entre la présence d'une "gibbosité frontale" chez les Labridae (Poissons, Téléostéens) et le parasite Lepaphilus labrei Hesse, 1866 (Copépode Philichthyidae). Ann. Parasit. Hum. Comp. Extrait, XLIII, (1), 51-57.
- QUIGNARD, J.P. (1968). Nouvelles données sur le problème racial chez Symphodus (Crenilabrus) cinereus (Bonn. 1788). Fécondation artificielle et élevage expérimental de ce Labridae. Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., 2ème série, 40, (2), 265-274.
- QUIGNARD, J.P. (1971). L'œuf et la larve du Labridae Symphodus (Crenilabrus) dodderleini D.S. Jordan 1891. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 35, (1), 77-78.
- RADAKOV, D.V., MOCHECK, A.D., SBIKIN YU, N. & SIL'VA LI A.S. (1979). Interrelationship of group behavior in fish to their other biological features. Vopr. Ikhtiol., 19, (2), 376-379.
- RANDALL, J.E. (1962). Fish Service Stations. Sea Frontiers, 8, 40-47.
- RANDALL, J.E. (1963). Methods of collecting small fishes. Underw. Nat., 1, (2), 6-11 et 32-36.
- RANDALL, J.E. & RANDALL, H.E. (1963). The spawning and early development of the Atlantic parrotfish, Sparisoma rubripinne, with notes on other Scarid and Labrid fishes. Zool. N.Y., 48, 49-60.
- RANDALL, J.E. & HELFMAN, G. (1972). Diproctacanthus xanthurus, a cleaner wrasse from the Palau Islands, with note on other cleaning fishes. Trop. Fish Hobbyist, 20, (11), 87-95.
- REESE, E.S. (1975). A comparative field study of the social behavior and related ecology of reef fishes of the family Chaetodontidae. Z. Tierpsychol., 37, 37-61.

- REESE, E.S. & LIGHTER, J.F. (1978). Contrast in behavior. Wiley and Sons, New York.
- REINBOTH, R. (1954). Eine Methode zur Markierung von Aquarienfischen. Zool. Anz., 153, 190-194.
- REINBOTH, R. (1957). Sur la sexualité du Téléostéen Coris julis (L.). C.R. hebdomadaire des Séances Acad. Sc. Paris, 245, 1662-1665.
- REINBOTH, R. (1962). Morphologische und Funktionelle zweigeschlechtlichkeit bei Marinen Teleostiern (Serranidae, Sparidae, Centracanthidae, Labridae). Zool. Jb. (Physiol.), 69, 405-480.
- REINBOTH, R. (1963). Experimentell Induzierter Geschlechtswechsel bei Fischen. Zool. Anz., Suppl. 27, 67-73.
- REINBOTH, R. (1967). Biandric Teleost Species. Gen. Comp. Endocrinol., Abstracts, 9, (3), 146.
- REINBOTH, R. (1968). Protogynie bei Papageifischen (Scaridae). Z. Naturforsch., 23b, (6), 852-855.
- REINBOTH, R. (1970). Intersexuality in fishes. Mem. Soc. Endocr., 18, 515-543.
- REINBOTH, R. (1972). Some remarks on secondary characters, sex and sexual behavior in Teleosts. Gen. Comp. Endocrinol., Suppl. 3, 565-570.
- REINBOTH, R. (1973). Dualistic reproductive behavior in the protogynous wrasse Thalassoma bifasciatum and some observations on its day-night changeover. Helgoländer Wiss. Meeresunters., 24, 174-191.
- REINBOTH, R. (Ed.) (1975). Intersexuality in the animal kingdom. Heidelberg, Springer-Verlag.
- REINBOTH, R. (1975). Spontaneous and hormone-induced sex-inversion in wrasses (Labridae). Pubbl. Staz. Zool. Napoli, Suppl. 39, 550-573.
- REMACLE, C. (1970). Contribution à l'étude de la sexualité chez certains Labridae et Sparidae (Téléost. percif.). Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg., 46, 35.
- RIDLEY, M. (1978). Paternal care. Anim. Behav., 26, 904-932.
- ROBBEN, J. (1982). Problems with ageing fish from Lake Kivu, a tropical lake. Abstracts of the fourth Congress of European Ichthyologists, 259.
- ROBERTSON, D.R. (1972). Social control of sex reversal in a coral-reef fish. Science, 177, 1007-1009.
- ROBERTSON, D.R. (1973). Sex change under the waves. New Scientist., 58, 538-540.
- ROBERTSON, D.R. (1974). A study of the ethology and reproductive biology of the labrid fish, Labroides dimidiatus, at Heron Island, Great Barrier Reef. Doctoral dissertation, 295 pp., University of Queensland.
- ROBERTSON, D.R. & CHOAT, J.H. (1974). Protogynous hermaphroditism and social systems in labrid fish. Proc. 2d int. Coral Reef Symp. Great Barrier Reef Committee, Brisbane, October 1974.
- ROBERTSON, D.R. & HOFFMAN, S.G. (1977). The role of female mate choice and predation in the mating systems of some tropical labroid fishes. Z. Tierpsychol., 45, 298-320.
- ROBERTSON, D.R. (1978). Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean. II: the parrotfishes (Scaridae). Smithsonian Contributions to Zoology, 255, 26 pages.
- ROBERTSON, D.R. & SHELDON, J.M. (1979). Competitive interactions and the availability of sleeping sites for a diurnal coral reef fish. J. exp. mar. Biol. Ecol., 40, (3), 285-298.
- ROBERTSON, D.R. (1981). The social and mating system of two labrid fishes, Halichoeres maculipinna and H. garnoti, off the Caribbean coast of Panama. Mar. Biol., 64, 327-340.

- ROBERTSON, D.R. & JUSTINNE, G. (1982). Protogynous hermaphroditism and gonochorism in four Caribbean reef gobies. Env. Biol. Fish., 7, (2), 137-142.
- ROBERTSON, D.R. (1983). On the spawning behavior and spawning cycles of eight surgeon fishes (Acanthuridae) from the Indo-Pacific. Env. Biol. Fish., 9, (3/4), 193-223.
- ROEDE, M.J. (1966). Notes on the labrid fish Coris julis L. (1758) with emphasis on dichromatism and sex. Vie et Milieu, 17, (3), A, 1317-1333.
- ROEDE, M.J. (1972). Color as related to size, sex and behaviour in seven Caribbean labrid fish species (Genera Thalassoma, Halichoeres, Hemipterinos). Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean Islands, 138, 1-264.
- ROEDE, M.J. (1975). Reversal of sex in several labrid species. Publicazioni della Stazione zoologica di Napoli, 39 (Suppl.), 595-617.
- ROSS, R.M. (1978). Reproductive behavior of the anemonefish Amphiprion melanopus on Guam. Copeia, 103-107.
- ROSS, R.M. (1982). Experimental evidence for stimulations and inhibition of sex change in the Hawaiian reef fish Thalassoma duperrey. Proc. int. Coral Reef Symp., 4th, Manilla, Philippines.
- ROSS, R.M. (1983). Annual, semilunar and diel reproductive rhythms in the Hawaiian Labrid Thalassoma duperrey. Mar. Biol., 72, 311-318.
- ROSS, M.R. (1983). The frequency of nest construction and satellite male behavior in the fallfish minnow. Env. Biol. Fish., 9, (1), 65-70.
- RUSSEL, F.S. (1976). The eggs and planktonic stages of british marine fishes. Academic Press.
- RUWET, J.C. (1969). L'éthologie : biologie du comportement. DESSART & MARDAGA, Bruxelles et Liège.
- SARGENT, R.C. & CRAIG, R. (1982). Territory quality, male quality, courtship intrusion, and female nest choice in the threespine stickleback, Gasterosteus aculeatus. Anim. Behav., 30, 364-374.
- SENN, D.G. (1979). Zur Biologie des Putzerfishes Crenilabrus melanocercus (Risso). Senckenbergiana maritima, 11, (1-2), 23-38.
- SCHUIJF, A., BARETTA, J.W. & WILDSCHUT, J.T. (1972). A field investigation on the discrimination of sound direction in Labrus berggylta Pisces Perciformes. Neth. J. Zool., 22, (1); 81-104.
- SCHRECK, C.B. (1974). Control of sex in fishes. Sea Grant, Extension division Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia.
- SELANDER, R.K. (1965). On mating systems and sexual selection. Amer. Natur., 99, 129-141.
- SERRA, J.A. & ALBUQUERQUE, R.M. (1957). On species differences in Crenilabrus (Pisces, Perciformes). Rev. Portug. Zool., 1, 1-27.
- SHINE, R. (1978). Propagule size and parental care : the "safe harbor" hypothesis. J. theoret. Biol., 75, 417-424.
- SHAPIRO, D.Y. (1979). Social behavior, group structure and the control of sex reversal in hermaphroditic fish. Adv. Study behav., 10, 43-102.
- SHAPIRO, D.Y. (1981). Intragroup behavioral change and the initiation of sex reversal in a Coral reef fish in the laboratory. Anim. Behav., 29, (4), 1199.
- SHAPIRO, D.Y. (1981). Behavioral change of protogynous sex reversal in a coral reef fish in the laboratory. Anim. Behav., 29, (4), 1185.

- SHAPIRO, D.V. & BOULON, R.H. (1982). The influence of females on the initiation of female-to-male sex change in coral reef fish. Horm. Behav., 16, 66-75.
- SJOLANDER, S., LARSON, H.O. & ENGSTROM, J. (1972). On the reproductive behaviour of two labrid fishes, the Ballan wrasse (Labrus berggylta) and Jago's Goldsinny (Ctenolabrus rupestris). Rev. comp. anim., 6, 43-51.
- SLOBIDKIN, L.B. & FISHELSON, L. (1974). The effect of the cleaner-fish Labroides dimidiatus on the point diversity of fishes on the reef front at Eilat. Amer. Natur., 108, 369-376.
- SMITH, C.L. (1967). Contribution to a theory of hermaphroditism. J. theoret. Biol., 17, 76-90.
- SMITH, C.L. (1975). The evolution of hermaphroditism in fishes. Dans : "Intersexuality in the animal kingdom", R. Reinboth (Ed.), Springer-Verlag.
- SMITH, C.L. (1980). The evolution of sex. J.M. Smith Press.
- SMITH, J.L.B. (1957). The Labrid Fishes of the Subgenus Julis Cuvier, 1814, from South and East Africa. Ichthyol. Bull., 8, 117-120.
- SMITH, J.L.B. (1957). List of the fishes of the family Labridae in the Western Indian Ocean. Ichthyol. Bull., 7, 99-114.
- SOLJAN, T. (1930). Brutpflege durch Nestbau bei Crenilabrus quinque-maculatus Risso, einem adriatischenlippfisch. Z. Morph. Ökol. Tiere, 20, 132-135.
- SOLJAN, T. (1930). Die Fortpflanzung und das Wachstum von Crenilabrus ocellatus Forsk. einem lippfisch des Mittelmeeres. Z. Wiss. Zool., 137, 150-174.
- SOLJAN, T. (1930). Nestbau eines adriatischen lippfisches (Crenilabrus ocellatus Forsk.). Z. Morph. Ökol. Tiere, 17, 145-153.
- SORDI, M. (1962). Ermafroditismo proteroginico in Labrus turdus L. e in L. merula L. Monitore zool. ital., 69, 69-89.
- SORDI, M. (1964). Ermafroditismo proteroginico in Labrus bimaculatus L. Monitore zool. ital., 72, 21-30.
- SORDI, M. (1967). Ermafroditismo proteroginico in Xyrichthys novacula L. Arch. zool. ital., 52, 305-308.
- SPARTA, A. (1930). Contributo alla conoscenza di uova e larve nei labridi. I. Uova e larve di Crenilabrus quinque-maculatus Risso. Cons. Naz. R. Com. Talassogr. Ital. Mem. Venezia, 176, 3-8.
- SPARTA, A. (1931). Contributo alla conoscenza di uova e larve nei labridi. II. Uova e larve di Crenilabrus ocellatus Cons. Naz. R. Com. Talassogr. Ital. Mem., Venezia, 182, 3-6.
- SPARTA, A. (1932). Uova e larve di Crenilabrus massa Risso. Ottenute da fecondazione artificiale. Cons. Naz. R. Com. Talassogr. Ital. Mem., Venezia, 191, 3-11.
- SPARTA, A. (1933). Uova e larve di Julis giofredi Risso e Julis pavo ottenute da fecondazione artificiale e stadi postembryonali raccolti nel plancton. Cons. Naz. R. Com. Talassogr. Ital. Mem., Venezia, 203, 3-16.
- SPARTA, A. (1936). Uova e Larve di Xyrichthys novacula Cuvier. Cons. Naz. R. Com. Talassogr. Ital. Mem., 238, 3-5.
- SPARTA, A. (1936). Uova e larve di Crenilabrus pavo Cuvier, ottenute da fecondazione artificiale. Cons. Naz. R. Com. Talassogr. Ital. Mem., Venezia, 234, 3-8.
- SPARTA, A. (1939). Uova e larve di Coriscus rostratus Cuvier ottenute per fecondazione artificiale. Cons. Naz. R. Com. Talassogr. Ital. Mem., Venezia, 260, 3-4.
- SPARTA, A. (1947). Uova e larve di Crenilabrus coeruleus Risso ottenute da fecondazione artificiale. Arch. Ocean. Limnol. Roma, Anno IV, fasc. 1-3, 71-76.

- STEFANI, R. (1954-55). Osservazioni sulli organizzazione della gonade dei Labridi. Atti inst. Veneto Sci. Lett., arti, CXIII, 211-214.
- SWEATMAN, H.P.A. (1983). Influence of conspecific on choice of settlement sites by larval of two pomacentrid fishes (Dascyllus aruanus and D. reticulatus) on coral reefs. Mar. Biol., 75, 225-229.
- TABER (1964). Intersexuality in birds. Dans : C.N. Armstrong & A.J. Marshall (Eds) : Intersexuality in vertebrate including man. Academic Press, New York, 285-310.
- TABORSKY, M. & LIMBERGER, D. (1981). Helpers in fish. Behav. Ecol. Sociobiol., sous presse.
- TERRY, H.A. (1951). Le comportement nidificateur chez le labridae Crenilabrus quinquemaculatus Bloch, observé dans la nature. Vie et Milieu, 2, (2), 225-236.
- THOMOPOULOS (1954). Sur quelques oeufs planctoniques de Téléostéen de la baie de Villefranche. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 79, 112-120.
- THRESHER, R.E. (1977). Caribbean wrasses. Mar. Aquarist, 8, (2), 18-29.
- THRESHER, R.E. & GRONELL, A.M. (1978). Sub cutaneous tagging of small reef fishes. Copeia, 2, 352-353.
- THRESHER, R.E. (1979). Social behavior and ecology of 2 sympatric wrasses labridae Halichoeres spp. off the coast of Florida, USA. Mar. Biol., 53, (2), 161-172.
- THRESHER, R.E. (1982). Courtship and spawning in the Emperor Angelfish Pomacanthus imperator with comments on reproduction by other Pomacanthid fishes. Mar. Biol., 70, (2).
- THRESHER, R. & MOYER, J. (1983). Male success, courtship complexity and patterns of sexual selection in three congeneric species of sexually monochromatic and dichromatic damselfishes. Anim. Behav., 31, (1), 113.
- TOMLISON, J. (1966). The advantage of hermaphroditism and parthenogenesis. J. theoret. Biol., 11, 54-58.
- TRIBBLE, G.W. (1982). Social organization, patterns of sexuality, and behavior of the wrasse Coris dorsomaculata at Miyake-jima, Japan. Env. Biol. Fish., 7, (1), 29-38.
- TRIVERS, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In : B. Campbell (Ed.) : Sexual selection and the descent of man. 1871-1971, Aldine, Chicago, 136-179.
- VAN HASSELT, M.J.F.M. (1979). A kinematic model for the jaw movements in some Labridae pisces perciformes. Neth. J. Zool., 28, (3-4), 545-558.
- VAN RHIJN, J.C. (1973). Behavioural dimorphism in male ruffs Philomachus pugnax L. Behaviour, 47, 153-229.
- VERNER, J. & WILLSON, M.F. (1966). The influence of habitat on mating systems of North American passerine birds. Ecology, 47, 143-147.
- VERNER, J. & WILLSON, M.F. (1969). Mating systems, sexual dimorphism and the role of male North American passerine birds in the nesting cycle. Ornithol. Monogr., 9, 1-72.
- VIVIEN, M.L. (1973). Ichtyofaune des herbiers de phanérogames marines du grand récif de Tulear (Madagascar). 1. Les peuplements et leur distribution écologique. Tethys, 5, 425-436.
- VIVIEN, M.L. (1973). Régime et comportements alimentaires de quelques poissons des récifs coralliens de Tulear (Madagascar). Terre et Vie, Revue Ecol. appliq., 27, 551-577.
- VIVIEN, M.L. (1973). Contribution à la connaissance de l'éthologie alimentaire de l'Icht faune du platier interne des récifs coralliens de Tulear (Madagascar). Tethys, suppl. 5, 221-308.

- VIVIEN, M.L. (1975). Présentation d'une méthode d'évaluation "in situ" de la faune ichtyologique. Trav. Sci. Parc nat. Port-Cros, 1, 47-52.
- VOSS, J. (1972). Les comportements de nettoyage-déparasitage et leur imitation chez les poissons. Les Naturalistes belges, 53, (2); 79-86.
- VOSS, J. (1974). A propos de quelques poissons de la Méditerranée : Coris julis, Thalassoma pavo. Rev. fr. Aquariol., 3, 77-80.
- VOSS, J. (1975). A propos de quelques poissons de la Méditerranée : Labrus bimaculatus, Labrus viridis, Ctenolabrus rupestris. Rev. fr. Aquariol., 4, 131-135.
- VOSS, J. (1975). A propos de quelques poissons de la Méditerranée : Xyrichtys novacula, Labrus merula, L. bergylta, L. bimaculatus, L. viridis, Ctenolabrus rupestris. Rev. fr. Aquariol., 1, 17-20 ; 131-135.
- VOSS, J. (1976). A propos de quelques poissons de la Méditerranée : Symphodus (Cr.) melops, Symphodus (Cr.) ocellatus. Rev. fr. Aquariol., 3, 93-98.
- VOSS, J. (1981). L'étude du comportement des poissons : complémentarité de la recherche en aquarium et en plongée sous-marine. Vie marine, 3, 103-112.
- VUKOVIC, T. (1958). Nestbau von Crenilabrus cinereus L. in der Adria. Am. Inst. biol. Sarajevo, 11, (1-2), 121-130.
- WADE, M.J. & ARNOLD, S.J. (1980). The intensity of sexual selection in relation to male sexual behavior, female choice and sperm precedence. Anim. Behav., 28, 446-461.
- WAHLERT, G. & H. (1961). Le comportement de nettoyage de Crenilabrus melanocercus (Labridae, Pisces) en Méditerranée. Vie et Milieu, 12, (I), 1-9.
- WARE, D.M. (1975). Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. J. Fish. Res. Bd Canada, 32, 2503-2512.
- WARNER, R.R., ROBERTSON, D.R. & LEIGH, E.G. (1975). Sex change and sexual selection. Science, 190, 633-638.
- WARNER, R.R. (1975). The adaptive significance of sequential hermaphroditism in animal. Amer. Natur., 106, 61-82.
- WARNER, R.R. (1975). The reproductive biology of the protogynous hermaphrodite Pimelometopon pulchrum (Pisces Labridae). Fish. Bull., 73, 262-283.
- WARNER, R.R. (1977). Sexual-asexual evolutionary equilibrium. Amer. Natur., 960-962.
- WARNER, R.R. (1977). Comparative life histories : growth v.s. reproduction in normal males and sex-changing hermaphrodites in the striped Parrotfish, Scarus croicensis. Proc. Third int. Symp. on reefs, 1 (Biology), 275-282.
- WARNER, R.R. (1978). Patterns of sex and coloration in the Galapagos wrasses, Bodianus eclancheri and Pimelometopon darwini. Noticias de Galapagos, 27, 16-18.
- WARNER, R.R. & ROBERTSON, D.R. (1978). Sexual patterns in the Labroid fishes of the Western Caribbean. I. The Wrasses (Labridae). Smithsonian Contribution to Zoology, 254, 26 pages.
- WARNER, R.R. (1978). The evolution of hermaphroditism and unisexuality in aquatic and terrestrial vertebrate. Dans : E. Reese & F. Ligter (Eds) : Contrasts in Behaviour. Wiley Interscience, N.Y.
- WARNER, R.R. (1980). The coevolution of behavioral and life history characteristics. In G.W. Barlow & J. SILVERBERG (Eds) : Sociobiology : Beyond nature-Nurtures ? Westview Press, Boulder, 151-188.

- WARNER, R.R. & HOFFMAN, S.G. (1980). Local population size as a determinant of mating system and sexual composition in two tropical marine fishes (Thalassoma spp.). Evolution, 34, (3), 508-518.
- WARNER, R.R. & HOFFMAN, S.G. (1980). Population density and the economics of territorial defence in a coral reef fish. Ecology, 61, 772-780.
- WARNER, R.R. (1982). Mating systems, sex change, and sexual demography in the rainbow wrasse, Thalassoma lucasanum. Copeia, 3, 653-661.
- WARNER, R.R. (1982). Recent developments in the ecology of tropical marine fishes. Abstracts of the fourth Congress of European Ichthyologists, 330.
- WERREN, J.H., GROSS, M.R. & SHINE, R. (1980). Paternity and the evolution of male parental care. J. theor. Biol., 82, 619-631.
- WICKLER, W. (1967). Specialization of organs having a signal function in some marine fishes. Stud. Trop. Oceanogr., 5, 539-548.
- WILLIAMS, G.C. (1966). Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- WILLSON, M. & PIANKA, E. (1963). Sexual selection, sex ratio and mating system. Amer. Natur., 97, 405-406.
- WILSON, E.O. (1975). Sociobiology. Harvard University Press, 697 pp.
- WILSON, D.P. (1958). Notes from the Plymouth Aquarium: the sexual display of Labrus ossifagus L. J. mar. Biol. Ass. U.K., 37, 304-306.
- WINN, H.E. & BARDACH, J.E. (1957). Behaviour, sexual dichromatism, and species of parrot fishes. Science, N.Y., 125, 885-886.
- WINN, H.E. & BARDACH, J.E. (1960). Some aspects of the comparative biology of Parrot fishes at Bermuda. Zoologica N.Y., 45, (3), 29-34.
- WIRTZ, P. (1978). The behavior of the mediterranean Tripterygion species (Pisces, Blennioidei). Z. Tierpsychol., 48, 142-174.
- WIRTZ, P. (1981). Territorial defence and territory take over by satellite males in the Waterbuck Kobus ellipsiprymus (Bovidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 8, 161-162.
- WIRTZ, P. (1982). Territory holders, satellite males and bachelor males in a high density population of Waterbuck (Kobus ellipsiprymus) and their associations with conspecifics. Z. Tierpsychol., 58, 277-300.
- WITTENBERGER, J.F. (1980). Group size and polygamy in social mammals. Amer. Natur., 115, (2).
- WITTENBERGER, J.F. (1981). Animal social behavior. Boston Duxbury Press.
- YOUNGBLUTH, M.J. (1968). Aspect of the ecology and ethology of the cleaning fish, Labroides phthiophagus (Randall). Z. Tierpsychol., 25, 915-932.
- ZUMPE, D. (1963). Über das Abläichen von Thalassoma bifasciatum. D.A.T.Z., 16, 86-88.