

ARTICLE ORIGINAL

Etude préliminaire du comportement de *Distichodus sexfasciatus* Boulenger 1897 en aquarium :

Ethogramme, structure sociale et rythmes nycthémeraux d'activité alimentaire¹

par

P. BAUTE*, P. PONCIN* et K. MUZIGWA**

SUMMARY

Preliminary study of the behaviour of *Distichodus sexfasciatus* Boulenger 1897 in aquarium : ethogram, social behaviour and daily rhythm of feeding activity

The *Distichodus sexfasciatus* is a Cypriniform fish living in the Zaïre river basin including Lake Tanganyika. This study describes the aggressive behaviour of *D. sexfasciatus*, which appear to recall some behaviour patterns exhibited by cichlid and salmonid fishes, but without any frontal display. The *Distichodus* shows a territorial way of life in aquarium. The daily rhythm of feeding activity is synchronized with daylight period.

RESUME

Le *Distichodus sexfasciatus* est un poisson Cypriniforme originaire du bassin du fleuve Zaïre et du lac Tanganyika. Nous en avons décrit le comportement social ainsi que le rythme d'activité alimentaire. Nous avons mis en évidence un comportement agressif assez élaboré rappelant celui des cichlidés et des salmonidés, mais dépourvu de posture de menace frontale. Cette espèce présente un mode de vie territorial en aquarium. Nos résultats sur les rythmes nycthémeraux montrent un comportement alimentaire presque exclusivement diurne, ce qui corrobore les observations réalisées en milieu naturel.

¹ Manuscrit reçu le 14 octobre 1992 ; accepté le 26 février 1993.

* Service d'Ethologie et de Psychologie animale (Prof. J.-Cl. Ruwet), Laboratoire des Poissons, 22, quai Van Beneden, B-4020 LIÈGE, Belgique.

** Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture (Dr J.C. Philippart), 8 bis, Chemin de la Justice, 4500 TIHANGE, Belgique.

INTRODUCTION

De nombreuses espèces de poissons, issues de groupes systématiques distincts, sont territoriales que ce soit dans la nature ou en aquarium. Parmi ces groupes, les salmonidés (KALLEBERG, 1958 ; JENKINS, 1969 ; KENNEDY & STRANGE, 1986 ; HAYES, 1989) et les cichlidés très importants en pisciculture (RUWET, 1963 ; RUWET et VOSS, 1966 ; NELISSEN, 1985) ont été les plus étudiés.

Paradoxalement le comportement des cypriniformes, en groupes importants aussi, a suscité moins de recherches. Dans le cadre d'essais d'acclimatation d'espèces nouvelles à la pisciculture, nous avons travaillé sur le *Distichodus sexfasciatus* Boulenger, 1897 (**photo 1**), un poisson cypriniforme de la famille des *Distichodontidae*. En conditions d'élevage, il développe en effet des comportements agressifs. Le genre *Distichodus*, comprend 22 espèces réparties dans toute l'Afrique intertropicale. *Distichodus sexfasciatus* est originaire du fleuve Zaïre et du lac Tanganyika (POLL, 1953). A ce jour, peu d'informations sont disponibles sur sa biologie (MUZIGWA, 1989). Il existe quelques travaux sur ses cousins de l'Ouest Africain, *Distichodus engycephalus* Gunther 1864, *Distichodus rostratus* Gunther 1864 et *Distichodus brevipinnis* Gunther 1864 (DAGET, 1959) et du Nil, *Distichodus niloticus* Linné 1762 (SANDON *et al.*, 1953). Le *Distichodus sexfasciatus* peut être considéré comme une espèce rhéophile, omnivore et benthique (GOSSE, 1963). Pour les 22 espèces connues, la maturité sexuelle est atteinte entre 2 et 6 ans (MUZIGWA, 1989). La reproduction a lieu dans les prairies flottantes à *Echinochloa* bordant les rives (GOSSE, 1963 ; MATTHES, 1964). Leur éthologie est inconnue, bien que cette espèce présente un intérêt économique certain, sa chair étant très prisée au Zaïre (MUZIGWA, 1989) et les juvéniles étant appréciés par les aquariophiles pour leurs couleurs chatoyantes.

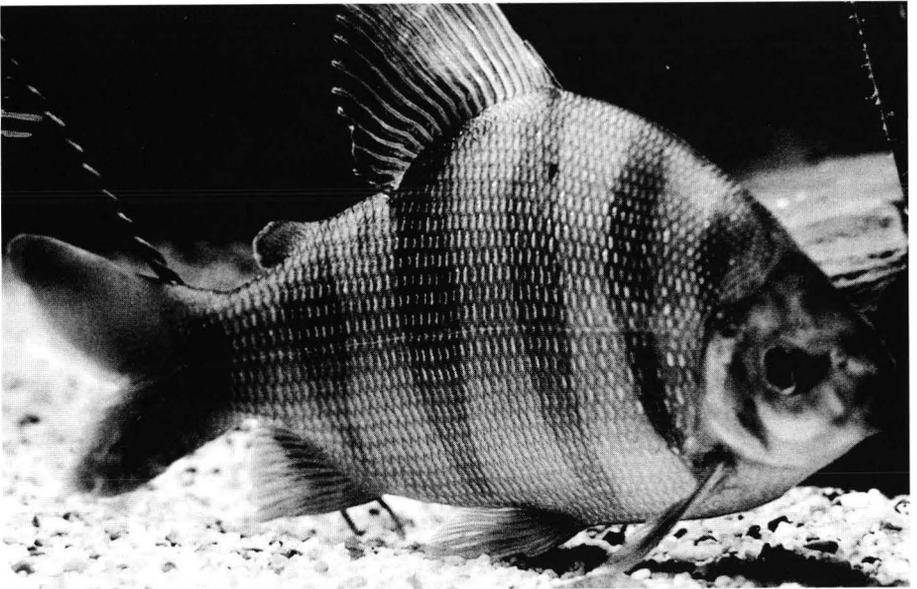


Photo 1 : Un spécimen de *Distichodus sexfasciatus*, en aquarium.

L'élevage intensif du *Distichodus* fait actuellement l'objet d'une étude approfondie au CERER (Centre d'Etude pour la Récupération des Energies Résiduelles), à Tihange. Notre travail, menée au Laboratoire d'Ethologie des Poissons du Service d'Ethologie, à Liège, essaye d'apporter des informations utiles sur le comportement de ce poisson. Cet article rassemble les résultats les plus significatifs d'une étude plus détaillée (BAUTE, 1991) dans laquelle nous envisageons successivement l'éthogramme, la structure sociale et les rythmes d'activité alimentaire.

MATERIEL ET METHODES

Les juvéniles utilisés pour les expériences provenaient de la pisciculture expérimentale de Tihange (CERER). Ils appartenaient à deux gammes de tailles ($31,8 \pm 4,8$ g, $n=36$ et $253,0 \pm 34,2$ g, $n=5$). Ils ont été maintenus dans des aquariums de 300 et 600 l, dépourvus de gravier et de décor, et équipés d'une filtration individuelle. Les poissons étaient nourris à satiété, au moyen de larves de chironomides (vers de vases) vivantes ou surgelées. Nous les avons maintenus à une température constante de 27 °C et sous une photopériode de 16 heures de Lumière / 8 hrs de Nuit.

Nous utilisons une caméra vidéo couleur (Sony), commandée à distance pour observer les comportements diurnes et un magnétophone pour enregistrer les données nocturnes, recueillies par observation directe. Nous avons mis au point une méthode d'identification individuelle des poissons, sans recours au marquage. Elle est inspirée de celle proposée par MICHEL *et al.* (1983). Les critères d'identification des poissons sont :

- 1°) la coloration du corps (rose ou jaune) et des nageoires (rouges à incolores),
- 2°) la distribution des raies transversales (5 à 7 maximum, formes variables, asymétrie entre les flancs),
- 3°) la forme du corps et du museau et
- 4°) les variations traumatiques (cicatrices, nageoires mutilées).

Des observations préliminaires (voir BAUTE, 1991, pour détails) nous ont permis de mettre en évidence qu'il fallait une quinzaine de jours avant que l'intensité des interactions agressives, observées au sein d'un groupe de poissons, soit constante et la « hiérarchie » établie. Les résultats présentés dans cet article tiennent compte de ce délai.

Nous avons réalisé successivement des observations sur 2 x 1 poisson de 30 g, 2 x 5 poissons de 30 g, 2 x 10 poissons de 30 g, 2 x 15 poissons de 30 g, 2 x 1 poisson de 250 g et 2 x 5 poissons de 250 g.

Afin de caractériser les rythmes nycthémeraux, nous avons principalement mesuré les variations journalières de la fréquence de l'activité alimentaire d'individus seuls et d'autres au sein des groupes de 5, 10 et 15 poissons. Nous mesurons le nombre de prises de vers de vases vivants pendant 5 minutes par heure, pendant une période de 24h, les proies étant présentes à satiété sur le fond de l'aquarium.

RESULTATS

1. Comportements sociaux

a. *Patrons de coloration* : le corps du poisson dominant est pâle et présente des raies d'un noir intense, bien contrastées. Un poisson apeuré, malade, stressé ou soumis perd la coloration de ses raies qui deviennent gris clair. Le dos apparaît gris sale (le contraste avec les raies est atténué).

b. *Posture de menace latérale (fig. 1)* : le poisson se tient sur le fond, la tête vers le bas, la queue vers le haut, les nageoires écartées et la gueule ouverte. Les couleurs sont vives. C'est la posture du poisson dominant. Les poissons de 250 g en posture de menace agitent en plus la gueule latéralement.

c. *Combat latéral (fig. 2)* : les deux poissons se tiennent parallèles l'un à l'autre, voire corps contre corps, en *Posture de menace latérale*. Ils sont le plus souvent tête contre tête. Chez les individus de 250 g on assiste à un échange de coups de gueules latéraux (**fig. 2 A**). Si un des deux adversaires a le dessous, il incline son corps en s'appuyant sur le dos de l'autre (**fig. 2 C**) ; les coups de gueule passent ainsi sous son flanc (*Posture défensive*). Parfois, les deux adversaires tentent de se pousser du dos en s'infligeant de violents coups de queue (*Combat de queues, fig. 2 B*). Les séquences de combats de queues alternent avec des séquences d'observations en posture de menace réciproque chez les poissons de 250 g comme chez ceux de 30 g. Si un des deux poissons a le dessous, il continue le combat en posture de soumission, tandis que l'autre le fait en posture de dominance. Ce comportement est très fréquent lors de l'établissement de la dominance et disparaît ensuite progressivement, faisant place à des comportements dominant-dominé.

d. *Attaque directe* : consiste en une accélération subite d'un poisson vers un autre qui sera mordu, s'il ne s'enfuit pas à temps. L'attaque peut être répétée plusieurs fois lors d'une poursuite.

e. *Fuite* : mouvement très rapide par lequel le poisson cherche à s'éloigner de son agresseur. Quand un poisson effectue une accélération modérée à l'approche d'un autre ou sous sa menace, se plaçant ainsi en pleine eau, on parlera plutôt d'*Évitement* :

f. *Posture de soumission (fig. 3)* : elle peut être une réponse à une attaque, à une approche ou une menace. Le poisson soumis se tient en pleine eau, la tête redressée vers le haut, les nageoires rabattues contre le corps ; sa coloration est terne.

g. *Parade de soumission- dominance (fig. 3)* : le poisson dominant approche un dominé, qui se met en posture de soumission en pleine eau. Le dominant en *Posture de menace latérale* se place sous le soumis pointant sa gueule vers lui. Si la posture du soumis est mal exécutée ou s'il se situe trop bas dans la colonne d'eau (hauteur inférieure à la taille du dominant), des morsures ou des contacts buccaux lui sont infligés. Ce comportement répété inlassablement joue un rôle essentiel dans le maintien des relations dominant-dominé.

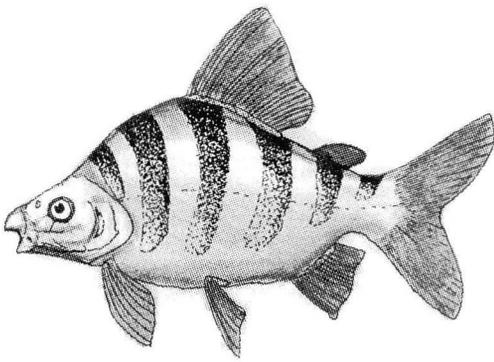


Figure 1. *Distichodus sexfasciatus* dominant présentant une posture de menace latérale, nageoires déployées, corps incliné, gueule ouverte et coloration des raies verticales contrastée.

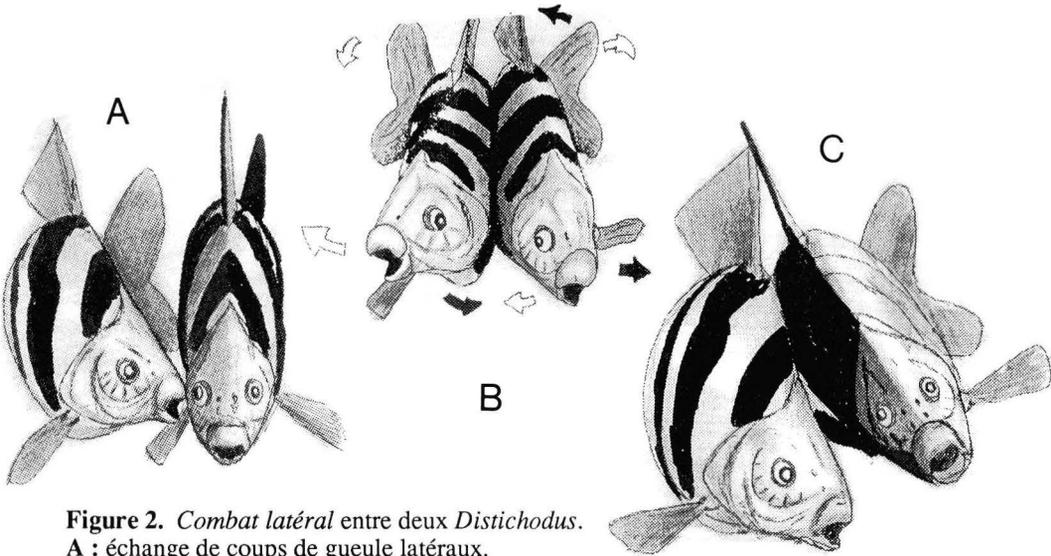


Figure 2. Combat latéral entre deux *Distichodus*.

A : échange de coups de gueule latéraux.

B : combat de queue ; les adversaires se poussent du dos et s'infligent de violents coups de queue.

C : posture défensive, le poisson de droite présente une coloration de soumission et évite les morsure de son adversaire.

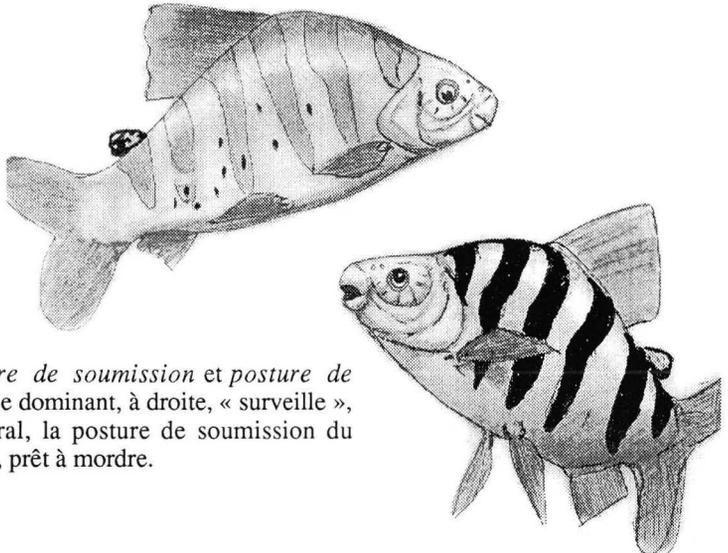


Figure 3. Posture de soumission et posture de menace latérale. Le dominant, à droite, « surveille », en étalement latéral, la posture de soumission du poisson de gauche, prêt à mordre.

2. Structure sociale

Lorsque nous observons 5 individus, installés en aquarium depuis 15 jours minimum, on note une hiérarchie dans l'agressivité (**tableau I**) qui semble stable (plus de variations pendant 30 jours). Le n° 1 domine tous les autres et n'est jamais attaqué. Le n° 2 est dominé par le 1 mais domine les autres et ainsi de suite, jusqu'au n° 4 que tous dominent mais qui ne domine personne. Dans l'exemple présenté, le n° 5 constitue un cas particulier car il vit à l'écart des autres, interagissant peu avec le n° 1. Le dominant est le plus agressif de tous : 85 % des agressions lui sont imputables (**tabl. I**). 60 % de ses interactions avec les autres sont des attaques. Le reste consiste en parades de soumission. Il ne semble pas y avoir de relation entre le "rang" du poisson-victime et la fréquence des attaques prodiguées par le n° 1.

Tableau I. Matrice indiquant le nombre d'interactions sociales (points b, c, d et g dans le texte) entre les *Distichodus* d'un groupe de 5 individus, pendant 24 heures.

En abscisse : les agressés.

En ordonnée : les agresseurs.

	1	2	3	4	5	Total	%
1	-	1838	2245	1878	880	6841	84,5
2	0	-	235	445	80	760	9,4
3	0	0	-	220	60	280	3,5
4	0	0	17	-	0	17	0,2
5	0	60	20	120	-	200	2,5
Total	0		1898	2517	2663	1020	8098
%	0	23,4	31,1	32,9	12,6	-	100

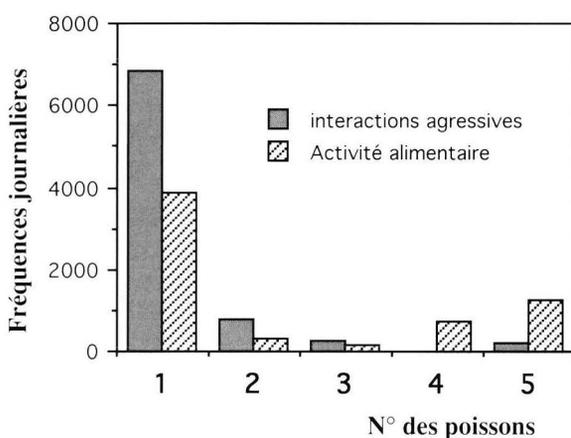


Figure 4. Fréquences journalières des interactions agressives (b, c, d et g) et de l'activité alimentaire au sein d'un groupe de 5 *Distichodus* de 30 g.

Les soumis sont agressifs entre eux, mais semblent former une population distincte du dominant. Chaque poisson possède une zone de confort personnelle. Alors que le dominant circule dans tout l'aquarium, les autres restent confinés dans leur zone de confort. Chacun la défend contre ceux qu'il domine mais en est chassé par ceux qui le dominent. Le n° 1 monopolise la nourriture et le fond de l'aquarium où elle se dépose, obligeant les autres poissons à rester en pleine eau (fig. 4). Le poisson dominant passe 23,6 heures par jour sur le fond contre 5,9 ; 5,6 ; 9,4 et 14,8 heures par jour pour les autres poissons. Il existe également une différence importante entre le taux de croissance du dominant et celui des autres poissons (fig. 5).

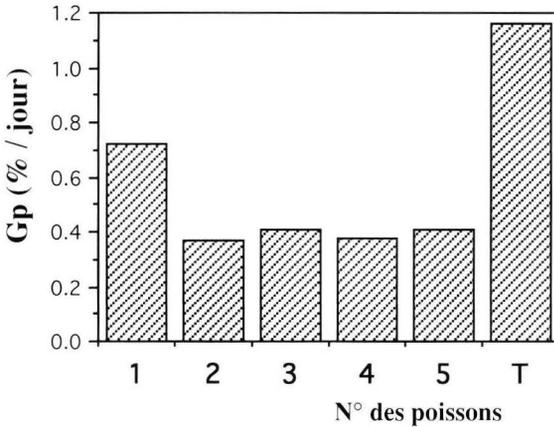


Figure 5. Taux de croissance de *Distichodus* au sein d'un groupe de 5 individus (1 à 5). La croissance d'un poisson seul (T), témoin, est également indiquée. Le taux de croissance est calculé sur 60 jours suivant la formule :
 $Gp (\%/J) = (\ln \text{ poids final} - \ln \text{ poids initial} / \text{nombre de jours}) \times 100.$

L'agressivité du dominant est fortement diminuée par la présence d'un abri qu'il monopolise, l'individu deuxième dans la hiérarchie devient alors le plus agressif, remplaçant le n° 1 quand il se repose sous son abri. Nous avons également constaté que le nombre total d'agressions dans un aquarium diminue fortement quand la densité de peuplement passe de 5 à 10 puis 15 individus pour 300 l. A titre d'exemple, on a observé une moyenne de 1624 attaques par jour et par ind. pour 5 poissons, 548 attaques /jour /individu pour 10 poissons et 384 att./j/ind. pour 15 poissons.

Rythme d'activité alimentaire

L'activité alimentaire des juvéniles de *Distichodus sexfasciatus* est presque exclusivement diurne. Elle peut cependant légèrement déborder sur les plages nocturnes, chez des individus dominés. A titre d'exemple, la **figure 6** illustre le rythme journalier d'activité alimentaire d'un poisson seul et de groupes de 5, 10 et 15 poissons.

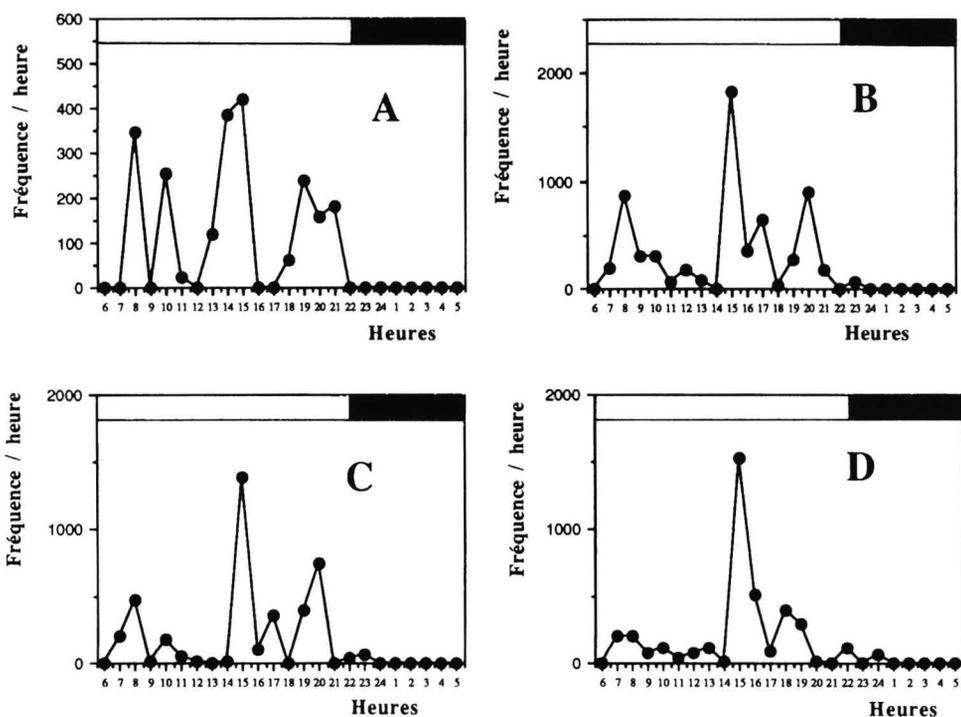


Figure 6. Rythmes nycthémeraux d'activité alimentaire des *Distichodus*.

A : individu seul.

B : 5 individus (pris globalement).

C : 10 ind.

D : 15 ind.

DISCUSSION

Le *Distichodus* présente un comportement agressif assez élaboré. La plupart des patrons comportementaux (posture de menace / dominance, soumission, étalement latéral,...) rappellent ceux des salmonidés (HOAR, 1951 ; STRINGER et HOAR, 1955 ; KALLEBERG, 1958 ; HELAND, 1991). Contrairement aux cichlidés (RUWET et VOSS, 1966 ; VOSS et RUWET, 1966 ; FERMON et VOSS, 1990) et aux salmonidés (KALLEBERG, 1958), on n'observe pas de menace ni d'attaque frontale (*Frontal display*). La posture de soumission, opposée à celle de dominance, a un effet d'apaisement, empêchant l'attaque si elle est bien exécutée. Il apparaît que les juvéniles de *Distichodus* développent une territorialité, en aquarium, comme chez *Oncorhynchus kisutch* (HOAR, 1951) et *Lepomis cyanellus* (GREENBERG, 1947). Le dominant occupe tout l'aquarium, repoussant les « soumis » dans un espace restreint. Les soumis et le dominant forment deux populations nettement séparées que ce soit d'un point de vue de la croissance et des interactions agressives. Une situation comparable a été observée aussi chez les salmonidés (CHAPMAN, 1962 ; IABLING, 1983 ; PAZKOWSKI, 1984). Chez le *Distichodus*, la signification biologique des observations en aquarium est difficile à aborder en détail, car on ne peut pas exclure l'influence prépondérante du confinement imposé aux poissons.

On peut toutefois suggérer qu'en milieu naturel, la territorialité des *Distichodus* leurs permettrait de se répartir les ressources disponibles dans les prairies à *Echinochloa* (principalement colonisées par des juvéniles), les individus de « rang inférieur » étant repoussés à la périphérie, là où le danger de prédation est plus important. Ne pouvant sexer les juvéniles, nous ne pouvons savoir si la dominance est liée au sexe.

Nos résultats sur les rythmes d'activités alimentaire sont en accord avec ceux obtenus en milieu naturel, d'après des contenus stomacaux par MUZIGWA (1989). Les *Distichodus* s'alimentent de jour. Les résultats d'ARAWOMO (1982) sur *Distichodus engycephalus*, *Distichodus rostratus* et *Distichodus brevipinnis* du Lac Kainji au Nigeria, sont assez semblables. Cependant, ARAWOMO (1982) observe une nette tendance crépusculaire que l'on ne retrouve pas chez *Distichodus sexfasciatus*, en aquarium. Cette différence résulte fort probablement des conditions d'éclairage imposées en captivité (16L/8N contre 12L/12N au Zaïre).

CONCLUSIONS

Notre étude est la première entièrement consacrée à l'éthologie du *Distichodus sexfasciatus*. Elle constitue une approche préliminaire qui nous a permis de décrire son éthogramme en aquarium, et d'y dégager les traits principaux du comportement social et de caractériser son rythme d'activité alimentaire. Nous n'avons travaillé que sur un échantillon limité d'individus car il nous importait, dans un premier temps, d'établir des descriptions détaillées plutôt que des inventaires statistiques. Ce dernier aspect semble à présent primordial pour la poursuite des expériences.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier le Professeur J.C. RUWET d'avoir permis la réalisation de cette étude, le Laboratoire de Démographie et d'Aquaculture de Tihange (Drs J.C. PHILIPPART et C. MELARD) d'avoir mis les poissons à leur disposition, l'équipe du Service d'Éthologie et de l'Aquarium pour leur aide technique et logistique (Dr J. VOSS, P. HUMBERS, J.M. BERTHOLET, R. MARECHAL et W. FERRARD) et Mrs les Drs J. VOSS, TEUGELS et De VOS pour leurs conseils et discussions constructives.

BIBLIOGRAPHIE

- ARAWOMO A. (1982) — Food and feeding of three *Distichodus* species (Pisces : Characiformes) in lake Kainji, Nigeria. *Hydrobiologia*, **94** : 177-181.
- BAUTE P. (1991) — Influence de l'agressivité et de la hiérarchie sur les rythmes d'activité chez le *Distichodus sexfasciatus* Boulenger 1897. Effet de l'âge et de la densité de peuplement. Mémoire de Licence en Zoologie, Université de Liège, 66 pp.
- CHAPMAN D. W. (1962) — Aggressive behaviour in juvenile Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) as a cause of emigration. *Can. J. Zool.*, **59** : 1801-1809.
- DAGET, J. (1959) — Notes sur les *Distichodus* de l'Ouest Africain. *Bull. F. A. N.*, **XXI**, **4** : 1276-1301.

- FERMON Y. et VOSS J. (1990) — Contribution à l'éthologie des poissons cichlides : comportement agonistique chez *Astatotilapia brownae* (Greenwood, 1962), lac Victoria. *Cah. Ethol. appl.*, **10** (3) : 401-420.
- GOSSE J.-P. (1963) — Le milieu aquatique et l'écologie des poissons dans la région de Yangambi. *Annales du Musée Royal d'Afrique Centrale*, **116** : 113-271.
- GREENBERG, B. (1947) — Some relations between territory, social hierarchy and leadership in the green sunfish (*Lepomis cyanellus*). *Physiol. Zool.*, **20** : 267-297.
- HAYES J.W. (1989) — Social interactions between 0+ brown and rainbow trout in experimental stream troughs. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **23** : 163-170.
- HELAND, M. (1991) — Organisation sociale et territorialité chez la truite commune immature au cours de l'ontogénèse. In : *La truite, biologie et écologie* (J.L. Baglinière et G. Maisse, eds), 121-149. INRA Publ., Paris
- HOAR, W. S. (1951) — The behaviour of chum, pink and Coho salmon in relation to their seaward migration. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **8** : 241-263.
- IABLING J. C. (1983) — Effects of social interactions on growth and conversion efficiency of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *J. Fish Biol.* **22** : 511-584.
- JENKINS T.M. Jr. (1969) — Social structure, position choice and microdistribution of two trout species (*Salmo trutta* and *Salmo gairdneri*) resident in mountain streams. *Anim. Behav. Monog.*, **2** : 55-123.
- KALLEBERG H. (1958) — Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* and *Salmo trutta* L.). *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, **39** : 55-98.
- KENNEDY G.J.A. et STRANGE C.D. (1986) — The effects of intra and inter-specific competition on the survival and growth of stocked juvenile Atlantic salmon, (*Salmo salar* L.) and resident trout, (*Salmo trutta* L.), in an upland stream. *J. Fish Biol.*, **28** : 479-489.
- MATTHES H. (1964) — Les poissons du lac Tumba et de la région d' Ikela ; étude systématique et écologique. *Annales du Musée Royal d'Afrique Centrale*, **126** : 204 pp. 6 pl.
- MICHEL C., HELAS T., DALIMIER N. et VOSS J. (1983) — Identification individuelle des poissons en milieu naturel sans recours au marquage. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, **59** (1) : 57-64.
- MUZIGWA J. (1989) — Contribution à l'étude pour l'introduction des nouvelles espèces en pisciculture tropicale. "Vers le contrôle de la reproduction et de l'élevage des *Distichodus* spp. (Pisces : Cypriniformes)". Université de Liège, Service d'Ethologie, 69 pp.
- NELISSEN M.H.J. (1985) — Structure of the dominance hierarchy and the dominance group factors in *Melanochromis auratus* (Pisces, Cichlidae). *Behaviour*, **94** : 85-108.
- PAZKOWSKI C. A. et OLLA B.L. (1984) — Social interactions in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) smolts in seawater. *Can. J. Zool.*, **63** : 2401-2407.
- POLL M. (1953) — Poissons non cichlidae. Exploration hydrobiologique du lac Tanganyika (1946-1947). *Result. Scient. Explor. Hydrobiol. Lac Tanganyika*, **3** (5A) 251 pp., 34 fig 11 pl.
- RUWET J.-CL. (1963) — Observations sur le comportement sexuel de *Tilapia macrochir* (Poissons Cichlides) au lac de retenue de la Lufira. *Behaviour*, **20** : 242-250.
- RUWET J.-CL. et VOSS J. (1966) — L'étude des mouvements d'expression chez les tilapias (poissons cichlidae). *Bull. soc. sciences, Liège*, **35** : 778-800.
- SANDON M. et AL TAYIB, A. (1953) — The food of some common Nile fish. *Sudan Notes Rec.*, **34** : 205-229.
- STRINGER G.E. et HOAR W.S. (1955) — Aggressive behaviour of underyearling kamloops trout. *Can. J. Zool.*, **33** : 148-160.
- VOSS J. et RUWET J.C. (1966) — Inventaire des mouvements d'expression chez *Tilapia Guineensis* (Blkr. 1863) et *T. Macrochir* (Blgr 1912) (poissons Cichlides). *Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, **96** (2-3) : 145-188.