

ARTICLE ORIGINAL

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

II. Comportements agressifs du mâle territorial nidificateur envers des mollusques gastéropodes

par

Marc Y. YLIEFF^{2,3}, Christian MICHEL³ et Jacques VOSS³

SUMMARY • Dynamics of nest defense in the mediterranean labrid fish *Symphodus ocellatus* (FORSSKÅL, 1775). II. Aggressive behaviour of nesting territorial male towards gasteropod molluscs

This field research examines aggressive behaviour towards gasteropod molluscs in nesting territorial male of *Symphodus ocellatus*. This behaviour is useful for brood and nest defense.

Four questions involving *Symphodus ocellatus* towards gasteropod molluscs were investigated. Questions of interest were : (1) selective cleaning of the nest according to possible predation of molluscs on the eggs, (2) visual recognition of natural mollusc from artificially coloured dummies, (3) colours discriminating abilities by the visual system and, more generally (4) the importance of territorial male investment in nest defense ; this role could ensure a successful reproduction of the species.

¹ Manuscrit reçu le 15 octobre 1998 ; accepté le 04 novembre 1998.

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

³ Université de Liège, Aquarium universitaire « DUBUISSON », Laboratoire d'Eco-Ethologie des Vertébrés aquatiques (Dr J. VOSS), Institut de Zoologie, 22 quai Van Beneden, B-4020 LIEGE, Belgique.

Our observations and experimentations (coloured dummies) allow us to conclude that in *Symphodus ocellatus*, nesting territorial males clean every time their nest, any gastropod mollusc species whatever ; that they have sufficient knowledge of their usual biological environment to be able to discriminate a gastropod mollusc from a dummy ; that the organ of perception used for social recognition is the visual channel constituted by a neural system competent to perceive colours finely, a special quality which support the theory about the use of one specific colour (red for *S. ocellatus*) for visual communication ; that fry protection insured by territorial male, a task guided by his visual system, is necessary considering dangers from some gastropod molluscs living in his habitat.

RESUME

Cette recherche *in situ* consiste en une étude des comportements agressifs envers des mollusques gastéropodes chez le mâle territorial nidificateur de *Symphodus ocellatus*, comportements impliqués dans la défense du nid et des œufs.

Quatre questions impliquant *Symphodus ocellatus* et des mollusques gastéropodes ont été examinées. Les questions concernaient : (1) le nettoyage sélectif du nid en fonction du danger potentiel de prédation des mollusques sur les œufs, (2) la reconnaissance visuelle d'un mollusque naturel d'un leurre coloré artificiellement, (3) les capacités de discrimination des couleurs par le système visuel et, plus généralement (4) l'importance de l'investissement du mâle territorial dans la défense du nid, rôle qui assurerait le succès reproducteur de l'espèce.

Nos observations et nos expérimentations (leures colorés) permettent de conclure que chez *Symphodus ocellatus*, les mâles territoriaux nidificateurs nettoient constamment leur nid quelle que soit l'espèce de mollusque gastéropode introduite ; qu'ils ont une connaissance de leur environnement biologique habituel suffisante pour pouvoir discriminer un mollusque gastéropode d'un leurre ; que le canal perceptif utilisé pour la reconnaissance sociale est le canal visuel constitué d'un système neuronal capable de percevoir finement les couleurs, particularité qui supporte la théorie relative à l'importance d'une couleur spécifique (le rouge ici) pour la communication optique ; que la protection du frai apportée par le mâle territorial, tâche guidée par ses moyens visuels, est nécessaire face aux dangers que représentent certains mollusques gastéropodes partageant son habitat.

Introduction

Dans le précédent article consacré à la dynamique de défense du nid chez *Symphodus ocellatus* (YLIEFF, MICHEL et VOSS, 1997), nous abordons le rôle de la nidification et la signification des soins parentaux prodigués par le mâle territorial nidificateur au vu de nos observations des comportements agonistiques entre ce dernier et cinq autres espèces de labridés.

La présente étude aborde un autre type de comportements agonistiques interspécifiques impliqués dans la défense du nid et des œufs. Ainsi cette recherche, réalisée entièrement en milieu naturel, tente de caractériser les comportements agressifs du mâle territorial nidificateur envers des mollusques gastéropodes.

En effet, certaines observations relatives aux populations de mollusques des biocénoses à algues photophiles entrent en contradiction avec l'hypothèse du rôle du nid comme protection suffisante pour le frai. Ces biocénoses au sein desquelles *Symphodus ocellatus* construit ses nids d'algues sont remarquables par l'abondance et la diversité de leur malacofaune (POULICEK, 1984). Si la densité des peuplements de mollusques peut atteindre 1200 individus par mètre-carré (POULICEK, 1985), il apparaît également qu'une partie des espèces de mollusques sont des prédatrices potentielles d'œufs. Des analyses du peuplement de mollusques dans des nids de *Symphodus ocellatus* (MICHEL et POULICEK, 1987) prélevés aux différentes phases du cycle reproducteur (construction du nid, période d'activité sexuelle, ventilation des œufs) montrent que, d'une part, les mollusques sont aussi fréquents dans les nids qu'aux alentours et que, d'autre part, il se produit durant la nuit un enrichissement en mollusques prédateurs potentiels d'œufs.

Néanmoins, MICHEL et POULICEK (1987) ont rapporté les observations comportementales (de jour) suivantes :

- lors de l'élaboration du nid, les algues sont secouées, mâchées par le mâle avant d'être incorporées au nid, vraisemblablement avec l'effet de les débarrasser de la faune qu'elles contiennent (mollusques, polychètes, crustacés) ;
- lorsqu'un mollusque est introduit dans le nid, il est immédiatement remarqué et attaqué par le mâle. Les petits individus ($\pm 3-7$ mm) sont ingérés, les plus grands ($\pm 7-20$ mm) sont rejetés à distance respectable ou traînés le plus loin possible hors du nid lorsque leur taille est trop imposante (20-50 mm).

De plus, ces observations préliminaires ont indiqué que les mollusques de teinte rougeâtre étaient spécialement attaqués, ceux-ci étant moins fréquents dans les nids durant le jour. Ainsi, cette chasse serait sélective. Cette protection apportée par le mâle territorial nidificateur serait donc guidée par les moyens visuels de l'animal et sa capacité à discriminer finement les couleurs.

Au vu de ces informations, les quatre questions abordées dans la première étude (YLIEFF *et al.*, 1997) ont été adaptées à cette deuxième approche pour guider nos observations et nos expérimentations. Ainsi, les questions suivantes ont été examinées :

1. Le nettoyage du nid est-il sélectif en fonction du danger potentiel de prédation des mollusques sur les œufs ?
2. Y a-t-il discrimination visuelle d'un mollusque naturel d'un leurre coloré artificiellement ?
3. Y a-t-il discrimination des couleurs par le système visuel ?
4. Enfin, plus généralement, l'investissement du mâle territorial dans la protection du nid serait-il un facteur primordial du succès reproducteur de l'espèce ?

Nous avons donc tenté de mieux comprendre l'activité de nettoyage du mâle territorial lors de l'introduction de mollusques dans le nid.

Matériel et méthodes

Site des plongées et méthodes de base

Toutes nos observations et expérimentations ont été réalisées entièrement en plongée sous-marine (30 heures d'immersion du 24 juin au 7 juillet 1995) en Méditerranée, à partir de la Station de Recherches Sous-marines et Océanographiques de l'Université de Liège (STARESO) basée sur la Pointe de la Revellata en Haute-Corse, à proximité de la ville de Calvi (CORSE, France).

Pour cette étude, nous avons localisé et balisé 12 nids de *Symphodus ocellatus* entre -4 et -8 m de profondeur le long d'une crête rocheuse sous-marine rectangulaire d'environ 500 m², située à 40 m au sud-est de la Station perpendiculairement à la côte.

Durant les 18 plongées d'observation et d'expérimentation, la collecte des données a été faite sur une simple ardoise en PVC blanc dépoli permettant une prise de notes avec un crayon ordinaire.

Pour plus d'informations concernant le site et les méthodes descriptives de base (identification individuelle des poissons, observation systématique, comptage des comportements caractéristiques), on consultera YLIEFF *et al.* (1997).

Principales caractéristiques de la reproduction de l'espèce

Pour rappel (voir MICHEL, LEJEUNE et VOSS, 1987 ou YLIEFF *et al.*, 1997), le patron de sexualité de *Symphodus ocellatus* peut se résumer comme suit :

C'est une espèce

- **Dichromatique permanente** : il y a 2 livrées spécifiques (livrées initiales et terminales) suivant le sexe ou le type de mâle (mâles territoriaux, satellites et parasites) ;
- **Gonochorique** : il n'y a pas de changement de sexe (hermaphrodisme) au cours de la vie de l'animal. Comme les sexes dans ce cas sont toujours nettement séparés, il n'y a que des mâles primaires (**gonochorisme vrai**) ;
- **A pontes démersales** : pontes sur substrat ou dans un nid, par opposition aux pontes planctoniques (en pleine eau, les œufs flottants sont abandonnés dans le milieu) ;
- **Nidificatrice** : durant la période de reproduction (mi-mai à mi-juillet), les **mâles territoriaux** construisent successivement de 2 à 5 nids élaborés, chaque nid correspondant à un cycle de reproduction d'une durée moyenne de 10 jours. Ces constructions sont réalisées dans des zones claires et peu profondes, le plus souvent entre 4 et 10 m de profondeur ;
- **Prodiguant des soins parentaux** : garde du nid et ventilation des œufs par le mâle territorial jusqu'à l'éclosion de ceux-ci ;
- **Possédant des stratégies de reproduction alternatives** : (1) **les mâles satellites** ou « helpers » sont tolérés autour du nid et « aideraient » les mâles territoriaux (attirer les femelles, écarter les mâles initiaux) ; (2) les petits **mâles parasites** (initiaux) se reproduisent en « volant » certaines pontes ou femelles aux mâles territoriaux (fécondations « éclairs » ou « sournaises »).

De plus, les mâles nidificateurs sont territoriaux seulement pendant la période de reproduction. A ce moment, ils forment des arènes de reproduction disposées en mosaïques (agrégations de petits territoires) où les femelles (les mâles sont polygynes) se rendent pour pondre.

Les comportements reproducteurs de ces mâles sont cycliques. Chaque cycle de nidification (\pm 10 jours) comporte trois phases :

- a) Phase de construction (2 à 3 jours)** : élaboration avec des algues de différentes duretés d'un nid en forme de coupe épaisse et régulière.
- b) Phase d'activité sexuelle (2 à 3 jours)** : moment où les femelles viennent pondre dans le nid.
- c) Phase de ventilation (4 à 6 jours)** : oxygénation (par le battement des nageoires pectorales) des œufs jusqu'à leur éclosion synchrone et nocturne.

Méthode expérimentale : la technique des leurres

Problématique

Pour étudier l'activité de nettoyage du mâle territorial lors de l'introduction de mollusques dans le nid, nous avons choisi, en nous basant sur les études antérieures (MICHEL et POULICEK, 1987 ; MICHEL et VOSS, 1989), de faire varier le facteur couleur.

En effet, le canal perceptif le plus couramment utilisé chez les labridés pour la communication à courte et à moyenne distance est la vision, particularité généralement rencontrée chez les poissons vivant dans des eaux claires et translucides.

De plus l'étude, au microscope électronique, de la structure rétinienne de *Symphodus ocellatus* met en évidence l'existence de plusieurs types de cellules sensibles réceptrices : bâtonnets, cônes courts, cônes longs, cônes doubles (DAVE, 1990). La diversité des cônes est le signe de possibilités discriminatoires importantes des couleurs.

Cette capacité discriminatoire a été partiellement abordée chez *Symphodus ocellatus* par une étude comportementale consistant en des tests de choix de nourriture artificiellement colorée (MICHEL et VOSS, 1989). Ces expériences effectuées en aquarium chez cinq mâles territoriaux consistaient à leur présenter simultanément deux « séries » (deux couleurs) de proies artificielles (pâte de manteaux de moules cuits), colorées à l'aide d'additifs alimentaires courants. Cinq teintes (naturelle/jaune/verte/rouge/brune) sont ainsi « opposées » deux à deux dans un ordre déterminé : rouge-naturelle, jaune-naturelle, verte-naturelle, brune-naturelle, verte-jaune, rouge-jaune, brune-jaune, rouge-verte, brune-verte et brune-rouge. Les présentations durent chacune 15 minutes. C'est le nombre de proies consommées dans chaque couleur qui détermine s'il y a préférence et dans l'affirmative, s'il y a une discrimination des couleurs testées. La variable « couleur du fond » (blanc, jaune, vert, bleu, rouge et noir) à été ajoutée et croisée avec la variable « couleur de la proie ». Les résultats montrent que le rouge est toujours recherché et préféré, quelle que soit la teinte du fond.

Constitution d'une collection de leurres

Le prélèvement des différents mollusques a été réalisé selon la technique de récolte d'extraction par l'eau douce préconisée par POULICEK (1984). Cette technique de récolte nous a permis de nous constituer une collection de près de 600 mollusques principalement gastéropodes et particulièrement représentés par le genre *Bittium* (450).

Comme pour cette expérience, nous avons besoin d'une grande quantité d'unités (mollusques) de même taille, de même forme et suffisamment petites pour être aisément « manipulables » par nos mâles territoriaux, notre choix s'est directement porté sur les espèces du genre *Bittium*, très abondantes et de tailles idéales (10-15 mm).

Pour pouvoir comparer nos résultats à ceux de l'expérience du choix de nourritures colorées chez *Symphodus ocellatus* (MICHEL et VOSS, 1989), nous avons utilisé trois des quatre couleurs de cette étude, sans compter la catégorie des « naturelles ».

Ainsi les mollusques ont été peints à l'aide de laques acryliques (en bombe) de teintes différentes, de manière à obtenir au moins :

- 108 individus **rouges** ;
- 108 individus **jaunes** ;
- 108 individus **verts** ;
- 108 individus de couleur **naturelle** (brune).

Pour réaliser cette expérience de « choix prioritaire » de proie en fonction de sa couleur, les quatre couleurs ont été opposées en test double : un mollusque d'une teinte I était mis dans le nid du mâle en même temps que un mollusque d'une teinte II, de même taille.

Six oppositions, présentées dans un ordre déterminé (Naturel-Rouge, Jaune-Vert, Rouge-Vert, Naturel-Jaune, Rouge-Jaune, Naturel-Vert), étaient ainsi effectuées avec chaque mâle, six *S. ocellatus* recevant notre visite à chaque plongée. Nous inscrivions à chaque fois dans un tableau sur notre ardoise sous-marine la couleur prise en premier lieu, en ajoutant également quelques détails d'ordre qualitatif (comportement général du poisson). Nous profitons du temps pris par l'animal se débarrassant du second mollusque pour lui soumettre deux nouveaux individus de couleurs différentes.

En tout, 12 mâles territoriaux nidificateurs ont été testés à trois reprises : nous avons procédé à 6 sessions, chacune comportant 6 sujets soumis à 6 oppositions. Au total 216 oppositions, nécessitant 432 mollusques, ont été effectuées.

Dans ce genre d'expérience, les deux problèmes principaux résident dans le transport et la manipulation des leurres dans le milieu aqueux. Nous avons surmonté ces problèmes en préparant, avant la plongée, les appariements de couleur sur les faces internes adhésives de six « boîtes de pétri » (90 mm de diamètre / 12 mm d'épaisseur) ; ces faces sont rendues adhérentes grâce au collage d'adhésif double face. Les manipulations se réalisent alors aisément au moyen d'une petite pince inoxydable.

Traitement statistique des données

Nous n'avons pas eu l'embarras du choix dans les tests statistiques puisque nous étions pour cette expérience dans le cadre de la loi binomiale : la population est composée de deux classes d'individus. Dans notre étude, les Rouges et les Naturels constituent une population de deux classes, les Jaunes et les Verts, une autre population, etc. Nous avons donc eu recours au test Binomial ou **Z-test**, test statistique non-paramétrique (SIEGEL et CASTELLAN, 1988) qui compare les proportions observées dans les deux catégories (classes) d'individus. L'hypothèse est rejetée lorsque $p > 0,05$. Pour les données brutes et les statistiques descriptives, on consultera YLIEFF (1995).

Résultats

Approche descriptive préliminaire

Pour savoir si les mâles territoriaux nettoient les nids de tout ce qui peut y être déposé, nous leur avons proposé différentes espèces de mollusques gastéropodes mais également des morceaux de nourriture (congelés), des petits cailloux, etc.

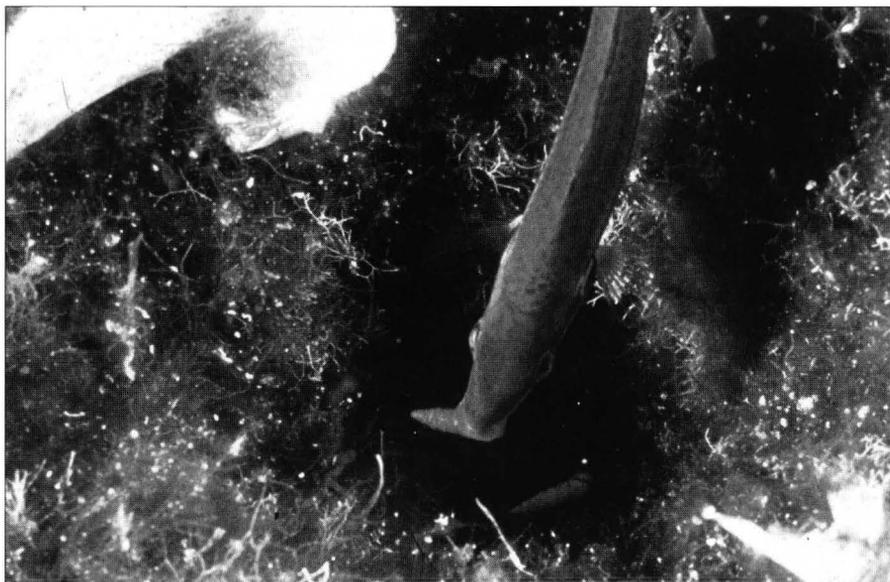


Photo 1. « Nettoyage » du nid chez *Symphodus ocellatus* : les mâles territoriaux choisissent les proies naturelles et rouges avant les proies vertes ou jaunes (Photo D. BAY, 06/95).
« *Cleaning* » of nest in *Symphodus ocellatus* : the nesting territorial males choose natural and red dummies before green and yellow dummies (photo D. BAY, 06/95).

Il apparaît que les mâles évacuent tout de leur nid. Cependant, les morceaux de nourriture sont sortis et laissés à côté du nid alors que les mollusques sont sortis et emportés à de longues distances du nid, distances pouvant parfois atteindre une dizaine de mètres.

Bien entendu, nous avons testé les leurres colorés. Etant éliminés comme le reste, nous avons procédé aux oppositions de couleurs.

Approche expérimentale

Nous avons testé 12 mâles territoriaux ayant construit leur nid entre 4 et 8 m de profondeur, là où le rouge — première radiation absorbée — reste visible. L'échantillon de mesures ($n = 36$ pour chacune des 6 oppositions) doit être suffisant pour que des mesures effectuées dans de mauvaises conditions pour la discrimination des couleurs (luminosité faible, turbidité de l'eau) ou pour la réalisation pratique des tests (courants importants) ne faussent pas trop les résultats.

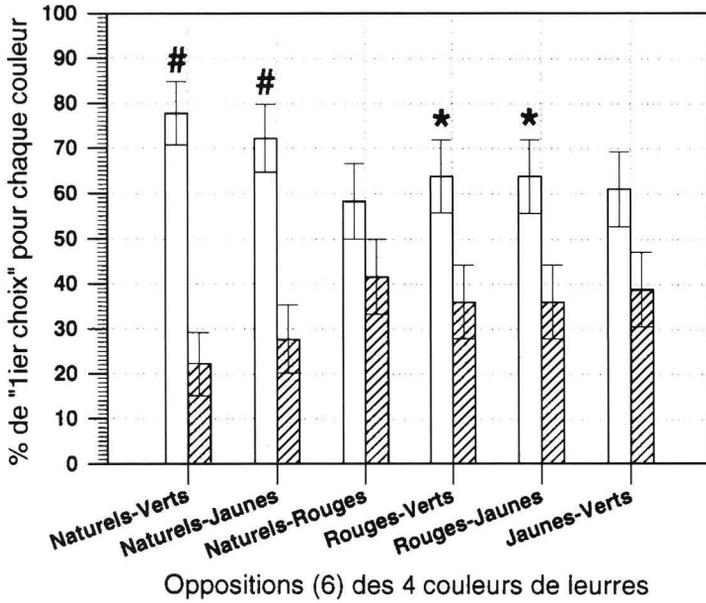


Fig. 1. Expérience « Mollusques colorés » chez *Symphodus ocellatus* (12 mâles territoriaux) : pourcentage moyen ($n = 36$) des « premiers choix » pour chaque couleur (naturel, rouge, jaune, vert) opposée à une des trois autres (oppositions « deux à deux »).

Différences statistiques largement significatives avec $p < 0,00001$;

* Différences statistiques significatives avec $p < 0,05$.

*Experiment of artificially coloured gasteropod molluscs (in *Symphodus ocellatus*) (with 12 nesting territorial males) : mean percentage ($n = 36$) of « first choice » for each colour (natural, red, yellow, green) opposed to one of the three others (« paired opposition »). # $p < 0,00001$; * $p < 0,05$.*

Nous voyons (**fig. 1**) que les proportions de choix sont statistiquement significatives (Z-test) pour les oppositions suivantes :

Naturels-Verts & *Naturels-Jaunes* : $p < 0,00001$;

Rouges-Verts & *Rouges-Jaunes* : $p = 0,034 < 0,05$.

Ces résultats entrent en accord avec les résultats sur les choix de nourriture en fonction de la couleur (MICHEL et VOSS, 1989). Reste à voir ce qu'ils signifient et ce qu'ils nous apprennent.

Discussion

Notre démarche a été orientée autour des réponses aux quatre questions posées plus haut, relatives au rôle du mâle territorial dans la défense de son nid.

1. Y a-t-il élimination sélective par le mâle territorial des espèces de mollusques gastéropodes introduites dans le nid en fonction de la menace potentielle qu'elles peuvent représenter pour les œufs ?

Les expérimentations réalisées dans l'approche préliminaire ont démontré que le mâle territorial nettoie constamment son nid quelle que soit l'espèce de gastéropode introduite : 40 présentations successives ne le découragent pas ! Ici, il semble de toute manière difficile d'imaginer que *Symphodus ocellatus* connaît le régime alimentaire (carnassier, détritivore, nécrophage, « herbivore » ou filtrant) des espèces de mollusques qu'il rencontre. Pourtant, les expériences effectuées avec des mollusques colorés artificiellement montrent que *S. ocellatus* discrimine les teintes présentées puisque les proies naturelles et rouges sont d'abord choisies.

Sa tâche consiste donc à garder son nid aussi « propre » que ses sens le lui permettent et en particulier ses capacités de discriminations visuelles, capacités perceptives testées ici par des méthodes comportementales.

2. Les mâles territoriaux ont-ils une connaissance suffisante de leur environnement pour discriminer les mollusques gastéropodes et les leurres ?

Les résultats très nets qui concernent la catégorie « Naturelle » (voir **fig. 1**) le laissent penser. Cette préférence ou plutôt cette réaction première vis-à-vis d'un stimulus naturel tend à prouver que nos mâles et probablement les autres mâles de *Symphodus ocellatus* ont une certaine connaissance des mollusques gastéropodes qui composent leur biotope habituel, connaissance qui déclenche leurs choix.

Néanmoins, il n'y a pas de différence significative concernant l'opposition « Naturels-Rouges » ($p = 0,239 > 0,05$), preuve de la spécialisation vers les teintes rouges de *S. ocellatus* (comme la littérature antérieure le rapporte).

3. Est-il démontré que *Symphodus ocellatus* discrimine véritablement les couleurs ?

Les résultats de nos tests de discrimination par choix prioritaires sont particulièrement frappants : ils sont significatifs pour quatre des six oppositions de teintes. Les choix des poissons testés ne sont donc pas le fruit du hasard. Ces données appuient les résultats des analyses du peuplement de mollusques dans les nids de *S. ocellatus* (MICHEL et POULICEK, 1987) qui ont mis en évidence notamment une fréquence accrue des mollusques de teinte rougeâtre pendant la nuit. En effet, la protection du nid accomplie par le mâle territorial étant guidée par ses moyens visuels et sa capacité à discriminer finement les couleurs, elle ne peut s'effectuer que pendant la journée lorsque la lumière est suffisante. Durant cette période, la « chasse » aux mollusques pourrait ainsi être sélective suivant la couleur, hypothèse que nous confortons par la méthode « des choix prioritaires » qui révèle à nouveau une prédilection d'*ocellatus* pour les teintes rougeâtres. Ces faits sont à intégrer dans la stratégie « d'utilisation de la couleur » (MICHEL et VOSS, 1988a-b), en l'occurrence ici le rouge.

On peut observer effectivement que l'ensemble des conduites comportementales des mâles territoriaux de *S. ocellatus* est orienté par cette teinte particulière. Ainsi, sachant que les différentes couleurs qui composent la lumière blanche sont successivement absorbées avec l'augmentation de la profondeur (le rouge disparaît au-delà de -10 m, il est suivi de l'orange, du jaune, du vert, de l'indigo ; seul le bleu subsiste au-delà de -80 m, avant l'obscurité totale), on comprend aisément le rôle de facteur limitant joué par ce paramètre physico-chimique sur la répartition dans la colonne d'eau des microbiotopes de reproduction. On constate que la majorité des mâles territoriaux chez *S. ocellatus* nidifient au-dessus de -10 m. Le rouge vif qui borde les ocelles operculaires des mâles territoriaux, possède en effet un rôle déterminant dans la communication optique chez *S. ocellatus* ; ce signal coloré n'est efficace que si la longueur d'onde lumineuse est visible et détectée par le poisson. En concordance avec les données antérieures sur la limitation du milieu de reproduction en relation avec la disparition des couleurs (MICHEL, LEJEUNE et VOSS, 1984 ; MICHEL et VOSS, 1988a-b) 72 % des nids que nous avons étudiés en 1995 étaient construits entre 6 et 8 m. La profondeur moyenne calculée est de $6,7 \pm 1,4$ m (min. = 4 m, max. = 9 m ; n = 36).

Par ailleurs, le dispositif sensoriel d'un poisson et notamment sa capacité à percevoir des couleurs serait fonction de son biotope (DAVE, 1990). En effet, les espèces fréquentant les eaux profondes disposent de pigments (cônes) dont l'absorption optimale est localisée dans les courtes longueurs d'ondes (470-490 nm) qui prédominent dans cet environnement, avec pour certains une capacité pour des ondes plus longues (bioluminescence). Les poissons côtiers de pleine eau sont eux équipés de deux pigments pour des longueurs d'ondes de 460 et 540 nm. Les espèces de surface sont encore mieux équipées (pigments verts et rouges) et ont un spectre comparable à certaines espèces animales terrestres équipées pour la vision des couleurs (GUTHRIE et MUNTZ, 1993). Plus

encore, des études ont montré l'importance du type d'alimentation (teneur en caroténoïdes) dans l'élaboration des signaux de communication rouges (KODRIC-BROWN, 1989).

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

L'hypothèse la plus généralement admise pour expliquer l'existence du nid réside dans la nécessité de protéger les œufs contre les prédateurs. En effet des expériences de déplacement d'œufs (LEJEUNE, 1985) ont prouvé l'importance des risques de prédation à l'extérieur du nid.

Cependant, les observations relatives aux populations de mollusques dans les nids d'*ocellatus* construits au sein des biocénoses à algues photophiles, entrent en contradiction avec l'hypothèse du rôle du nid comme protection suffisante pour le frai. Ces biocénoses sont remarquables par l'abondance et la diversité de leur malacofaune et une partie des espèces de mollusques sont des prédatrices potentielles d'œufs (POULICEK, 1985).

Ces analyses de peuplement montrent que, d'une part, les mollusques sont aussi fréquents dans les nids qu'aux alentours et que, d'autre part, il se produit durant la nuit un enrichissement des nids en mollusques prédateurs potentiels d'œufs. De plus, lors de l'élaboration du nid, les algues sont secouées, mâchées par le mâle avant d'être incorporées à celui-ci, vraisemblablement pour les débarrasser de la faune qu'elles contiennent (mollusques, polychètes, crustacés). Ces découvertes permettent de réaffirmer le rôle de protection du frai exercé par le mâle nidificateur durant la journée, lorsque la lumière est suffisante pour lui permettre de percevoir les « intrus », éventuels prédateurs potentiels d'œufs.

Rappelons enfin que l'éclosion des œufs est synchrone et nocturne (LEJEUNE et MICHEL, 1986). Ainsi, la période d'éclosion coïncide avec le relâchement de l'activité protectrice du mâle territorial, moment également où les poissons diurnes « disparaissent » et où les poissons nocturnes ne sont pas encore présents. Ce moment paraît donc le plus propice pour la survie des larves. Ce processus pourrait être une stratégie adaptative, complémentaire au comportement de nidification, et qui serait liée à la stratégie générale de protection du frai.

Conclusions

Le but de cette étude était de caractériser chez *Symphodus ocellatus* les comportements agressifs du mâle territorial nidificateur envers des mollusques gastéropodes, comportements jouant un rôle plus ou moins important pour la survie des œufs déposés dans le nid.

Au terme de ce travail, nous pensons pouvoir mettre en évidence que, chez *Symphodus ocellatus* :

1. les mâles territoriaux nidificateurs nettoient constamment leur nid quelle que soit l'espèce de mollusque gastéropode introduite ;
2. qu'ils ont une connaissance de leur environnement biologique habituel suffisante pour pouvoir discriminer visuellement un mollusque gastéropode d'un leurre ;
3. que le système visuel est constitué d'un support neuronal capable de percevoir finement les couleurs, particularité qui supporte la théorie relative à l'utilisation d'une couleur spécifique (le rouge ici) pour la communication optique ;
4. que la protection du frai apportée par le mâle territorial est une réponse aux dangers que représentent certains mollusques gastéropodes partageant son habitat.

Au vu de cette recherche et du premier volet (comportements agonistiques entre *Symphodus ocellatus* et cinq autres espèces de labridés), deux études consacrées au rôle de la nidification et la signification des soins parentaux prodigués par le mâle territorial nidificateur, il paraît évident que *Symphodus ocellatus* et plus généralement les petits labridés méditerranéens (Crénilabres et Corinés) ont l'aptitude de reconnaître et d'interagir préférentiellement avec des individus particuliers, aptitudes largement soutenues par un système visuel bien ajusté.

REMERCIEMENTS

Sans le concours de toute l'équipe de STARESO, nos recherches auraient été rendues plus difficiles. Nous remercions plus particulièrement le Docteur M. POULICEK pour la détermination des mollusques et le Docteur D. BAY pour la réalisation photographique.

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

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

Enfin, le premier auteur bénéficie d'un mandat de Collaborateur scientifique - F.N.R.S. depuis octobre 1996.

BIBLIOGRAPHIE

- DAVE D. (1990). — *Approche comparative des caractéristiques rétinienne et de leur adéquation au comportement de communication optique chez des poissons d'habitats différents*. Mémoire de Licence en Zoologie (non publié), Université de Liège, 50 p.
- GUTHRIE D.M. and R.A. MUNTZ (1993). — Role of vision in fish behaviour. 89-128 in : Pitcher T.J. (Ed.) : *Behaviour of Teleost Fishes* (2° ed.). Chapman & Hall (Fish and Fisheries Series 7), London, 715 p.
- KODRIC-BROWN A. (1989). — Dietary carotenoids and male mating success in the guppy : an environmental component to female choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **25** : 393-401.
- LEJEUNE P. (1985). — Le comportement social des Labridés méditerranéens (Etude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridae méditerranéens des genres *Symphodus* RAFINESQUE, 1810 et *Coris* LACÉPÈDE, 1802). *Cah. Ethol. appl.*, **5** (2) : XII + 208 p.
- LEJEUNE P. et C. MICHEL (1986). — L'éclosion synchrone et nocturne des oeufs de *Symphodus ocellatus* (Pisces : Labridae). Une adaptation complémentaire au comportement de nidification. *Biology of Behaviour*, **11** : 36-43.
- MICHEL C., P. LEJEUNE et J. VOSS (1984). — Introduction à l'étude du comportement de communication intraspécifique des poissons Labridés méditerranéens. *Oceanis*, **10** (5), pp. 539-549.
- MICHEL C., P. LEJEUNE et J. VOSS (1987). — Biologie et Comportement des Labridés Européens (Labres, Crénilabres, Rouquiers, Vieilles et Girelles). *Rev. fr. Aquariologie* (1-2), 80 p.
- MICHEL C. et M. POULICEK (1987). — Les mollusques des biocénoses à algues photophiles en Méditerranée. III. Le problème du nid des poissons labridés. *Cah. Biol. Mar.*, **28** : 1-13.
- MICHEL C. et J. VOSS (1988a). — Communication optique chez les Labridés. *Bull. Soc. Roy. Sciences Liège*, **57** (4-5) : 379-388.
- MICHEL C. et J. VOSS (1988b). — Limitation du milieu de reproduction en relation avec la disparition des couleurs. *Bull. SFECA*, **3** (1) : 139-141.
- MICHEL C. et J. VOSS (1989). — Influence de la couleur des proies dans le choix de la nourriture chez *Symphodus ocellatus* (FORSSKÅL, 1775) *Pisces, Labridae*. Deuxième Congrès International d'Aquariologie (1988), Monaco 1989. *Bull. Inst. océano. Monaco, n° spécial 5* : 169-172.
- POULICEK M. (1984). — Les mollusques des biocénoses à algues photophiles en Méditerranée. I. Comparaison des résultats de trois méthodes de prélèvement. *Cah. Biol. Mar.*, **25** : 419-425.
- POULICEK M. (1985). — Les mollusques des biocénoses à algues photophiles en Méditerranée. II. Analyse du peuplement. *Cah. Biol. Mar.*, **26** : 127-136.
- SIEGEL S. and N.J. CASTELLAN (1988). — *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw-Hill International Editions (Statistics Series), New York, 399 p.
- YLIEFF M.Y. (1995). — *Etude in situ de la dynamique de la défense du nid par le mâle territorial (agressions interspécifiques) chez *Symphodus* (C.) *ocellatus* (FORSSKÅL, 1775), poisson labridé méditerranéen*. Mémoire de Licence en Psychologie (non publié), Université de Liège, 60 p.
- YLIEFF M.Y., C. MICHEL et J. VOSS (1997). — Dynamique de défense du nid chez *Symphodus ocellatus* (FORSSKÅL, 1775), poisson labridé méditerranéen. I. Comportements agonistiques entre le mâle territorial nidificateur et cinq autres espèces de labridés. *Cah. Ethol.*, **17** (1) : 49-74.