

ARTICLE / SYNTHÈSE

Bases biologiques du cannibalisme chez les poissons¹

par

Etienne BARAS²

ABSTRACT : Biological bases of cannibalism in fish

This review of cannibalism in wild and captive fish tries to integrate the respective influences of intrinsic and extrinsic factors in order to understand the variable impact of cannibalism in fish of different ages or sizes in different ecosystems. Cannibalism is analysed at first in a foraging perspective, as an alternative to predation on heterospecifics, and types of cannibalism are briefly reviewed with respect to prey age, ontogenetic interval, and genetic relatedness between predator and prey. Functional mechanisms underlying cannibalism mainly refer to the sensorial capacities of predators and prey to detect each other, to attack or escape the attacks of each other, and to their morphological capacities to ingest each other. These genetic factors are later integrated with behavioural factors in an attempt to understand the nature and extent of prey size selectivity, foraging tactics and strategies of cannibals, and the impact of cannibalism on fish populations. The way these adaptive responses are affected further by ontogenetic interval and environmental variations is analysed in order to propose conceptual models of cannibalistic dynamics in populations, as well as guidelines for mitigating the impact of cannibalism among cultured stocks.

Key-words : Cannibalism / Predation / Foraging strategy / Behaviour / Size selectivity / Environmental influences / Ontogeny / Modelling / Aquaculture / Fish / Literature review

¹ Manuscrit reçu le 26 août 1998 ; accepté le 5 octobre 1998.

² Adresse : Université de Liège, Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture ; 10, Chemin de la Justice, B-4500 Tihange.
Tél. : 085 / 21 48 69 • Fax : 085 / 23 05 92 • e-mail : E.Baras@ulg.ac.be

RESUME

Cette brève revue du cannibalisme chez les poissons vise à intégrer l'influence de facteurs intrinsèques et extrinsèques de manière à appréhender l'impact variable du cannibalisme chez des poissons d'âges différents dans différents écosystèmes. Le cannibalisme est d'abord envisagé comme une stratégie alternative de prédation, et les types de cannibalisme sont brièvement décrits, en fonction du stade de développement de la proie et du prédateur (oeuf, embryon, larve, juvénile, adulte) et de leur degré de parenté (intrafratrie, interfratrie, filial,...). Les bases fonctionnelles du cannibalisme concernent les capacités sensorielles des prédateurs et des proies à se détecter l'un l'autre, à s'attaquer ou à éviter les attaques de leurs congénères, de même que les limitations morphologiques permettant ou non de finaliser l'acte de cannibalisme par une ingestion partielle ou totale de la proie. Ces facteurs de nature génétique, et la manière dont ils varient d'une espèce à l'autre, ou d'un stade de vie à l'autre, sont ensuite rapprochés des comportements des prédateurs et proies, de manière à analyser les connotations tactiques et stratégiques liées à la sélection des proies, et leurs implications quant à l'intensité du cannibalisme au sein des populations de poissons. Ces réponses adaptatives sont ensuite replacées dans leur contexte environnemental, avec pour objectif de proposer des modèles dynamiques d'impact du cannibalisme au cours du temps, de même que des solutions zootechniques permettant de minimiser le cannibalisme au sein des populations captives en aquaculture.

Mots-clés : Cannibalisme / Prédation / Stratégie d'alimentation / Comportement / Sélection des proies / Influences environnementales / Ontogenèse / Modélisation / Aquaculture / Poisson / Revue de littérature

1. Introduction

Le cannibalisme est défini comme « *l'acte de tuer et de consommer, en entier ou en partie, un individu de la même espèce, quel que soit son âge ou son niveau de développement* ». Interprété à l'origine comme un phénomène rare, voire même un artefact expérimental en contexte de stabulation monospécifique, le cannibalisme s'est en fait avéré être un phénomène fréquent, qui, à l'heure actuelle, est considéré comme un des facteurs fondamentaux de la dynamique des populations sauvages et captives. SMITH et REAY (1991), qui ont proposé une première revue de la littérature consacrée au cannibalisme chez les poissons, ont mis en évidence son existence chez 36 familles de poissons. Des études plus récentes, dédiées à la dynamique des populations d'espèces nouvelles pour l'aquaculture, ont quasi systématiquement répertorié l'existence de ce phénomène, essentiellement aux stades larvaires et juvéniles. Aussi, à l'heure actuelle, c'est davantage l'absence de cannibalisme chez une espèce qui est considérée comme exceptionnelle, et non son existence (DOMINEY et BLUMER, 1984).

Cet article de synthèse a pour objectif de resituer le cannibalisme dans son contexte éco-éthologique, afin de mieux percevoir les éléments comportementaux et environnementaux susceptibles de susciter son émergence, de moduler son intensité et sa dynamique au sein de populations naturelles et captives. De manière à alléger la structure du manuscrit, seuls les noms scientifiques des espèces sont cités dans le texte, les noms vernaculaires de ces espèces de même que leur position systématique étant repris dans l'appendice A.

2. Avantages et inconvénients du cannibalisme par rapport à d'autres types de prédation

A de rares exceptions près, le cannibalisme correspond à un acte d'ingestion volontaire, impliquant une décision du prédateur quant à la sélection des proies, et peut donc être analysé dans le contexte des théories biologiques relatives à l'optimisation de la recherche et de la prise de nourriture (« *optimal foraging theories* » ; PYKE, 1984 ; HART, 1986 ; STEPHENS et KREBS, 1986 ; DONG et POLIS, 1992). Aussi, le comportement cannibale sera sélectionné préférentiellement à un acte de prédation interspécifique lorsque l'incrément de « *fitness* » (*i.e.* probabilité que ses gènes soient représentés dans la ou les futures générations) conféré par le cannibalisme excédera celui conféré par la prédation interspécifique. Ce principe fondamental fait appel aux notions de retour énergétique, d'énergie et de temps consacrés à la recherche et à la capture de la proie, de même qu'aux risques de prédation inhérents à cette recherche et/ou à cette capture (**tableau I**).

Tableau I. Modèle conceptuel de prise de décision chez un prédateur susceptible d'effectuer une sélection entre proies conspécifiques et hétérospécifiques.
Conceptual model of decision making in predators, as it applies to cannibalism.

Sur base de la théorie de recherche de la nourriture, le cannibalisme s'exerce préférentiellement à la prédation lorsque :

Relying on optimal foraging theory, cannibalism is selected against predation of heterospecific prey when :

$$F_c = [E_c - (rC + k_1 MP + k_2 MR + k_3 P) / b] / T_c > E_h / T_h = F_h$$

où : *c* et *h* sont associés respectivement à la consommation de proies conspécifiques et hétérospécifiques, *F* représente l'accroissement de fitness conféré par la prédation, *E* l'énergie de la proie et *T* le temps nécessaire à sa capture. *MP*, *MR* et *P* sont des risques supplémentaires de blessure ou de mortalité du prédateur suite à l'attaque par un autre prédateur (*MP*), à une retaliation par la proie (*MR*) ou à la transmission de pathogènes (*P*). Les termes *b*, *k*₁, *k*₂ et *k*₃ sont des coefficients transformant respectivement *E*, *MP*, *MR* et *P* en fitness. *C* est la probabilité de consommer un congénère génétiquement proche et *r* est proportionnel au degré de parenté (adapté de PYKE, 1984, et DONG et POLIS, 1992).

where : c and h are suffixes referring to the predation on conspecific or heterospecific prey, F is the fitness of the predator, E is the energy return from the prey and T is the time required to access and capture the prey. MP, MR and P are risks of predator's injury or death consecutively to an attack by another predator (MP), to retaliation by its victim (MR) or to increased contamination by pathogens (P). Terms b, k₁, k₂ and k₃ are coefficients converting into fitness E, MP, MR and P, respectively. C is the probability of eating a relative, and r is proportional to the relatedness between the predator and its prey (modified after PYKE, 1984, and DONG and POLIS, 1992).

La similitude voire l'identité des habitats et des rythmes d'activité des prédateurs et des proies permettent au cannibale de minimiser les dépenses énergétiques consacrées aux migrations trophiques et à la recherche de proies. Les proies conspécifiques représentent des ressources alimentaires de qualité, dont la composition organoleptique est aussi proche que possible des besoins énergétiques des prédateurs, et qui constituent généralement un substrat de croissance plus favorable que les proies hétérosécifiques (BARAS, 1998a ; **fig. 10**). Les oeufs, de par leur richesse en certains éléments essentiels (*e.g.* caroténoïdes ; *Gasterosteus aculeatus* ; SARGENT, 1992), constituent notamment une source privilégiée de nutriments pour les adultes, d'autant plus favorable que leurs facultés d'échapper au prédateur sont inexistantes et que le temps de recherche est nul pour un géniteur effectuant une garde parentale. La plus forte croissance conférée par l'exercice du cannibalisme diminue le risque de prédation, octroie une plus forte probabilité de survie au prédateur (WERNER et GILLIAM, 1984) et, dans certains cas, influence directement son succès reproducteur (MEFFE et CRUMP, 1987).

A contrario, le fait même de consommer un congénère risque de diminuer la fitness du prédateur, d'autant plus que la parenté entre le prédateur et la proie est grande (JONES, 1982 ; SMITH et REAY, 1991 ; DONG et POLIS, 1992). De même, l'exercice du cannibalisme préférentiellement à la prédation interspécifique entraîne un risque accru de contamination par des pathogènes, lequel est, en théorie, d'autant plus élevé que la proximité taxonomique entre le prédateur et la proie est grande, et donc maximal dans le contexte du cannibalisme. Par rapport à d'autres types de prédation, le cannibalisme est fréquemment caractérisé par un rapport plus faible de tailles entre le cannibale et sa proie, surtout aux stades larvaires (*e.g.* CUFF, 1977 ; HECHT et APPELBAUM, 1988 ; VAN DAMME *et al.*, 1989 ; **tableau III**). Si cette caractéristique est susceptible de maximiser l'apport énergétique en fonction du temps de recherche de la nourriture (quotient E/T, **tableau I**), elle implique également un risque plus élevé de retaliation de la part de la proie entraînant une blessure, voire la mort du cannibale (POLIS, 1981), particulièrement chez les espèces à rayons épineux (*e.g.* BRABRAND, 1995). De même, la manipulation et l'ingestion d'une proie de grandes dimensions requièrent un laps de temps plus long, réduisent la mobilité et les capacités de fuite du cannibale, qui devient plus vulnérable lors d'agressions par des congénères territoriaux (BARAS et TISSIER, non publié) ou d'attaques par des prédateurs (CUFF, 1980). Ce risque est variable suivant la ségrégation spatiale entre le cannibale et ses proies, et donc suivant la nécessité pour le cannibale d'effectuer des migrations trophiques vers des milieux méconnus et moins sécurisants.

L'exercice du cannibalisme est donc susceptible de conférer au cannibale un ensemble d'avantages, à court terme (avantages « tactiques ») et/ou à long terme (avantages « stratégiques »), qui permettent de comprendre que nombre d'espèces aient sélectionné, au cours de leur évolution, ce mode de prédation comme une réponse adaptative efficace à une raréfaction des ressources alimentaires, voire même dans un contexte trophique non limitant (*cf.* § 6.4).

3. Types de cannibalisme

La classification proposée par SMITH et REAY (1991) a eu pour mérite de classer les actes de cannibalisme en fonction du stade de développement des acteurs (*i.e.* prédateur-proie), de leur appartenance à une cohorte ou classe d'âge (intracohorte *vs.* intercohorte), et de leur parenté (*i.e.* cannibalisme filial, interfratrerie ou intrafratrie). En milieu naturel, où plusieurs cohortes ou fratries peuvent coexister, les cas de figure possibles sont extrêmement diversifiés (fig. 1).

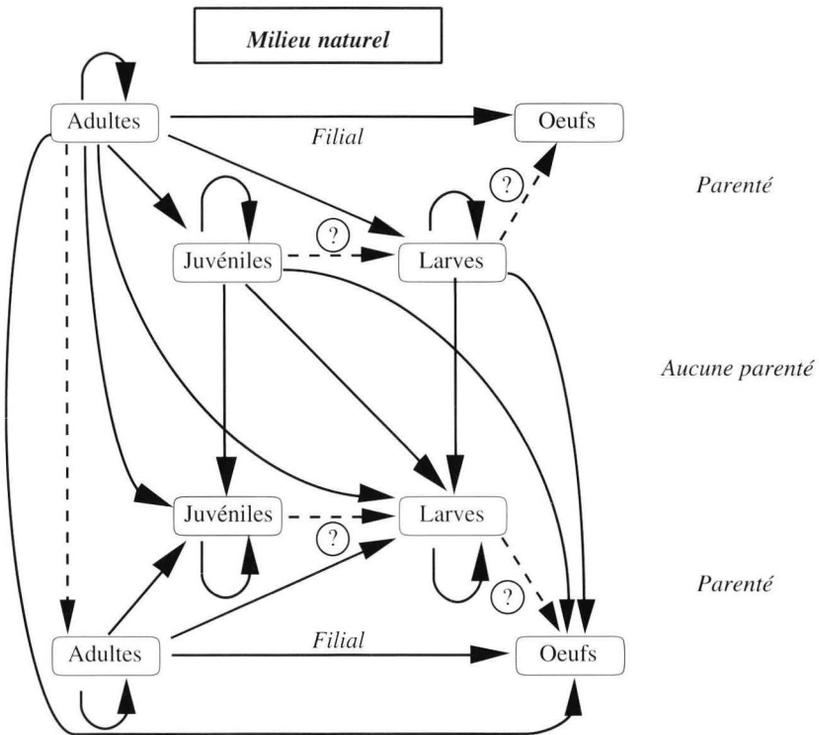


Fig. 1. Illustration des différents types de cannibalisme chez les poissons en milieu naturel en fonction des stades de développement du prédateur et de la proie, et de leurs liens de parenté. Les situations effectivement décrites dans la littérature sont reprises en trait plein, tandis que les traits pointillés représentent des situations possibles, mais non décrites à l'heure actuelle (adapté d'après la classification de SMITH et REAY, 1991).

Illustration of different types of cannibalism among fish populations in natural environments, with respect to ontogenetic interval and genetic relatedness between cannibal and prey. Solid lines refer to cases reported in the literature, whereas dotted lines correspond to possible, but still undocumented cases (adapted from the classification by SMITH and REAY, 1991).

En aquaculture, où la structure de la population est généralement mieux contrôlée, les relations de cannibalisme se limitent à un contexte intracohorte (poissons de même âge), et parfois même à un contexte intrafratrie pour les espèces à fécondité élevée (e.g. 1 ponte par environnement d'élevage ; **fig. 2**).

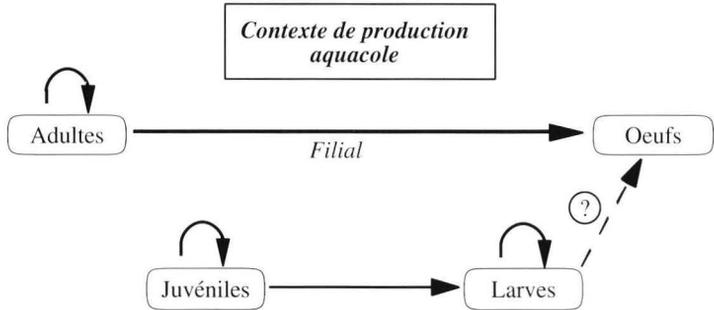


Fig. 2. Illustration des différents types de cannibalisme chez les poissons en aquaculture, considérant l'utilisation d'une seule fratrie. Les situations effectivement décrites dans la littérature sont reprises en trait plein, tandis que les traits pointillés représentent des situations possibles. Le cannibalisme effectué par les juvéniles sur les larves est fonction de l'intensité de la croissance différentielle au sein de la population.

Illustration of the main types of cannibalism among kins in aquaculture. Solid lines refer to cases reported in the literature, whereas dotted lines correspond to possible, but still undocumented cases. Cannibalism by juveniles on larvae depends on the extent of differential growth among the population.

3.1. Cannibalisme sur les oeufs

Ce type de cannibalisme fait exclusivement appel à une relation passive, puisque, par définition, la proie n'a aucune possibilité d'éviter l'attaque du prédateur. Son occurrence en milieu naturel est fréquente lorsque n'existe aucune parenté directe entre l'oeuf et son prédateur (e.g. *Centrarchidae*, DOMINEY, 1981 ; *Engraulidae*, VALDES *et al.*, 1987). En termes écologiques, la prédation par des adultes sur la progéniture d'autrui est souvent interprétée comme conférant au prédateur une probabilité plus élevée de voir ses propres gènes représentés dans la génération future, par simple élimination des concurrents potentiels. Ce principe général est également applicable à toute forme de cannibalisme des stades post-éclosion (larves, juvéniles, adultes), ce qui justifie la fréquence de ces types de cannibalisme chez les poissons (SMITH et REAY, 1991).

Sur base du principe énoncé précédemment, le *cannibalisme filial* exercé sur les oeufs devrait être plus rare, mais sa présence a été recensée chez plus de 25 espèces, essentiellement représentatives des guildes présentant un degré élevé de protection de la progéniture (garde du nid, incubation buccale ; BALON, 1975, 1981). Ce paradoxe apparent (investissement parental élevé

débouchant sur une consommation de l'objet gardé) a fait l'objet de plusieurs revues détaillées (e.g. SMITH et REAY, 1991 ; SARGENT, 1992 ; SMITH et WOOTTON, 1995). Il s'explique notamment par le fait que le prédateur est en contact permanent avec sa proie (probabilité maximale de rencontre) et par différents facteurs, variables suivant les espèces et les conditions environnementales. Chez les incubateurs buccaux, comme les *Cichlidae*, l'ingestion des oeufs peut être la conséquence d'une perturbation du géniteur (EYESON, 1983), et c'est un des rares cas où le cannibalisme perd sa connotation d'ingéré « volontaire ». Chez certaines espèces effectuant une garde des oeufs comme *Trichogaster trichopterus* (KRAMER, 1973), le cannibalisme filial survient lorsque le comportement parental n'est pas élicité de manière correcte, de telle sorte que les oeufs apparaissent comme une proie. Chez d'autres espèces effectuant une garde des oeufs, le cannibalisme filial survient précisément parce que le comportement parental a été élicité, mais dans des conditions où le parent effectuant la garde n'a pas accès à des ressources alimentaires suffisantes au cours de cette garde, ou si la garde est trop longue. MARCONATO *et al.* (1993) ont ainsi mis en évidence que la probabilité de cannibalisme filial chez le mâle de *Cottus gobio* était fonction du temps écoulé depuis le début de la garde. Ils en ont déduit que le cannibalisme correspondait, dans ces circonstances, à une réponse adaptative, ou plus exactement préventive, visant à réduire le risque d'un décès du gardien avant l'éclosion des oeufs. Une interprétation également admise de ce phénomène dans le cas de pontes de faible effectif (SCHWANCK, 1986 ; PETERSEN et MARCHETTI, 1989 ; LAVERY et KEENLEYSIDE, 1990) ou de faible qualité (SARGENT, 1992), est que le coût de la garde excède le bénéfice conféré par la naissance des jeunes. Dans ce contexte, le cannibalisme filial permet de récupérer une partie de l'énergie investie et permet au géniteur de la réinvestir plus rapidement dans un nouveau cycle reproducteur.

Le cannibalisme des oeufs au sein d'une même fratrie a été observé chez les chondrichtyens (WOURMS *et al.*, 1988), chez lesquels l'embryon dispose d'une dentition fonctionnelle, et chez le coelacanthe *Latimeria chalumnae* (WOURMS *et al.*, 1980), mais dans ces cas précis, il s'agit d'oophagie intra-utérine, qui peut se prolonger par de l'adelphopagie intra-utérine (*i.e.* consommation de l'embryon). Ces cas de figure sont également envisageables chez les téléostéens vivipares bien qu'aucune étude ne l'ait mis clairement en évidence. Chez les téléostéens ovipares, par contre, le cannibalisme des oeufs au sein d'une même fratrie est relativement peu probable, compte tenu du faible temps d'incubation des oeufs (*Salmonidae* exceptés), du temps imparti à la phase d'alimentation endogène stricte (résorption de la vésicule vitelline) et du temps nécessaire au développement des structures de prédation chez la larve. La somme de ces différents délais excède largement la variabilité du moment d'éclosion chez la plupart des espèces et rend peu plausible l'existence de ce type de cannibalisme. En contexte interfratrie ou intercohorte, par contre, le cannibalisme des oeufs par les larves a été décrit chez les *Scombridae* (HUNTER et KIMBRELL, 1980), les *Gadidae* (SUMIDA et MOSER, 1980) et chez les *Engraulidae* (BROWNELL, 1987), mais son impact est moindre que celui du cannibalisme exercé par les juvéniles et par les adultes.

3.2. Cannibalisme entre larves, et entre juvéniles

Le cannibalisme des stades post-éclosion implique une prédation active, faisant appel à des tactiques d'approche et d'ingestion des proies par les cannibales, de détection et d'évitement des cannibales par les proies (*cf.* § 4). Compte tenu de la différence entre les habitats sélectionnés par les adultes et les stades précoces, le cannibalisme filial des stades post-éclosion est quasi exclusivement restreint aux incubateurs buccaux (*e.g.* *Cichlidae* ; EYESON, 1983) et aux espèces vivipares (*e.g.* *Poeciliidae* ; LOEKHE *et al.*, 1982).

La fréquence des autres interactions cannibalistiques (intercohorte, intra-cohorte interfratrie et intracohorte intrafratrie) est d'autant plus grande que les potentialités de prédation de l'espèce concernée sont grandes, que la disparité des tailles favorise l'expression du cannibalisme, que le métabolisme du prédateur est élevé, et que les habitats utilisés par le prédateur et la proie sont similaires. Le cannibalisme intercohorte est le plus fréquemment cité en milieu naturel, tandis que le cannibalisme intracohorte l'est davantage en aquaculture, où les potentialités de croissance de l'espèce sont maximisées et où l'absence de proies vivantes alternatives est susceptible de favoriser l'expression de la prédation intraspécifique. A cet égard la distinction inter- intrafratrie n'est pas strictement liée au contexte d'élevage, mais bien au fait que, chez certaines espèces comme le brochet *Esox lucius*, le cannibalisme s'exerce préférentiellement à l'égard de proies génétiquement distinctes que vis-à-vis des frères et soeurs (BRY et GILLET, 1980). C'est le cas également chez les *Cichlidae*, les *Cyprinodontidae*, les *Gasterosteidae*, les *Poeciliidae* et les *Salmonidae* (synthèse in SMITH et REAY, 1991). Le mécanisme de reconnaissance impliqué dans cette discrimination fait probablement appel à la chémoréception, bien que cette hypothèse reste à démontrer.

L'émergence du cannibalisme au sein d'une même fratrie varie en fonction des espèces, essentiellement selon la vitesse de développement et la température d'élevage, mais également en fonction du caractère prédateur de l'espèce concernée, et notamment de la section de sa gueule (**tableau II**). En pratique, le cannibalisme ne peut s'exercer si les structures permettant à la larve de s'alimenter et de « sucer » sa proie ne sont pas mises en place (basioccipital, parasphénoïde, operculaire, suspensorium, dents buccales et pharyngiennes ; LAUDER, 1985, in VANDEWALLE *et al.*, 1997). Ces principes fondamentaux expliquent notamment que le cannibalisme débute moins de 24 heures après la résorption de la vésicule vitelline (*circa* 4 jours après éclosion) chez les *Clariidae* (espèces tropicales prédatrices à forte croissance ; BARAS, 1998a). Chez *Cyprinus carpio* (espèce non prédatrice de milieu tempéré), par contre, aucun cannibalisme ne survient au cours des deux premières semaines de vie (VAN DAMME *et al.*, 1989). Chez *Esox lucius*, le moment d'émergence est hautement variable suivant les conditions environnementales, et notamment suivant la densité de proies alternatives. Ainsi HUNT et CARBINE (1951) et GILES *et al.* (1986) observent l'occurrence de cannibalisme chez cette espèce à des tailles ≤ 30 mm, alors que BRY *et al.* (1992) n'ont relevé aucun cas de cannibalisme chez des juvéniles ≤ 60 mm élevés en étangs et disposant de fortes densités de proies alternatives.

Tableau II. Age à l'émergence du cannibalisme chez différentes espèces de poissons en environnement expérimental. L et J correspondent aux stades larvaire et juvénile.
Age (post-hatching days) at the emergence of cannibalism in different fish species reared in experimental enclosures. L and J refer to larval and juvenile stages, respectively.

Espèce	Emergence (jours post-éclosion)	Stade (L / J)	Référence
<i>Stizostedion vitreum</i>	4 j	L	LOADMAN <i>et al.</i> , 1986
<i>Heterobranchus longifilis</i>	4 j	L	BARAS, 1998a
<i>Clarias gariepinus</i>	4 j	L	BARAS, non publié
	7 j	L	HECHT et APPELBAUM, 1988
<i>Morone saxatilis</i>	6 j	L	BRAID et SHELL, 1981
<i>Perca fluviatilis</i>	8 j	L	BARAS, non publié
<i>Cyprinus carpio</i>	14-18 j	L	VAN DAMME <i>et al.</i> , 1989
<i>Esox lucius</i>	20 j	J	HUNT et CARBINE, 1951 ; GILES <i>et al.</i> , 1986 ;
	27-35 j	L	BRY <i>et al.</i> , 1992
<i>Seriola quinqueradiata</i>	23 j	J	SAKAKURA et TSUKAMOTO, 1996

3.3. Cannibalisme entre adultes

Compte tenu de la croissance relative plus faible des stades adultes, le cannibalisme est nettement plus rare chez ces stades, et quasi inexistant en aquaculture, à l'exception de quelques espèces à fort potentiel de prédation (*e.g. Esox lucius*). En milieu naturel, un cas particulier du cannibalisme entre adultes est celui de *Cottus bairdi* lors de la reproduction. La parade de synchronisation des géniteurs de cette espèce implique en effet fréquemment que le mâle, qui effectue la garde des oeufs, prenne partiellement la tête de la femelle (consentante) dans sa gueule (MORRIS, 1956, *in* TURNER, 1986). Dans le cas d'un mâle gardant déjà une ou plusieurs pontes et ne s'étant pas alimenté depuis longtemps, cette parade peut déboucher sur un acte de cannibalisme.

4. Séquences comportementales

A l'exception du cannibalisme sur des proies dépourvues de mobilité, comme les oeufs, tout acte de cannibalisme peut être décomposé en cinq phases distinctes, dans l'ordre :

- motivation (appétit croissant) ;
- détection de la proie ;
- approche de la proie (détection du cannibale par la proie) ;
- capture et manipulation de la proie ;
- ingestion et digestion.

4.1. Appétit

La variation de l'appétit, condition *sine qua non* à l'exercice du cannibalisme (impliquant la notion de consommation), est fonction de facteurs environnementaux, sociaux et individuels (*i.e.* repas précédent) qui affectent le métabolisme et la vitesse de digestion (*cf.* § 5). En théorie, le stimulus de faim atteint sa valeur maximale lorsque la proie précédente est complètement évacuée de l'estomac, et donc d'autant plus rapidement que son contenu énergétique est faible et aisément digestible, que la température est élevée, et que l'individu cannibale est jeune (corrélation négative entre le métabolisme et la taille chez une même espèce en conditions standardisées ; synthèse *in* JOBLING, 1994).

4.2. Détection de la proie et du prédateur

La détection des proies par les cannibales, et des cannibales par les proies fait appel aux organes des sens, dont la prédominance varie d'une espèce à l'autre. Chez les *Salmonidae* et les percomorphes (*e.g.* *Cichlidae*, *Percidae*), la vision est le principal mode de détection. Chez les Siluriformes (*e.g.* *Clariidae*), la vision a une importance nulle ou très réduite par rapport à la chémoréception, au toucher (*e.g.* barbillons) ou à la détection de vibrations (neuro-mastes libres, ligne latérale, appareil de Weber), comme l'ont mis en évidence les expériences de privation sensorielle de HECHT et APPELBAUM (1988).

La mise en place des organes des sens au cours de l'ontogénèse est généralement progressive (synthèse *in* BLAXTER, 1986). Ainsi, les yeux de la plupart des espèces au moment de la première alimentation exogène sont exclusivement composés de cônes (*e.g.* O'CONNELL, 1981). Les cellules en bâtonnets, qui conditionnent l'adaptation à la lumière et à l'obscurité, de même que les réponses rétinomotrices et la perception des mouvements (notamment ceux des prédateurs), n'apparaissent que plus tard (*e.g.* 9 jours post-éclosion chez *Brachydanio rerio* ; BRANCHEK et BREMILLER, 1984). Chez quelques espèces comme *Poecilia reticulata*, par contre, les bâtonnets sont présents dès la naissance, et même chez l'embryon (KUNZ *et al.*, 1983). Cette apparition précoce est interprétée comme la conséquence d'une pression évolutive, en l'occurrence du risque élevé de cannibalisme filial par la mère dès la naissance. Compte tenu de la mise en place progressive des organes des sens au cours de l'ontogénèse, le mode de détection des prédateurs par les larves peut également différer de celui utilisé par les adultes et les juvéniles. C'est notamment le cas chez *Heterobranchus longifilis*, dont le cannibalisme repose sur le sens tactile chez les larves, tandis que les juvéniles n'utilisent pas le sens du toucher mais se basent davantage sur la détection des vibrations (BARAS, 1998a). Dans le cas d'un cannibalisme intercohorte (*e.g.* juvénile sur larve), le prédateur et la proie peuvent donc se baser sur des sens fondamentalement différents pour la détection.

La compréhension des modes de détection est fondamentale dans l'analyse des tactiques et stratégies d'approche chez les cannibales, des tactiques et stratégies d'évitement chez les proies, et essentielle pour la sélection de mesures zootechniques visant à réduire l'intensité du cannibalisme.

4.3. Stratégies d'approche des cannibales

Chez les cannibales qui utilisent le sens du toucher pour détecter leurs proies (e.g. larves de *Clarias gariepinus* ; HECHT et APPELBAUM, 1988), la tactique « contact-attaque-ingestion » est généralement la plus efficace, notamment parce que leurs proies ne disposent pas de moyens de détection à distance. Chez les espèces dont la détection repose sur la vision ou sur les vibrations, les stratégies d'approche peuvent être plus sophistiquées. Chez les juvéniles de *Heterobranchus longifilis*, les cannibales réduisent la fréquence et l'intensité de leurs interactions agonistiques préalablement à l'acte de cannibalisme (fig. 3). Cette passivité apparemment délibérée est interprétée comme un comportement adaptatif permettant au cannibale de tromper ses proies quant à son statut réel en ne réagissant pas à leurs stimuli tactiles, ce qui permet de réaliser l'acte de cannibalisme plus efficacement (BARAS, 1998a). Cette tactique d'embuscade passive n'est toutefois pas strictement applicable chez les espèces « visuelles », du moins en milieu ouvert.

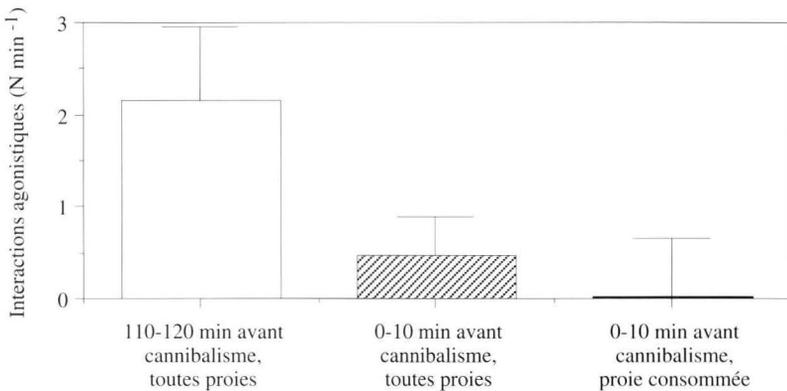


Fig. 3. Évolution du comportement agonistique du juvénile cannibale de *Heterobranchus longifilis*, mettant en évidence la passivité délibérée du cannibale préalablement à la consommation de la proie. Cette passivité est interprétée comme une tactique permettant de réduire la probabilité de détection du cannibale par les proies (modifié de BARAS, 1998a).

*Variation between the frequency of aggressive interactions by juvenile vundu catfish *Heterobranchus longifilis* towards any prey two hours before cannibalism (open bar), towards any prey 10 minutes before cannibalism (dashed bar), and towards the prey eventually consumed over its last ten minutes of life (solid bar). The deliberate passiveness of the cannibal prior to cannibalism is interpreted as an adaptive tactics, aiming at reducing its probability of being detected by wandering prey, and at increasing its predatory success (after BARAS, 1998a).*

4.4. Mécanismes de défense des proies

Pour contrer les attaques d'individus cannibales ou de prédateurs qui possèdent des capacités de nage plus grandes, les proies ont développé, au cours de leur évolution, des mécanismes de défense et de prévention du cannibalisme, qui sont de nature biochimique, morphologique ou comportementale.

Au plan *biochimique*, la toxicité des gamètes a été remarquée chez les Tétræodontiformes, mais est rare au sein de la Superclasse des Poissons (FUHRMAN *et al.*, 1969) alors que ce phénomène est plus fréquent chez d'autres vertébrés, comme les amphibiens (DURANT *et al.*, 1983, in FITZGERALD et WHORISKEY, 1992). L'interprétation fonctionnelle de cette rareté fait appel à la fécondité élevée des poissons, trop élevée que pour que le cannibalisme ait constitué une pression évolutive suffisante pour favoriser la sélection de gamètes à propriétés toxiques (ORIANI et JANZEN, 1974). Au plan *morphologique*, les rayons épineux des nageoires, ou les épines corporelles (*e.g.* Tétræodontiformes) des juvéniles et des adultes représentent des limitations dissuasives pour le cannibale, d'autant plus que leur présence est susceptible d'occasionner la mort du prédateur (*e.g.* *Perca fluviatilis* ; BRABRAND, 1995). Chez les larves, le risque de prédation et, par extension, de cannibalisme, peut être réduit par l'existence de structures additionnelles, absentes chez le juvénile et chez l'adulte, et qui accroissent la section corporelle ou minimisent la facilité d'ingestion (*e.g.* épines chez les poissons marins).

Au niveau *comportemental*, les réponses adoptées par les proies sont de nature individuelle ou collective. A partir de l'âge de 15 jours, les larves de *Seriola quinqueradiata* adoptent fréquemment une posture en J en présence de cannibales (SAKAKURA et TSUKAMOTO, 1996 ; **fig. 4**). Ce comportement permet à la proie d'augmenter sa section corporelle apparente, ce qui limite son risque de prédation. Cette tactique dissuasive est en principe limitée aux espèces se basant essentiellement sur la vision pour la détection et l'identification des proies, et son efficacité est théoriquement plus élevée pour des attaques frontales ou caudales que pour des attaques latérales. Cette posture ne disparaît qu'à l'âge de 27 jours, lorsque se développe le comportement de banc chez les juvéniles de cette espèce. Un comportement similaire, caractérisé par l'adoption d'une posture en C a été décrit chez les larves de plusieurs espèces confrontées à des prédateurs (synthèse in EATON et DiDOMENICO, 1986). Chez *Brachydanio rerio*, cette réponse peut être élicitée au stade larvaire et même au stade embryonnaire (44 heures après fécondation), par simple application d'un stimulus vibratoire, qui excite un neurone de Mauthner (caudal ou rostral) et déclenche une réponse réticulospinale de faible latence (< 40 ms).

Les réponses collectives font appel à un regroupement des proies en structures sociales à comportements polarisés (banc ; « *schooling* ») ou non polarisés (agrégats sociaux ; « *shoaling* » ; *e.g.* *Gobiomorus dormitor* ; MCKAYE *et al.*, 1979). Ces groupes permettent non seulement d'augmenter la probabilité de détection d'un prédateur (« *many eyes hypothesis* »,

MILINSKI, 1986), mais également de dérouter ce prédateur par des dynamiques sophistiquées d'éclatement de groupe (MILINSKI, 1979 ; synthèses *in* PITCHER, 1986 ; FUMAN et MAGURRAN, 1994). Un prédateur « visuel » se trouve alors confronté à une série de cibles multiples, à trajectoires contrastées, ce qui réduit l'efficacité de poursuite optocinétique, retarde ou inhibe sa décision d'attaque d'une cible précise et limite son efficacité de prédation. Bien que non démontré, le même principe est probablement d'application chez des prédateurs se basant sur la détection de vibrations (*e.g.* *Heterobranchus longifilis*), et chez lesquels une confusion semblable pourrait être engendrée par des cibles multiples (BARAS, 1998a). Pour des prédateurs tactiles, par contre, le regroupement des proies aurait un effet opposé, puisqu'il favoriserait la probabilité de contact entre prédateur et proie.

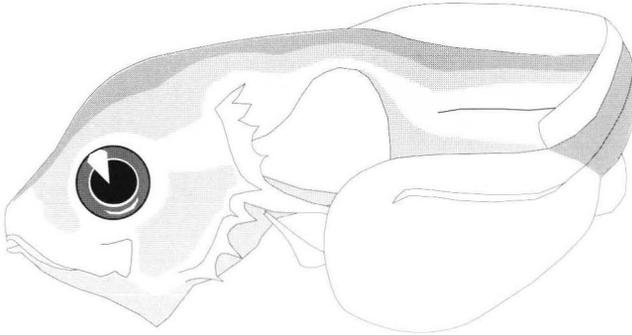


Fig. 4. Illustration de la posture en « J » adoptée par le thon « yellowtail » *Seriola quinqueradiata* en présence d'un prédateur, permettant de tromper ce prédateur quant à sa taille réelle (redessiné d'après SAKAKURA et TSUKAMOTO, 1996).
Illustration of the 'J' posture exhibited by juvenile yellowtail Seriola quinqueradiata upon the approach of a cannibal. The posture is deemed to enable the prey to confuse the predator about its actual size, and to decrease its risk of being ingested (redrawn after SAKAKURA and TSUKAMOTO, 1996).

A ces réponses comportementales de nature essentiellement réactive se superposent des comportements de nature essentiellement prédictive, consistant en une ségrégation spatiale plus ou moins stricte des proies et de leurs prédateurs. L'observation des larves et juvéniles de poissons dulçaquicoles le long des berges des lacs ou des rivières, zones difficilement accessibles à des prédateurs, et à des cannibales plus âgés, est généralement interprétée dans ce contexte (DAVIS, 1985 ; BARAS et NINDABA, sous presse). Cette ségrégation spatiale n'est toutefois pas permanente (*cf.* § 5) et est à priori inefficace dans le cadre du cannibalisme intracohorte ou intrafratrie, où la concentration des individus de même âge sur un espace restreint risque au contraire d'accroître ce type de cannibalisme (*cf.* § 6.3).

4.5. Logistique de cannibalisme et capture de la proie

Une fois la proie détectée et approchée, le cannibale doit être en mesure de la capturer. Chez quelques espèces, l'exercice du cannibalisme ne requiert pas que le cannibale ait une taille supérieure à celle de sa proie. C'est le cas des *Serrasalminae* (e.g. *Serrasalmus nattereri*), qui effectuent un cannibalisme partiel, et des larves de *Stizostedion vitreum* (*Percidae*), qui peuvent s'attaquer à des congénères de taille supérieure, du moins au stade larvaire (CUFF, 1980). Chez la majorité des espèces, le cannibalisme est toutefois intimement lié à un rapport minimum de tailles entre le cannibale et sa proie (logistique de cannibalisme), qui peut varier suivant le stade de développement et le mode de capture de la proie.

4.5.1. Cannibalisme I

Chez plusieurs espèces de poissons, le cannibalisme exercé par les larves consiste en une capture de la proie par la queue, une ingestion progressive de la proie jusqu'à la tête, qui est ensuite abandonnée par le prédateur (CUFF, 1980 ; **fig. 5**). Ce cannibalisme incomplet (également dénommé *Cannibalisme I*) n'est pas systématiquement présent par toutes les espèces. Il existe chez *Stizostedion vitreum* (CUFF, 1980 ; LOADMAN *et al.*, 1986), *Clarias gariepinus* (HECHT et APPELBAUM, 1988), *Cyprinus carpio* (VAN DAMME *et al.*, 1989) et *Heterobranchus longifilis* (BARAS, 1998a). Chez *Esox lucius*, son occurrence semble être fonction des conditions environnementales (BRY *et al.*, 1992).

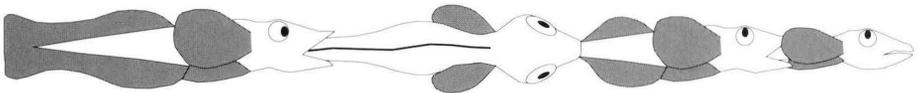


Fig. 5. « Tel est pris qui croyait prendre ». Illustration du cannibalisme I en chaîne, observé chez les larves du doré jaune *Stizostedion vitreum* (dessiné d'après les observations de CUFF, 1980).

« *Nobody's perfect* ». Illustration of type I cannibalism (prey ingested tail-first and sucked to the head, which is eventually discarded) and its possible occurrence in chains of up to four fish, as observed in larvae of walleye *Stizostedion vitreum* (drawn after the description by CUFF, 1980).

Les proies étant ingérées par leur extrémité caudale, ce type de cannibalisme ne requiert pas un rapport de tailles prédateur / proie particulièrement élevé (**tableau III**). A titre d'exemple, le rapport de tailles effectif entre prédateurs et proies est de 1,28 chez les larves de *Clarias gariepinus* (HECHT et APPELBAUM, 1988), et l'ingestion peut durer plusieurs heures. Le paroxysme de ce type de cannibalisme a été observé chez les larves de *Stizostedion vitreum*, qui peuvent attaquer des proies plus grosses qu'elles et dont l'ingestion requiert jusqu'à 24 heures (CUFF, 1980). En raison de la grande taille relative de la proie,

qui limite la mobilité du prédateur pendant l'ingestion, et en raison de la durée de cette ingestion, un cannibale en cours d'ingestion peut lui-même se faire attaquer, de telle sorte que des chaînes de cannibalisme peuvent effectivement survenir au sein de la population (maximum de quatre individus observé par CUFF, 1980 ; **fig. 5**). Ce comportement implique également qu'un cannibale peut, indirectement, s'attaquer à un congénère presque deux fois plus grand que lui.

4.5.2. Cannibalisme II

Le cannibalisme partiel est progressivement remplacé par un cannibalisme complet (*Cannibalisme II* ; **fig. 6**) qui apparaît chez les stades juvéniles, et parfois même à la fin du stade larvaire (*Perca fluviatilis*, BARAS non publié). Le cannibalisme II requiert un rapport de tailles plus élevé entre le prédateur et sa proie, strictement imputable à des critères morphologiques, puisque (par définition) la section de la gueule du cannibale doit excéder la section de sa proie pour permettre l'ingestion complète de celle-ci. Chez les *Clariidae*, la section maximale de la proie correspond à la section de la tête. Chez d'autres espèces, notamment chez les *Percidae*, la section maximale se situe au niveau des premiers rayons de la nageoire dorsale. Ce quotient prédateur / proie permettant l'exercice du cannibalisme II chez les juvéniles est souvent présenté comme une constante (**tableau III**). Chez certaines espèces, comme *Gadus morhua*, la relation entre la longueur corporelle et la hauteur corporelle est linéaire dans la gamme 5-160 mm (longueur standard), tandis que la relation entre la longueur corporelle et la hauteur de la gueule suit une courbe logarithmique (OTTERÅ et FOLKVORD, 1993). Cette variation ontogénétique suggère que la faisabilité du cannibalisme chez la morue s'accroît au cours du stade larvaire, atteint son maximum chez des cannibales de longueur standard de 22 mm, puis décroît progressivement par la suite.

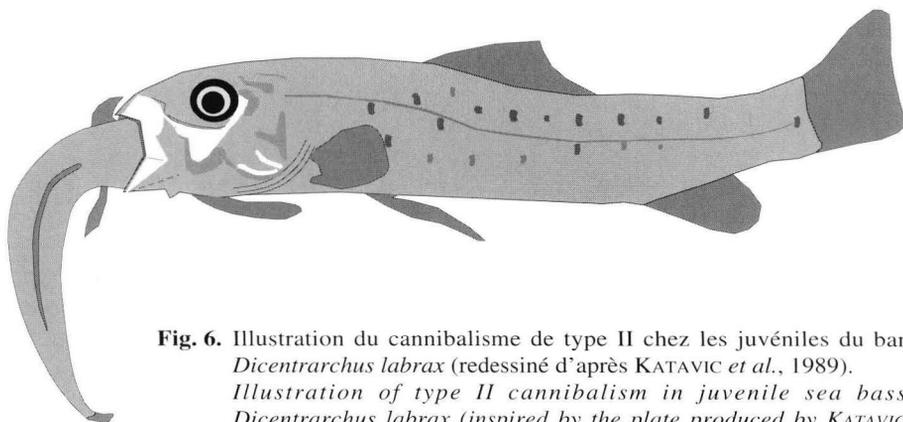


Fig. 6. Illustration du cannibalisme de type II chez les juvéniles du bar *Dicentrarchus labrax* (redessiné d'après KATAVIC *et al.*, 1989).
Illustration of type II cannibalism in juvenile sea bass Dicentrarchus labrax (inspired by the plate produced by KATAVIC et al., 1989).

Tableau III. Logistique du cannibalisme et sélection des proies chez quelques espèces élevées en aquaculture. Le cannibalisme I correspond à une ingestion partielle et le cannibalisme II à une ingestion complète. Les sigles L et J correspondent respectivement aux stades larvaires et juvéniles. Le rapport minimum de tailles et de poids correspond à la limite pratique du cannibalisme compte tenu de critères morphologiques. Le rapport effectif correspond aux préférences des cannibales quant aux dimensions relatives de leurs proies. (?) = information inconnue.

Logistics of cannibalism for some fish species of interest in aquaculture. Cannibalism I corresponds to a prey incompletely ingested, whereas the prey is ingested whole for cannibalism II. L and J stand for larvae and juveniles, respectively. The minimum ratio of size (or weight) between the predator and the prey were calculated after morphometric measurements of predator mouth size and prey head or body size. The effective ratio refers to the relative size (weight) of prey most frequently consumed or preferred by the cannibal. (?) stands for unknown.

Rapport de tailles (poids)				
Espèce	Cann.	minimum	effectif	Référence
<i>Clarias gariepinus</i>	I (L)	<1,00 (<1,0)	1,28 (2,10)	HECHT et APPELBAUM, 1988
	II (J)	2,18 (10,40)	?	
<i>Cyprinus carpio</i>	I (L)	1,03	1,38	VAN DAMME <i>et al.</i> , 1989
	II (L,J)	3,36 3,88		
<i>Dicentrarchus labrax</i>	II (J)	1,90 (c. 8,00)	?	KATAVIC <i>et al.</i> , 1989
<i>Engraulis capensis</i>	I (L)	<1,00 (<1,00)	1,72	BROWNELL, 1985
<i>Esox lucius</i>	II (J)	1,51 (3,03)	1,72 (4,30)	BRY <i>et al.</i> , 1992
<i>Gadus morhua</i>	II (J)	1,50 (3,50)	2,00 (8,50)	FOLKVORD et OTTERÅ, 1993
<i>Heterobranchus longifilis</i>	I (L)	<1,00 (<1,00)	1,28 (2,10)	BARAS, 1998a
	II (J)	1,72 (5,80)	1,79 (6,00)	
<i>Perca fluviatilis</i>	II (J)	1,78 (7,50)	?	MÉLARD <i>et al.</i> , 1996
<i>Seriola quinqueradiata</i>	II (J)	2,04	?	SAKAKURA et TSUKAMOTO, 1996
<i>Piaractus brachypomus</i>	II (J)	2,50 (c. 40,00)	?	BARAS, non publié
<i>Salvelinus alpinus</i>	II (J)	2,50 (15,50)	4,54 (c. 90)	L'ABÉE-LUND <i>et al.</i> , 1992
				AMUNDSEN <i>et al.</i> , 1995
<i>Stizostedion vitreum</i>	I (L)	<1,00 (<1,00)	?	CUFF, 1980

Chez certaines espèces comme *Heterobranchus longifilis* (BARAS, 1998a) ou *Cyprinus carpio* (VAN DAMME *et al.*, 1989), le mode de capture de la proie lors du cannibalisme II n'est pas stéréotypé : les attaques peuvent en effet être frontales, latérales voire caudales et la proie est ingérée par la queue ou par la tête. Chez d'autres espèces, comme *Perca fluviatilis* (BRABRAND, 1995) ou *Stizostedion vitreum* (LOADMAN *et al.*, 1986), les proies juvéniles sont systématiquement ingérées tête la première. L'origine de cette différence interspécifique réside dans l'existence chez les dernières espèces citées, de nageoires à rayons épineux, qui se redressent lors d'une ingestion de la proie par la queue, augmentant ainsi la section corporelle apparente de la proie, et limitant sa possibilité d'ingestion par le cannibale. Le développement des nageoires et leur ossification étant incomplets au stade larvaire, ce problème n'était pas rencontré lors du cannibalisme I. Cette caractéristique morphologique implique que,

chez les *Percidae* (et autres espèces présentant des épines pectorales ou dorsales de même nature), le cannibalisme devra s'effectuer à coup sûr. En effet, un cannibale ayant commencé l'ingestion d'une proie excédant ses capacités d'ingestion aura des difficultés à la régurgiter, précisément parce que la nageoire dorsale de sa proie se redressera lors de la régurgitation. Dans certains cas, la tentative de cannibalisme se solde par un endommagement du tractus digestif. Dans d'autres cas, la proie reste bloquée dans le tube digestif et cause la mort du cannibale (KATAVIC *et al.*, 1989 ; BRABRAND, 1995 ; MÉLARD *et al.*, 1996 ; SAKAKURA et TSUKAMOTO, 1996), et ce sont précisément ces cas de suffocation qui ont été utilisés pour déterminer la logistique de cannibalisme chez ces espèces.

4.5.3. Transition entre les types de cannibalisme

La transition entre les deux types de cannibalisme s'explique par un ensemble de critères de nature morphologique, sensorielle et comportementale dans un contexte ontogénétique. Au stade larvaire, l'hétérogénéité de tailles est généralement insuffisante que pour permettre l'expression du cannibalisme II, qui requiert un rapport de tailles plus élevé que le cannibalisme I. Dans l'éventualité où l'hétérogénéité serait suffisante, une larve cannibale ingérant complètement une proie serait confrontée à des problèmes mécaniques difficilement surmontables. En effet, l'ossification des structures céphaliques est très précoce chez les poissons, mais l'ossification du plancher du neurocrâne est bien postérieure (*e.g.* 72 h et 14-16 jours chez *Heterobranchus longifilis* ; VANDEWALLE *et al.*, 1997). Compte tenu de ces particularités morphologiques, l'ingestion complète d'une proie pourrait se solder par un dégât irréparable aux articulations des mâchoires (T. HECHT, Rhodes University, Afrique du Sud, com. pers.).

La disparition progressive du cannibalisme I au profit du cannibalisme II chez les juvéniles est probablement imputable à la différenciation des nageoires au cours de l'ontogénèse, de telle sorte que la probabilité pour une proie d'échapper à l'attaque caudale d'un prédateur est plus élevée. Chez le doré jaune *Stizostedion vitreum*, le comportement de fuite se développe à partir de l'âge de 18 jours (CUFF, 1977), et condamne l'exercice du cannibalisme I. Même en cas de préhension effective, la puissance musculaire du juvénile lui permettrait probablement de se dégager. Cette hypothèse fonctionnelle semble étayée par l'observation fréquente de juvéniles d'*Oreochromis spp.* dépourvus de nageoire caudale mais ayant survécu à des tentatives de cannibalisme (BARAS, non publié). Outre la réduction de la probabilité de capture de proies d'âge croissant, la transition entre les deux types de cannibalisme s'explique probablement par une réduction du retour énergétique par proie consommée et par unité de temps (T. HECHT, com. pers.), compte tenu du temps imputable à la manipulation, à la digestion de la proie et à la régurgitation des parties non consommées (CUFF, 1980). En raison de la diminution du métabolisme et des besoins alimentaires chez des poissons d'âge croissant, l'ingestion d'une proie

de grandes dimensions par son extrémité caudale impliquerait que le cannibale digère cette proie pendant plusieurs journées d'affilée, et donc que sa susceptibilité à l'attaque d'un prédateur serait élevée pendant une longue période. Ces hypothèses fonctionnelles, qui s'inscrivent dans le contexte des « *optimal foraging strategies* » (**tableau I**) restent toutefois à démontrer par des études comportementales et bioénergétiques.

4.6. Sélection des proies

Il est généralement admis que la capturabilité des proies par un cannibale est inversement proportionnelle au rapport de tailles (*e.g.* BROWNELL, 1985), du moins pour des valeurs n'excédant pas la détection de la proie par le cannibale. Les proies de plus grande taille ont en effet des capacités absolues de nage plus élevées, et leur maniabilité suite à la capture est d'autant plus réduite que leur taille se rapproche de la limite d'ingestion par le cannibale. Toutefois, dans le cas du cannibalisme, ce délai de capture est extrêmement bref (quelques secondes ; *e.g.* LOADMAN *et al.*, 1986) par rapport à la quotité d'énergie représentée par la proie, et a une influence mineure sur l'efficacité de la stratégie d'alimentation du cannibale (BARAS, 1998a).

Si les proies de dimensions réduites sont plus aisées à capturer et à manipuler, le retour énergétique qu'elles confèrent est moindre que celui d'une proie de dimensions supérieures, de telle sorte que la taille des proies effectivement sélectionnées par un cannibale correspond généralement à un compromis entre faisabilité et rentabilité (« *optimal foraging strategies* » ; PYKE, 1984 ; HART, 1986 ; **tableau I**). Chez certaines espèces à fortes capacités d'accélération et à large gueule, comme le poisson-chat *Heterobranchus longifilis*, le cannibalisme II se situe effectivement à un rapport de tailles proche de la limite de faisabilité (rapport pondéral effectif de 0,953 ; BARAS, 1998a ; **tableau III**). C'est le cas également chez le brochet, où le rapport de tailles maximum entre consommation effective et faisabilité est également proche de 1,0 (0,876 ; soit un rapport pondéral de 0,672 ; BRY *et al.*, 1992). Chez d'autres espèces, qui présentent de moindres capacités de prédation, les proies consommées atteignent rarement la limite de faisabilité. C'est le cas de *Salvelinus alpinus*, chez lequel les proies préférées représentent 22 % de la longueur du cannibale (AMUNDSEN *et al.*, 1995), alors que la limite de faisabilité du cannibalisme correspond à un rapport de 40 % (L'ABÉE-LUND *et al.*, 1992), soit un quotient de 0,55 au plan des tailles et d'environ 0,17 au niveau du poids. Enfin, il convient de rappeler que chez plusieurs espèces, dont les *Percidae*, l'exercice du cannibalisme est lié à un risque de mortalité lors de l'ingestion d'une proie dont la taille est trop proche de la limite de faisabilité (BRABRAND, 1995 ; MÉLARD *et al.*, 1996), de telle sorte que des proies de plus faibles dimensions peuvent être préférées. Ces exemples contrastés mettent en exergue la variabilité de la sélection effective des proies par rapport à la limite de faisabilité du cannibalisme, et donc la nécessité variable d'appliquer, chez les espèces précitées, des tris reposant exclusivement sur ces critères théoriques de faisabilité.

L'ingestion d'une proie de grandes dimensions est susceptible de conférer des avantages à court terme (« tactiques ») tels que prévus par la théorie de l'« *optimal foraging* », mais également des avantages à long terme (« stratégiques »), directs et indirects. En effet, les poissons nourris à satiété avec des aliments de qualité présentent des vitesses spécifiques de croissance inversement proportionnelles à leur taille (synthèse *in* JOBLING, 1994). Dans le cas du cannibalisme de type II, dont la faisabilité requiert un rapport pondéral élevé (**tableau III**), les cannibales peuvent présenter des vitesses spécifiques de croissance inférieures à celles de leurs proies, perdant ainsi l'avantage qu'ils ont progressivement acquis par l'exercice du cannibalisme de type I (BARAS, 1998a). Dans ce contexte, la sélection de proies de grandes dimensions présente un avantage certain, dans le sens où elle permet aux cannibales d'exploiter la population de proies pendant une plus longue période. Comme les proies les plus grandes sont également les plus susceptibles de devenir à leur tour des cannibales à brève échéance, ce mode de sélection permet également d'éliminer de futurs compétiteurs.

Compte tenu de leur influence synergétique dans la sélection des proies, il n'est pas permis de préciser si ce sont les critères d'ordre tactique ou stratégique qui président à la sélection de proies de grande taille par les cannibales chez les espèces prédatrices. Intuitivement, il est permis de supposer que le désavantage tactique lié à l'ingestion de petites proies peut être compensée par une fréquence de prédation accrue, tandis que le désavantage stratégique correspondant ne le serait pas, ce qui suggère la prédominance du second critère (BARAS, 1998a).

5. Intensité du cannibalisme au sein des populations

L'impact réel du cannibalisme sur le recrutement et la dynamique des populations est souvent difficile à estimer, particulièrement en milieu naturel, où les effectifs des populations, des cohortes et de leurs prédateurs hétérospécifiques sont méconnus. Compte tenu de la séparation, ou de la ségrégation spatiale entre les différents stades de vie, le cannibalisme des oeufs est généralement considéré comme le plus intense. A titre d'exemple, la contribution du cannibalisme à la mortalité totale des oeufs est de 52 % chez *Coregonus autumnalis* (Russie, SHUMILOV, 1971), 32 % chez *Engraulis mordax* (côte californienne, HUNTER et KIMBRELL, 1980) et 70 % chez *Engraulis capensis* (côte sud-africaine, VALDES *et al.*, 1987). Chez les juvéniles 0+, la contribution du cannibalisme à la mortalité est moindre, essentiellement en raison des critères morphologiques limitant l'exercice du cannibalisme II, et des plus faibles probabilités de rencontre entre prédateurs et proies de cohortes différentes. Elle atteint en moyenne 60 % chez *Theragra chalcogramma* dans la mer de Bering (DWYER *et al.*, 1987) et 25 % chez *Perca flavescens* dans le lac Oneida (USA, TARBY, 1974).

Tableau IV. Impact du cannibalisme chez quelques espèces en aquaculture. L et J correspondent aux stades larvaires et juvéniles. « F » fait référence au cannibalisme filial et « part. » à la période de parturition.

Losses to cannibalism in some cultured fish species. The data presented refer to the mortality rate resulting from cannibalism, and to the length (days) of the study period. L and J stand for larvae and juveniles, respectively. « F » stands for filial cannibalism and « part. » for the parturition period.

Espèce	Perte (% j^{-1}) due au cannibalisme (durée, j)		Référence
<i>Epinephalus salmoides</i>	0,2	LJ (365 j)	CHUA et TENG, 1980
<i>Piaractus brachipomus</i>	1,1-4,9	LJ (42 j)	BARAS et MÉLARD, 1997 a
<i>Cyprinus carpio</i> (carpe commune)	1,7	LJ (52 j)	VAN DAMME <i>et al.</i> , 1989
(carpe koi)	6,7	LJ (52 j)	FOLKVORD et OTTERÅ, 1993
<i>Gadus morhua</i>	1,8	(22 j)	
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	2,5	J (120 j)	SHIRAHATA, 1964
<i>Anguilla anguilla</i>	4,7	J (90 j)	DEGANI et LEVANON, 1983
<i>Perca fluviatilis</i>	14,0-25,5	L (21 j)	BARAS, non publié
	14,4	J (50 j)	TAMAZOULT et CAPDEVILLE, 1994
<i>Micropterus salmoides</i>	14,3	J (50 j)	TAMAZOULT et CAPDEVILLE, 1994
<i>Dicentrarchus labrax</i>	15,7	J (42 j)	KATAVIC <i>et al.</i> , 1989
<i>Esox lucius</i>	15,8	LJ (50 j)	BRY et GILLET, 1980
<i>Clarias gariepinus</i>	37,5	J (26 j)	HECHT et APPELBAUM, 1988
<i>Xiphophorus helleri</i>	32,5-34,4	F (part.)	JONES <i>et al.</i> , 1998a,b
<i>Heterobranchus longifilis</i>	51,8	J (15 j)	BARAS, 1998a
<i>Stizostedion vitreum</i>	100,0	L (5 j)	LI et MATHIAS, 1982
			LOADMAN <i>et al.</i> , 1986

En environnement de production aquacole, en dépit de la disponibilité des ressources alimentaires, l'impact du cannibalisme chez les larves et les juvéniles peut être nettement plus élevé (**tableau IV**), surtout chez les espèces à forte croissance et à forte capacité de prédation (*Clariidae*, *Esocidae*, *Percidae*). Des impacts encore plus élevés ont été notés en populations expérimentales (jusqu'à 500 % j^{-1} ; *Clarias gariepinus*, PRINSLOO *et al.*, 1989), mais les proportions de cannibales utilisées dans ces contextes étaient nettement supérieures aux proportions observées dans des populations évoluant librement. Les proies consommées ne sont pas les seules victimes du cannibalisme. Ainsi BROWNELL (1985) signale qu'environ 1,5 % des proies attaquées par les larves de *Engraulis capensis* échappent à l'attaque mais sont mortellement blessées. Chez les larves de *Stizostedion vitreum*, le cannibalisme I exercé par les prédateurs est quasi systématiquement couronné de succès lorsque les proies sont ingérées par la queue. LOADMAN *et al.* (1986) ont toutefois mis en évidence que ces larves attaquent préférentiellement (92 % des cas) leurs congénères au niveau de la tête ou du tronc, probablement parce que l'oeil de la proie constitue un repère plus aisément détectable chez ces prédateurs visuels (ZARET, 1972). Ces attaques frontales ou latérales sont fréquemment (98 %) vouées à

l'échec, mais blessent la proie, qui décède endéans 24 heures dans 19 % des cas. Dans ce contexte et compte tenu des fréquences relatives des modes d'attaque chez cette espèce, l'impact indirect du cannibalisme est plus élevé que son impact direct (175 vs. 100 %o j⁻¹).

6. Facteurs modulant l'intensité du cannibalisme

L'impact du cannibalisme sur une population de poissons est intimement dépendant d'un ensemble de facteurs abiotiques et biotiques, exogènes et endogènes qui affectent l'appétit du cannibale, la détection et/ou la capturabilité de la proie (FOX, 1975 ; SMITH et REAY, 1991 ; HECHT et PIENAAR, 1993 ; **fig. 7**).

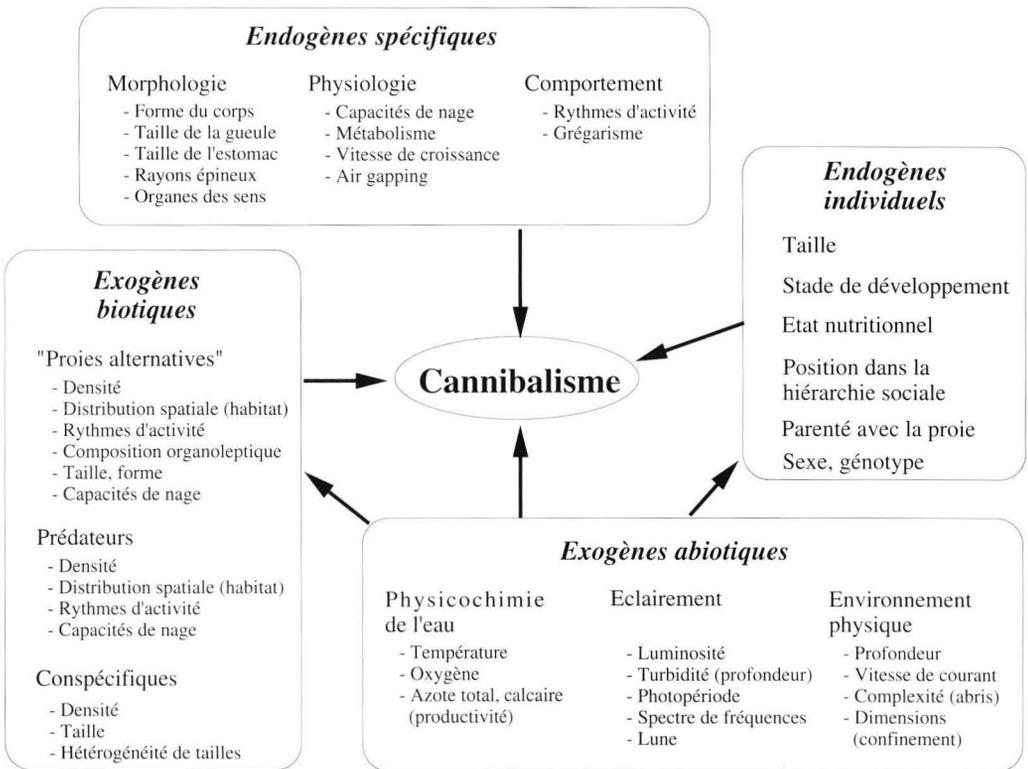


Fig. 7. Facteurs modulant l'intensité du cannibalisme chez les poissons (modifié et complété de HECHT et PIENAAR, 1993).

Overview of the endogenous and exogenous factors ruling the intensity of cannibalism in fish (completed from HECHT and PIENAAR, 1993).

La multiplicité de ces facteurs, de même que leur interaction dynamique (*e.g.* disponibilité de proies alternatives et croissance des proies conspécifiques ; effet de l'éclairement sur l'activité des conspécifiques, des proies alternatives et des prédateurs,...) met clairement en exergue la difficulté de modéliser l'impact du cannibalisme et sa dynamique en milieu naturel.

6.1. Effet du stade de développement et de la taille du poisson

Le stade de développement est primordial puisqu'il détermine les capacités de détection des proies par les cannibales et des cannibales par les proies (*cf.* § 4.2-4.4) et les capacités d'ingestion du prédateur (*cf.* § 3.2, émergence, §. 4.5 et **tableau III**). Au sein d'une même fratrie, les cannibales, de par leur croissance plus rapide, acquièrent vis-à-vis de leurs proies un avantage initial, qui se résorbe progressivement lorsque les organes des sens deviennent à leur tour fonctionnel chez les proies.

Au sein de plusieurs familles (*e.g.* *Clariidae*, *Cyprinidae*, *Percidae*), le mode de cannibalisme, et donc le quotient minimum prédateur / proie, varie suivant le stade de développement et est en général plus élevé aux stades larvaires (**tableau III**) ou post-larvaires (OTTERÅ et FOLKVORD, 1993). Aussi, au sein de populations de larves et de juvéniles présentant une hétérogénéité comparable de tailles, le cannibalisme est potentiellement plus intense chez les larves que chez les juvéniles, en raison d'une proportion plus élevée de cannibales, et d'une plus grande disponibilité de proies pour ces cannibales. En conditions environnementales standardisées, les besoins nutritionnels d'un poisson sont d'autant plus élevés que son âge et sa taille sont faibles, de telle sorte que l'impact d'un individu cannibale sur une population de proies diminue progressivement au cours de sa croissance. Ainsi, chez le poisson-chat *Heterobranchus longifilis*, le nombre de proies consommées par un cannibale diminue de 20 % chaque fois que le cannibale double de poids (BARAS *et al.*, 1999). Dans ce contexte, le cannibalisme arrive à terme lorsque la ration journalière est inférieure à une proie, sauf chez les super-prédateurs, dont la périodicité de l'alimentation peut être inférieure à un jour.

6.2. Effet du sexe et du génotype

L'effet du sexe du poisson sur le cannibalisme ne se limite pas aux interactions entre géniteurs lors de la reproduction (*e.g.* MORRIS, 1956). Un dimorphisme sexuel de croissance précoce caractérise plusieurs espèces (*e.g.* \pm 90 jours chez *Oreochromis niloticus* ; BARAS et MÉLARD, 1997b), y compris des espèces prédatrices à fortes potentialités cannibales. Ainsi, chez *Heterobranchus longifilis*, le poids des femelles âgées de 86 jours excède de près de 40 % celui des mâles issus de la même fratrie (BARAS, 1998b). Cette différence majeure, observée à un moment où le cannibalisme est encore très intense (BARAS, 1998a) suggère que le cannibalisme pourrait être essentielle-

ment le fait des femelles chez cette espèce, et pourrait avoir un impact différent sur les proies mâles et femelles, et donc sur le sexe ratio de la population, précisément en fonction du dimorphisme sexuel de croissance. En milieu naturel, STOBBERUP (1992) a mis en évidence, grâce à l'analyse de contenus stomacaux, une différence notable entre le régime alimentaire des mâles et des femelles du merlan chilien *Merluccius gayi*, les proies conspécifiques représentant 4 % du volume ingéré chez les mâles contre 23 % chez les femelles. Comme la ration journalière des femelles est nettement supérieure à celle des mâles (4,1 vs. 2,2 % j⁻¹), l'impact d'une femelle sur la population est approximativement 11 fois plus élevé que celui d'un mâle.

Depuis les expériences d'hybridation réalisées par THIBAUT (1974) sur les *Poeciliidae*, dont les hybrides présentent des taux de cannibalisme intermédiaires entre ceux des espèces pures, il est également prouvé que le génotype influence fortement le cannibalisme (POLIS, 1981). L'existence de gènes du cannibalisme, conditionnant soit la morphologie, soit le comportement cannibale, est également suggérée par la variabilité du cannibalisme chez des morphes de *Cyprinus carpio*, la carpe commune effectuant un cannibalisme nettement moins intense que la carpe koï (VAN DAMME *et al.*, 1989 ; PIENAAR, 1990). Au sein d'une espèce ou d'un morphe, l'expression phénotypique des caractéristiques génotypiques liées au cannibalisme se matérialise par une croissance plus élevée, une position élevée dans la hiérarchie sociale, et parfois par des différences biométriques, généralement imputables à un coefficient de condition plus élevé chez les cannibales (PIENAAR, 1990). Les pisciculteurs soucieux de sélectionner des souches performantes se basent précisément sur ces critères, et ont probablement favorisé l'émergence de souches à fortes potentialités cannibales (HECHT et PIENAAR, 1993), comme le suggère l'exemple carpe commune-carpe koï. Quelques situations similaires d'émergence de morphes cannibales ont été mises en évidence en milieu naturel, notamment dans le cas de populations isolées (« *landlocked* ») de *Salvelinus alpinus* au Groenland (SPARHOLT, 1985 ; RIGET *et al.*, 1986), dont l'apparition a probablement été favorisée par l'isolement géographique.

6.3. Effet de la densité de population

L'effet de la densité de population sur la dynamique de cannibalisme est généralement complexe à appréhender compte tenu de la multiplicité de ses effets, et de leur variabilité suivant les contextes spécifiques et environnementaux. En milieu naturel une densité élevée d'oeufs ou de larves provoque une réduction des ressources alimentaires *per capita*, laquelle favorise théoriquement le cannibalisme, qui agit alors comme un régulateur de population de type densité-dépendant (SMITH et REAY, 1991). Ce principe de base, bien que soutenu par plusieurs expériences en milieu contrôlé (*e.g.* MEFFE et SNELSON, 1989) et par des études sur des populations isolées (*e.g.* PATRIQUIN, 1967), reste toutefois non démontré pour des populations ouvertes, probablement en raison de l'effet masquant de facteurs indépendants de la densité, comme la température.

En aquaculture intensive, par contre, les ressources alimentaires sont généralement adaptées à la densité de population, à l'exception cependant du nombre de points de nourrissage, qui peut s'avérer insuffisant à forte densité de stockage. Ainsi, chez les juvéniles de *Perca fluviatilis* de 0,2-1,0 g, un point de nourrissage est suffisant que pour permettre l'accès à environ 400 individus. Pour des groupes d'effectif inférieur à cette valeur, le cannibalisme est nul ou minime ($\leq 0,2 \text{ ‰ j}^{-1}$), alors qu'il est considérablement plus élevé pour des groupes d'effectif supérieur (1000 individus : $10,6 \text{ ‰ j}^{-1}$; BARAS, non publié). Aussi pour la majorité des élevages à forte densité qui se basent sur un faible nombre de points de nourrissage, l'accès aux ressources alimentaires est spatialement restreint, ce qui favorise la croissance différentielle et l'émergence précoce d'individus cannibales (e.g. *Esox lucius*, BRY *et al.*, 1992). Ce principe de base permet d'expliquer que nombre d'études en aquaculture mentionnent une corrélation positive entre cannibalisme et densité de stockage : *Stizostedion vitreum* (LI et MATHIAS, 1982), *Anguilla anguilla* (DEGANI et LEVANON, 1983), *Esox lucius* (GILES *et al.*, 1986), *Clarias gariepinus* (HECHT et APPELBAUM, 1988 ; **fig. 8.A**), *Perca fluviatilis* (MÉLARD *et al.*, 1996).

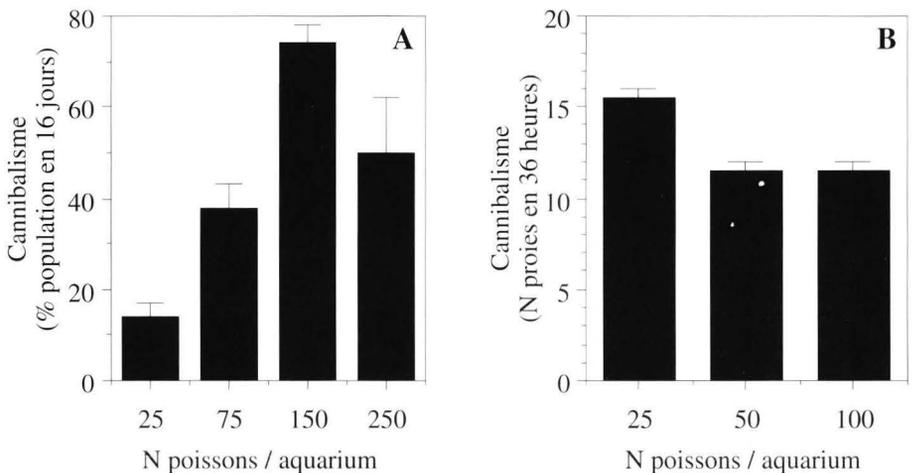


Fig. 8. Effets contrastés de la densité de stockage sur l'intensité du cannibalisme chez les juvéniles de deux espèces de poissons-chats se basant sur des modes différents de détection des proies. A. *Clarias gariepinus* (tactile ; juvéniles âgés de 14 à 30 jours ; redessiné d'après PIENAAR, 1990). B. *Heterobranchus longifilis* (vibrations ; juvéniles âgés de 40 jours ; modifié de BARAS *et al.*, 1998a). Aquariums de 14 litres pour les deux espèces. Les barres d'erreur correspondent à l'écart entre les répliques.

Contrasted effects of stocking density on the intensity of cannibalism in two species of catfishes relying on different senses for detecting their prey. A. Clarias gariepinus (tactile predator ; juveniles aged 14 to 30 days ; redrawn after PIENAAR, 1990). B. Heterobranchus longifilis (vibrations; juveniles aged 40 days ; modified from BARAS et al., 1998a). 14-L aquariums for both species, with error bars standing for the difference between replicates.

Outre la précocité de l'émergence, le cannibalisme au sein d'une population est également fonction du nombre de cannibales qui émergent. Chez une espèce territoriale, ce nombre est intimement dépendant de la superficie disponible, qui détermine le nombre maximum de territoires. Aussi, si le nombre de cannibales est généralement proportionnel à la densité de population, la proportion de la population initiale susceptible d'exercer du cannibalisme est inversement proportionnelle à la densité chez ces espèces (*e.g.* *Perca fluviatilis*, MÉLARD *et al.*, 1996 ; **fig. 9.A**) et l'impact relatif (proportion de la population éliminée par cannibalisme) s'en trouve réduit. La majorité des espèces territoriales ont également une croissance densité-dépendante, qui s'explique par la réduction des interactions agonistiques à forte densité de population. Chez *Clarias gariepinus*, l'élévation de la densité de stockage réduit effectivement la proportion d'interactions agonistiques et d'actes de cannibalisme consécutivement à un contact (HECHT et APPELBAUM, 1988). Par contre, elle augmente le nombre de contacts entre prédateurs et proies, de telle sorte que, chez cette espèce à prédation tactile, le cannibalisme reste proportionnel à la densité (**fig. 8.A**). Par contre, pour les cannibales détectant leurs proies à distance, comme *Perca fluviatilis* (MÉLARD *et al.*, 1996) ou *Heterobranchus longifilis* (BARAS *et al.*, 1999 ; **fig. 8.B**), l'efficacité de détection et/ou de poursuite d'une proie précise est moindre en cas de confusion entre cibles multiples, et donc inversement proportionnelle à la densité de population. A contrario, une proie désorientée par l'attaque d'un cannibale a une probabilité d'autant plus élevée d'être consommée par un autre cannibale que le nombre de cannibales est élevé, et donc que la densité est élevée.

Ces différents arguments expliquent la variabilité de l'effet de la densité suivant les possibilités d'accès aux ressources, le comportement de l'espèce et son mode de détection des proies (modèles conceptuels *in* **fig. 9**). L'impact de la densité de population est en outre variable d'une espèce à l'autre suivant la persistance du cannibalisme et le stade auquel il s'exerce, ou est le plus intense. Ainsi, les larves de la carpe koï *Cyprinus carpio* élevées à faible densité ($\leq 10 \text{ ind L}^{-1}$) présentent une croissance élevée et atteignent rapidement la taille (15 mm TL) au-delà de laquelle s'exerce le seul cannibalisme II, qui est régi par un quotient prédateur / proie très élevé (**tableau III**), de telle sorte que l'intensité du cannibalisme est relativement faible ($\leq 2,6 \% \text{ j}^{-1}$; VAN DAMME *et al.*, 1989). A forte densité (40 ind L^{-1}), par contre, la croissance est ralentie et permet l'exercice du cannibalisme I, régi par un quotient prédateur / proie nettement moins élevé, pendant une plus longue période, de telle sorte que l'intensité globale du cannibalisme au cours des premières semaines de vie est nettement plus élevée (6,7 $\% \text{ j}^{-1}$).

6.4. Effet de la présence de ressources alimentaires alternatives

L'influence sur le cannibalisme de la disponibilité des ressources ou de leur qualité (*e.g.* TENG *et al.*, 1982 ; SMITH, 1989), a été mise en évidence chez plus de 60 espèces représentant 24 familles, et, à quelques exceptions près (*e.g.*

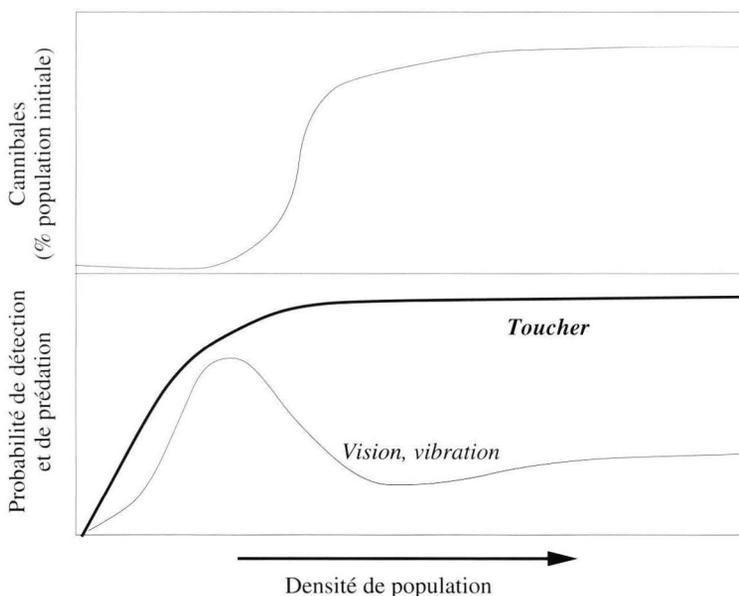


Fig. 9. Modèles conceptuels des relations entre densité de population et cannibalisme chez des espèces prédatrices territoriales à cannibalisme persistant. A. La proportion de cannibales augmente progressivement, puis de manière exponentielle lorsque l'accès aux ressources est restreint, puis de manière logarithmique en raison d'une saturation de l'environnement par les cannibales territoriaux. B. Chez un prédateur « tactile », la probabilité de contact entre prédateur et proie augmente proportionnellement à la densité, mais la probabilité qu'un contact débouche sur un acte de cannibalisme diminue progressivement, d'où une courbe résultante de nature logarithmique. Chez un prédateur visuel, la probabilité de détection augmente avec la densité, mais son efficacité diminue progressivement en raison de la confusion engendrée par des cibles multiples, et la fréquence de cannibalisme *per capita* diminue au *pro rata* de la réduction densité-dépendante des interactions agonistiques. La saturation de l'environnement par les cannibales (*cf.* A) augmente toutefois le risque de consommation par un cannibale X d'une proie désorientée par l'attaque d'un cannibale Y.

Conceptual models of the relationships between stocking density and cannibalism in territorial fish species with persistent cannibalism. A. The proportion of cannibals in the population increases progressively, then exponentially as soon as the access to food resources becomes limited, then in a logarithmic way as the environment becomes saturated with territorial cannibals. B. In a species relying on the tactile sense for predation, the probability of encounter between prey and cannibals is proportional to stocking density, but the probability that a contact be aggressive and eventually gives rise to cannibalism is inversely proportional to fish density, resulting in an overall curve with a logarithmic shape. The probability of prey detection by a visual predator first rises as stocking density increases, then decreases as the number of potential prey becomes confusing to the cannibal, and as density has a 'calming' effect on territorial interactions. The saturation of the environment by cannibals under increasing stocking density though increases the probability that a prey disorientated by the attack of a cannibal individual be eventually captured by another.

Puntius conchonius ; *Cyprinidae*, MALHOTRA et MUNSHI, 1984), la corrélation entre les deux variables est systématiquement négative (SMITH et REAY, 1991). Ainsi, dès 1952, ALM mentionnait que le cannibalisme chez *Perca fluviatilis* était plus intense en lac oligotrophe qu'en milieu eutrophe. De même, CHEVALIER (1973) observait que le cannibalisme intercohorte chez *Stizostedion vitreum* était négativement corrélé à l'abondance d'une proie alternative, les juvéniles 0+ de *Perca flavescens*. Un contexte où les ressources alimentaires sont rares ou de piètre qualité, provoque généralement une extension de l'aire d'activités et de la durée de la recherche d'aliment, ce qui augmente la probabilité de contact entre prédateur et proie, et favorise le cannibalisme (POLIS, 1981), d'autant plus que les proies sont elles-mêmes affaiblies par l'insuffisance de ressources, et donc plus aisément capturables (CUFF, 1977). Sur un plan mécanistique, la présence de proies alternatives est également susceptible de perturber le cannibale, qui est confronté à une multiplicité de cibles. Ainsi les juvéniles de *Heterobranchus longifilis* confrontés à des groupes de proies mixtes, composés de conspécifiques et de juvéniles d'*Oreochromis niloticus*, exercent une prédation d'intensité équivalente sur les deux types de proies (BARAS, 1998a), bien que le retour énergétique soit supérieur pour les proies conspécifiques (fig. 10). Les espèces présentant des rayons épineux, chez lesquelles l'exercice du cannibalisme présente un risque majeur pour le cannibale, peuvent abandonner le comportement cannibale en présence de proies alternatives dépourvues d'épines (MOODY *et al.*, 1983). Ainsi, le cannibalisme au sein de populations expérimentales de juvéniles de *Stizostedion vitreum* contenant initialement 50 % de cannibales est de 410 % j⁻¹ chez des groupes maintenus à jeun pendant 24 h (MCINTYRE *et al.*, 1987), alors qu'il est nul en présence de vairons *Pimephales promelas* qui sont consommés à concurrence de 440 à 860 %.

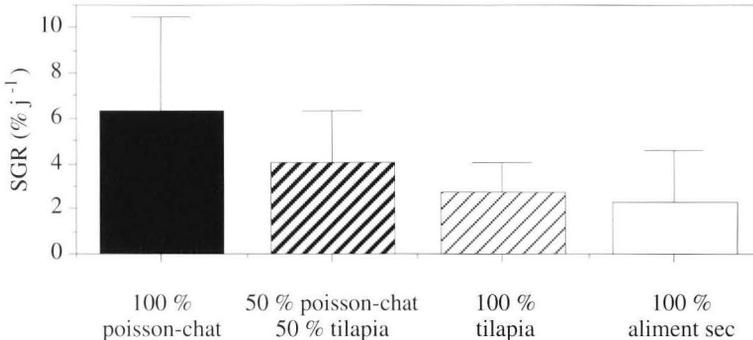


Fig. 10. Effet de la nature de l'aliment sur la vitesse spécifique de croissance (SGR) de juvéniles du poisson-chat *Heterobranchus longifilis* âgés de 56-63 jours ($28 \pm 1^\circ\text{C}$, 12L:12N). Les valeurs présentées sont des moyennes de croissances individuelles mesurées pendant 48 à 72 h, et les barres d'erreur correspondent à l'écart-type (six prédateurs par traitement) (adapté d'après BARAS, 1998a).

Effect of feed type on the specific growth rate (SGR) of juvenile vundu catfish Heterobranchus longifilis aged 56-63 days ($28 \pm 1^\circ\text{C}$, 12L:12N). Bars and error bars are means and standard deviations of individual growth rates of six predators over 48 to 72 h (adapted from BARAS, 1998a).

La nature des ressources alimentaires alternatives influence fortement le cannibalisme. Ainsi MCINTYRE *et al.* (*op. cit.*) observaient que le cannibalisme chez les juvéniles de *Stizostedion vitreum* était réduit, mais avait toujours un impact substantiel (280 % j^{-1}) en présence de zooplancton, alors que la présence de vairons le supprimait. BRAID et SHELL (1981) ont précisé que la mobilité des proies, indépendamment de leur nature, influençait l'intensité du cannibalisme. Chez les larves de *Morone saxatilis*, le cannibalisme était en effet moindre lorsque les proies (larves de crevettes *Artemia spp.*) distribuées étaient vivantes que lorsqu'elles étaient congelées (209 vs. 135 % j^{-1} , respectivement). En aquaculture, la distribution d'aliment inerte de synthèse permet également de réduire le cannibalisme par rapport à un contexte de jeûne, mais la réduction est nettement moindre que celle conférée par des proies vivantes (*Morone saxatilis*, BRAID et SHELL, 1981 ; *Clarias gariepinus* et *Oncorhynchus mykiss*, PIENAAR, 1990 ; *Gadus morhua*, FOLKVORD, 1991 ; *Heterobranchus longifilis*, BARAS, 1998a).

L'effet mitigé des aliments artificiels par rapport aux proies vivantes s'explique par la variabilité de leur acceptation au sein d'une groupe de poissons lors de schémas de sevrage, ce qui favorise la croissance différentielle et l'expression du cannibalisme (*e.g.* BROWN et DABROWSKI, 1995), d'autant plus que la qualité organoleptique des aliments artificiels est généralement moindre que celle des proies vivantes (*e.g.* DABROWSKI, 1984). Il s'explique également par leur disponibilité plus faible dans le temps par rapport aux proies vivantes. Ainsi KATAVIC *et al.* (1989) ont mis en évidence une corrélation négative entre la fréquence de nourrissage et l'intensité du cannibalisme chez les juvéniles de *Dicentrarchus labrax* âgés de 60 à 102 jours (cannibalisme de 2,9 à 15,0 % j^{-1} , pour des fréquences de nourrissage de 1 à 6 fois par jour). L'adéquation des aliments secs est également fonction du moment du cycle journalier auquel ils sont distribués. Chez les juvéniles de *Heterobranchus longifilis*, le cannibalisme intrafratrie atteint 12,5 % j^{-1} chez les poissons recevant de l'aliment sec le jour, alors qu'il est inférieur à 7,5 % j^{-1} lorsque l'aliment est distribué la nuit ou sur l'ensemble du cycle de 24 heures (BARAS *et al.*, 1998), essentiellement en raison du rythme nocturne d'alimentation de cette espèce (AVIT et LUQUET, 1995).

Ces exemples soulignent la nécessité de sélectionner des schémas de nutrition adaptés, au plan de la qualité, de la quantité, de la fréquence et de la période de distribution de l'aliment, pour réduire le cannibalisme. Plusieurs auteurs ont toutefois mentionné le maintien du cannibalisme, parfois à forte intensité, dans des conditions apparemment satisfaisantes au plan de l'alimentation (KIPLING et FROST, 1970 ; CUFF, 1977 ; LI et MATHIAS, 1982 ; HOELZER, 1988 ; BARAS, 1998a ; BARAS *et al.*, 1999). Cette persistance du cannibalisme peut s'expliquer par la qualité plus élevée des proies conspécifiques par rapport aux proies hétérospécifiques (suggéré par FOX, 1975 ; POLIS, 1981), ou vis-à-vis des aliments artificiels (DABROWSKI, 1984). SZEINFELD (1993) a mis en évidence que pour obtenir leur ration énergétique journalière, les adultes de *Engraulis capensis* devraient ingérer une quantité de phytoplancton correspon-

nant à 5,8 % de leur poids, alors que la même quantité d'énergie pourrait être obtenue par la consommation d'environ 4,0 % de zooplancton ou de 2,55 % de leurs propres oeufs, ce qui souligne l'intérêt du cannibalisme en terme de retour énergétique par effort de prédation. De même, compte tenu de la morphologie distincte des *Cichlidae* et des *Clariidae*, le plus grand *Oreochromis niloticus* consommable par un prédateur *Heterobranchus longifilis* ne représenterait que 49,5 % du volume du plus gros conspécifique ingérable par ce prédateur (BARAS, 1998a). Enfin, l'ingestion de proies conspécifiques est susceptible de permettre au cannibale d'atteindre une vitesse de croissance nettement supérieure à celles obtenues par l'ingestion d'autres proies (fig. 10).

6.5. Effet de la luminosité, de la turbidité et du régime d'éclairement

La lumière affecte la dynamique de cannibalisme chez les poissons, suivant son intensité et sa périodicité journalière, et de manière variable suivant les espèces concernées et leur mode de prédation. Chez *Macropodus opercularis*, l'obscurité permanente inhibe le comportement parental et minimise le risque de cannibalisme filial (DENEFF et VILLARS, 1982). Chez *Xiphophorus helleri*, espèce vivipare, la parturition survient en obscurité comme en lumière, mais le cannibalisme filial exercé par les femelles survient essentiellement en lumière (JONES *et al.*, 1998b).

Chez les juvéniles de *Clarias gariepinus*, un éclairage permanent provoque la recherche de refuges, probablement comme protection passive vis-à-vis de prédateurs diurnes visuels, augmente la fréquence des interactions territoriales (BRITZ et PIENAAR, 1992), et donc le risque de cannibalisme, qui découle directement de ces interactions chez un prédateur tactile (HECHT et APPELBAUM, 1988). Chez les juvéniles de *Heterobranchus longifilis*, l'obscurité permanente réduit également le cannibalisme, du moins lorsque l'alimentation est suffisante et distribuée en continu (BARAS, non publié). A contrario, lorsque les juvéniles de *H. longifilis* ne disposent d'aucune ressource alimentaire alternative, l'intensité du cannibalisme est plus élevée en obscurité permanente qu'en lumière permanente, en raison de la prépondérance des activités de nutrition à luminosité faible ou réduite (BARAS *et al.*, 1999 ; fig. 11, voir p. 33). L'intensité lumineuse et la turbidité affectent également le cannibalisme, généralement dans le sens d'une croissance plus faible, mais plus hétérogène à forte luminosité ou à faible turbidité chez des espèces à acrophase d'activité nocturne, comme les poissons-chats (PIENAAR, 1990 ; BRITZ et PIENAAR, 1992). Chez les espèces à prédation visuelle, comme *Stizostedion vitreum*, le cannibalisme est sensiblement réduit en eau turbide (LOADMAN *et al.*, 1986), ou en luminosité réduite (20,5 ‰ j⁻¹ à 140 Lx vs. 33,1 ‰ j⁻¹ à 680 Lx ; COLESANTE, 1989).

6.6. Effet de l'environnement physique

En écosystèmes naturels, les zones de berges limitent, de par leur faible profondeur, l'accès des prédateurs, et donc des conspécifiques plus âgés exerçant un cannibalisme intercohorte (*Gadus morhua*, HISLOP, 1984 ; *Lates calcarifer* et *L. niloticus*, DAVIS, 1985 ; *Leuciscus cephalus* ; BARAS et NINDABA, sous presse). Indépendamment de cette connotation de refuges, une profondeur faible mais homogène réduit également la probabilité de cannibalisme chez les juvéniles de *Heterobranchus longifilis* (BARAS *et al.*, 1999). Chez cette espèce qui pratique une respiration aérienne, les cannibales profitent fréquemment des comportements de prise d'air de leurs proies pour déclencher leur attaque, de telle sorte qu'une profondeur plus faible réduit la durée de ces trajets et minimise le risque de cannibalisme. En milieu naturel ou en étang d'élevage, une faible profondeur favorise également le réchauffement de l'eau et permet d'accroître la productivité phyto- et zooplanctonique, cette augmentation de la disponibilité des proies étant propice à une réduction du cannibalisme (BRY et GILLET, 1980). L'effet de la profondeur se marque également dans le cas du cannibalisme filial au cours de la parturition chez *Xiphophorus helleri*, puisque les attaques se déroulent exclusivement près de la surface ou du fond, mais jamais en pleine eau (JONES *et al.*, 1998b). Ces auteurs suggèrent précisément que restreindre l'accès des femelles à la partie intermédiaire de la colonne d'eau, où la parturition peut effectivement survenir, permettrait de réduire sensiblement le cannibalisme chez cette espèce.

La présence de refuges physiques permet généralement de réduire le cannibalisme. Chez *Cyprinodon pecosensis*, la femelle évite que ses oeufs soient cannibalisés par des mâles territoriaux en les déposant dans des crevasses rocheuses inaccessibles aux mâles (KODRIC-BROWN, 1983 *in* SMITH et REAY, 1991). Les macrophytes des berges réduisent le cannibalisme intercohorte chez *Gasterosteus aculeatus* (FOSTER *et al.*, 1988) et le cannibalisme intracohorte chez *Esox lucius* (BRY et GILLET, 1980). De même, la présence d'abris réduit sensiblement le cannibalisme chez les *Clariidae* (BRITZ et PIENAAR, 1992 ; BARAS *et al.*, 1999). Les études réalisées sur les larves de *Clarias gariepinus* (BRITZ et PIENAAR, *op. cit.*) précisent toutefois que l'effet des abris est négligeable en obscurité permanente, et qu'en lumière, leur présence n'est bénéfique que si leur disponibilité est suffisante. Dans le cas contraire, la recherche d'abris provoque un accroissement local de la densité, des interactions territoriales plus fréquentes et un cannibalisme plus élevé chez cette espèce.

La forme et les dimensions de l'environnement d'élevage peuvent avoir une incidence cruciale sur l'intensité du cannibalisme dans les populations, soit via une action sur la densité de population, soit sur l'accessibilité aux ressources alimentaires alternatives (*e.g.* points de nourrissage). Elles définissent également le nombre de territoires pouvant être occupés par les cannibales (**fig. 9**), et la probabilité de rencontre entre prédateurs et proies. Ainsi, BRY et GILLET (1980) ont démontré que le cannibalisme intracohorte chez *Esox lucius* était deux fois plus faible en étangs de 80 m² qu'en étangs de 240 m²,

probablement en raison de la proportion moins élevée de berges et de refuges dans la végétation riparienne dans les derniers cités (rapport surface / périmètre). A l'opposé, KAISER *et al.* (1995) ont analysé le comportement de larves de *Clarias garipepinus* dans des environnements de volumes équivalents mais de surfaces et de profondeurs différentes et ont mis en évidence que la dynamique de mortalité et de cannibalisme était postposée en environnement peu profond. L'interprétation fonctionnelle de ce phénomène fait appel, non pas à un effet bénéfique d'une faible hauteur d'eau, comme celui suggéré pour un autre *Clariidae* (*Heterobranchus longifilis* ; BARAS *et al.*, 1999), mais bien au fait qu'une plus grande surface de fond permet aux larves de se reposer davantage, de minimiser les contacts avec leurs congénères et de réduire le risque d'agression et de cannibalisme chez cette espèce tactile.

L'effet de la vitesse de courant sur le cannibalisme est peu connu, mais, par analogie avec les études mettant en évidence l'effet de ce facteur sur les interactions territoriales et la croissance différentielle (CHRISTIANSEN et JOBLING, 1990 ; CHRISTIANSEN *et al.*, 1992), il est permis de supposer qu'une élévation de la vitesse de courant limiterait l'intensité du cannibalisme intracohorte.

6.7. Effet de la température et des variables physico-chimiques

De par leur effet systémique sur le métabolisme, la vitesse d'évacuation gastrique et le stimulus de faim, les facteurs physico-chimiques, et surtout la température, sont susceptibles d'influencer fortement l'intensité du cannibalisme. En milieu naturel, l'effet de ces facteurs est méconnu, en raison de la corrélation marquée entre température et recrutement, qui risque de masquer, par effet densité-dépendant, l'impact réel du cannibalisme au sein d'une population. Paradoxalement, il est également méconnu en aquaculture, en raison de la tendance à élever les espèces à un régime thermique aussi proche que possible des températures optimales de croissance. MÉLARD *et al.* (1996, 1997) ont observé que la survie de *Perca fluviatilis* au cours des six premières semaines d'élevage en bassins fertilisés était nettement plus élevée à 17 ou 20 °C qu'à 23 °C, qui correspond à l'optimum de croissance chez cette espèce. L'explication invoquée fait appel à une disponibilité des proies alternatives (rotifères) sur une plus longue durée pour les larves élevées à basse température et présentant une croissance plus lente, de telle sorte que la croissance différentielle, condition préalable à l'exercice du cannibalisme était retardée. Compte tenu du fait que c'est le cannibalisme II, qui nécessite un rapport de tailles élevé (**tableau III**), qui a le plus d'impact chez cette espèce (BARAS, non publié), l'élevage des larves à plus basse température permet d'effectuer le premier tri et l'élimination des cannibales à un stade plus précoce, et donc de limiter l'impact du cannibalisme. Dans ce contexte précis, l'effet positif de basses températures se marque donc en fonction de pratiques aquacoles, et du fait même de la réalisation d'un tri à date relativement fixe après la mise en charge.

7. Périodicité journalière du cannibalisme

L'arythmie est un phénomène rare chez les poissons, et la plupart des espèces présentent des patrons journaliers spécifiques de locomotion, d'alimentation et d'utilisation de l'espace (HELFMAN, 1986 ; BOUJARD et LEATHERLAND, 1992). Ces rythmes, partiellement couplés à des variations journalières des profils hormonaux (BOUJARD et LEATHERLAND, *op. cit.*), sont sous la dépendance de facteurs environnementaux, essentiellement de la photopériode et parfois de la température (HEGGENES *et al.*, 1993 ; BARAS, 1995a), mais varient également suivant le stade de développement. En règle générale, la périodicité journalière des activités est plus marquée chez les adultes que chez les larves ou les juvéniles, qui s'alimentent plus fréquemment en raison d'un métabolisme plus élevé et d'une vitesse d'évacuation gastrique plus rapide (synthèse *in* JOBLING, 1994). Ce principe bioénergétique permet notamment d'expliquer l'absence de périodicité journalière marquée du cannibalisme I chez les larves (4-7 jours post-éclosion) de *Stizostedion vitreum* (LOADMAN *et al.*, 1986). LOADMAN *et al.* (1986) suggèrent toutefois que cette arythmie n'est qu'apparente et résulte de la juxtaposition de mécanismes distincts. Au cours de la photophase, les larves sont dispersées dans la colonne d'eau et le cannibalisme diurne serait favorisé par la présence de lumière chez ce prédateur visuel. Par contre, au cours de la scotophase, les larves occupent préférentiellement la partie inférieure de la colonne d'eau, ce qui provoque une augmentation locale de la densité de population, accroît la probabilité de contact entre prédateur et proie, et favorise également le cannibalisme.

Chez le poisson-chat *Heterobranchus longifilis*, par contre, le cannibalisme II chez les juvéniles est plus intense la nuit que le jour (**fig. 11**), et ce indépendamment de la densité d'élevage, de la présence d'abris et de la proportion de cannibales dans la population (BARAS *et al.*, 1999). L'exposition des juvéniles à des régimes contrastés d'éclairage (24L:0N, 12L:12N et 0L:24N) a permis de montrer que la périodicité journalière était de nature nyctémérale et non circadienne. En effet, le cannibalisme au cours des heures normales d'éclairage était plus intense en régime 0L:24N, et comparable à celui observé lors la scotophase en régime alterné 12L:12N. De même, le cannibalisme au cours des heures normales d'obscurité en régime 24L:0N était plus faible que celui observé la nuit en 12L:12N, mais comparable à celui observé le jour (**fig. 11**). Chez les juvéniles du poisson-chat *Clarias gariepinus*, espèce dont l'acrophase d'activité est également nocturne, mais dont la prédation est tactile et partiellement liée à l'expression d'un comportement territorial, le cannibalisme est essentiellement diurne (BRITZ et PIENAAR, 1992). En présence de lumière, les poissons-chats juvéniles recherchent en effet des abris comme protection passive vis-à-vis de prédateurs visuels, ce qui provoque une augmentation locale de la densité, des interactions territoriales et favorise le cannibalisme.

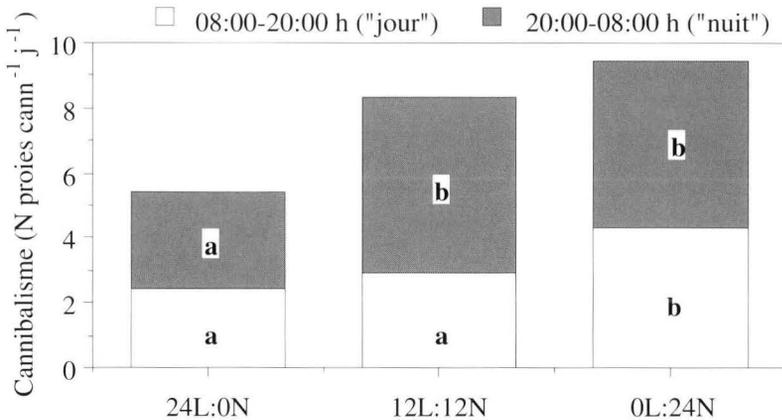


Fig. 11. Périodicité et intensité du cannibalisme chez les juvéniles du poisson-chat *Heterobranchus longifilis* 24 jours post-éclosion, en fonction du régime d'éclairage. Horaire d'éclairage normal en 12L:12N : 08:00-20:00h. Les barres d'histogramme portant le même label (a ou b) ne diffèrent pas significativement au seuil $P < 0,05$ (adapté d'après BARAS *et al.*, 1999).

*Daily periodicity of type II cannibalism in juvenile vundu catfish Heterobranchus longifilis aged 24 days, depending on day length. Open and closed bars are the mean numbers of prey consumed by cannibals during the normal light and dark hours, respectively. Bars sharing a common superscript are not significantly different, whereas other comparisons differ at $P < 0,05$, clearly indicating that the periodicity of cannibalism is more dependent on ambient light than on time of the day in this species (adapted from BARAS *et al.*, 1999).*

Ces exemples contrastés mettent en exergue la nécessité d'une connaissance approfondie des mécanismes de prédation en vue d'adopter des solutions zootechniques visant à réduire le cannibalisme, et le risque de transposition entre espèces apparemment proches.

8. Dynamique de cannibalisme

8.1. Modèles conceptuels de dynamique intracohorte

La dynamique de cannibalisme en fonction de l'âge des poissons est généralement représentée sous forme de modèles conceptuels (**fig. 12.A**), tels ceux proposés par HECHT et PIENAAR (1993) ou FOLKVORD (1997), mais qui ne prennent pas en compte la variabilité du mode de prédation en fonction du stade de développement. La nécessité d'une hétérogénéité de tailles plus élevée pour l'exercice du cannibalisme II au stade juvénile (**tableau III**) pourrait, en théorie, occasionner une diminution temporaire du cannibalisme, avant que n'aient émergé l'ensemble des cannibales juvéniles (**fig. 12.B**), et que le cannibalisme

II n'atteint son intensité maximale. C'est précisément ce qui est observé chez *Cyprinus carpio* (VAN DAMME *et al.*, 1989) et chez *Perca fluviatilis*, dont le cannibalisme I décroît à partir de l'âge de 12-13 jours, alors que le cannibalisme II ne devient significatif qu'à partir du 14^{ème} jour (BARAS, non publié). La décroissance du cannibalisme II par la suite reflète la diminution des besoins énergétiques des cannibales de taille croissante et leur impact moindre sur la population, de même que la raréfaction des proies survivantes. Dans un environnement de production aquacole, une forte intensité du cannibalisme est fréquemment à l'origine d'un surnourrissage et d'une disponibilité accrue de ressources alimentaires alternatives. Dans ce contexte trophique peu limitant, les proies qui, de par leur taille plus faible, ont des potentialités de croissance plus élevées que les cannibales, sont davantage à même d'exprimer ces potentialités et d'échapper progressivement aux cannibales, diminuant encore davantage le nombre de proies disponibles. Enfin, la cinétique de décroissance du cannibalisme est également fonction du rapport effectif de tailles entre cannibales et proies (**tableau III**), et donc des tactiques et stratégies de sélection des proies.

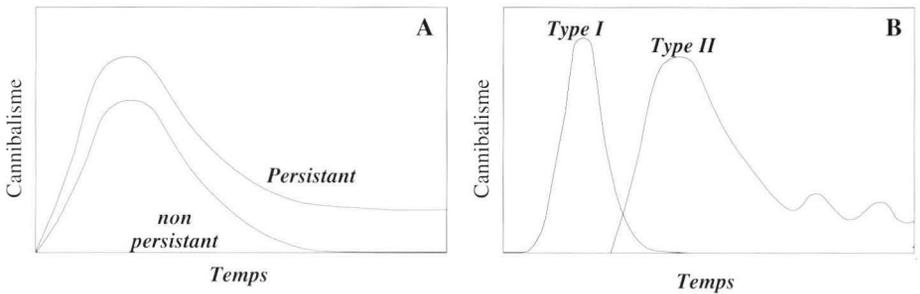


Fig. 12. Modèles conceptuels de dynamiques de cannibalisme intracohorte. A. modèles simples en fonction de la persistance de la prédation chez l'espèce (redessiné d'après HECHT et PIENAAR, 1993). B. Modèle complexe chez une espèce à cannibalisme persistant et présentant, au cours des périodes larvaires et juvéniles, deux types distincts de cannibalisme (I et II) régis par des logistiques différentes (cf. **tableau III**). La partie finale de la dynamique est représentée comme une sinusoïde amortie, assumant que l'intensité du cannibalisme de type II au stade juvénile avancé est fonction d'une dynamique de population semblable à la dynamique de VERHULST.

*Conceptual models of the dynamics of intracohort cannibalism in fish populations. A. Simple dome-shaped models, depending on the persistence of cannibalism in the species of interest (redrawn from HECHT and PIENAAR, 1993). B. Complex models for species shifting from type I to type II cannibalism, which rely on different predator / prey ratios (cf. **Table III**). The final part of the type II dynamics is deemed to resemble a VERHULST type sinusoid curve, as it assumes that periods of cannibalism, which decrease the size heterogeneity among the stock, alternate with periods of differential growth, which increase the size heterogeneity, and eventually enable the expression of cannibalism.*

L'évolution finale, de forme exponentielle décroissante (**fig. 12.A**), qui est proposée par les modèles conceptuels simples est plausible, mais uniquement dans un contexte trophique non limitant, où la hiérarchie sociale est peu marquée. Un cannibalisme intense, comme celui observé chez les espèces prédatrices, est au contraire propice à l'établissement d'une hiérarchie sociale, précisément en raison de la réduction de la densité de la population (interactions de type densité-dépendant). Cette hiérarchie est fortement susceptible de restreindre l'accès aux ressources, de favoriser la croissance différentielle au sein de la population, une hétérogénéité de tailles croissante, et donc l'expression du cannibalisme. Le cannibalisme provoque une réduction de l'hétérogénéité de tailles par élimination des proies de tailles les plus faibles, et à terme une réduction de son intensité, faute de proies disponibles, de telle sorte que les cannibales sont forcés de se tourner à nouveau vers des ressources alimentaires alternatives avant que la croissance différentielle ne permette à nouveau l'exercice du cannibalisme. Cette évolution dynamique et alternée du cannibalisme et de l'hétérogénéité de tailles au sein de la population a été observée notamment chez les juvéniles de *Piaractus brachypomus* (BARAS et MÉLARD, 1997a). Ce principe permet de postuler que le cannibalisme évolue suivant une dynamique en oscillations amorties dont la période est croissante, en raison de la prédation moindre par des cannibales de tailles croissantes. Cette évolution, semblable aux modèles sinusoïdaux proposés par la théorie de VERHULST, serait théoriquement applicable à toute situation où les ressources alimentaires sont limitantes, ce qui est précisément le cas des écosystèmes naturels.

8.2. Contexte intercohorte : dynamiques mixtes et alternées

Dans un contexte de cannibalisme mixte, où la prédation se situe aux niveaux intra- et intercohortes, ce qui est précisément le cas des écosystèmes naturels, la dynamique de cannibalisme est sensiblement plus complexe. Plusieurs auteurs, dont HARRIS (1975), ont suggéré que l'impact du cannibalisme intercohorte sur la dynamique des populations naturelles était mineur, compte tenu de la différence entre les habitats occupés par les jeunes et par les adultes, et de leur faible probabilité de rencontre. SMITH et REAY (1991) suggèrent que le cannibalisme intercohorte est effectivement limité dans le temps, mais peut être extrêmement intense lors de migrations trophiques ou saisonnières mettant occasionnellement ces cohortes en contact, chez les espèces diadromes, comme chez les espèces holobiotiques marines ou d'eau douce.

Les stades larvaires et juvéniles de *Gadus morhua* occupent des environnements nettement moins profonds que les individus plus âgés, de telle sorte qu'ils sont forcés, lors de leur émigration des sites de reproduction vers ces habitats de nurseries, de traverser un rideau de prédateurs, dont des conspécifiques plus âgés (HISLOP, 1984). Chez les *Salmonidae* diadromes, les « *smolts* » sont confrontés, lors de leur migration en zones estuarienne et côtière, à des conspécifiques plus âgés qui exercent une activité piscivore intense dans ces zones avant leur migration de reproduction (BARBER, 1984). Une situation

similaire s'observe également chez les *Cyprinidae* rhéophiles, qui pondent en faciès lotique et dont les larves migrent vers les zones calmes à proximité des berges ou dans des noues, dont l'entrée est généralement gardée par des conspécifiques plus âgés (e.g. *Leuciscus cephalus* ; BARAS, 1995b). Au cours de l'été, les juvéniles de *Cyprinidae* effectuent des migrations quotidiennes entre ces nurseries et le cours principal (BARAS et NINDABA, sous presse), et sont donc exposés à l'attaque des prédateurs (et des cannibales) lors de leur entrée et de leur sortie.

La dynamique saisonnière de cannibalisme intercohorte chez ces espèces est donc théoriquement fonction de la vitesse de développement des larves, de la disponibilité et de la structure des habitats de nurseries, et de l'abondance relative des cannibales contrôlant l'entrée et la sortie de ces nurseries. Si les cannibales plus âgés sont abondants, le cannibalisme intercohorte occasionne une réduction substantielle des cohortes de proies, que celles-ci soient abondantes ou peu abondantes. Aussi lorsque les proies survivantes deviendront à leur tour cannibales, leur impact sur les cohortes plus jeunes sera moindre, même si ces cohortes sont abondantes. Ce principe fonctionnel peut expliquer la structure de la dynamique de population de *Oncorhynchus gorbuscha*, chez lequel les classes d'âges abondantes sont observées avec une périodicité de deux années (RICKER, 1962). Chez les espèces à fortes capacités de prédation, l'abondance d'une cohorte de proies provoque une déplétion plus rapide des ressources alimentaires, une croissance différentielle plus marquée, et un cannibalisme intracohorte proportionnellement plus intense (BRY *et al.*, 1992), de telle sorte que les variations annuelles du recrutement et de l'impact du cannibalisme sont moindres (WOOTTON, 1990).

9. Aspects appliqués : réduction du cannibalisme en aquaculture

Le cannibalisme étant interprété comme une stratégie comportementale adaptative, résultant d'une pression environnementale de nature évolutive, son éradication en contexte de production aquacole est strictement illusoire, du moins chez les stades larvaires à forte croissance et à capacités élevées de prédation. Il est par contre envisageable de réduire son impact grâce à l'adoption d'un ensemble de mesures zootechniques. Dans une perspective *à court terme*, la nécessité d'interférer avec ce mécanisme régulateur des populations en aquaculture varie en fonction des espèces et des stades de vie. En règle générale, la réduction du cannibalisme est d'autant moins nécessaire que l'espèce concernée a une fécondité élevée, que sa reproduction peut être induite aisément et fréquemment, et que ses capacités prédatrices sont faibles. Le cannibalisme étant plus intense au cours des stades larvaires et juvéniles, cette réduction est d'autant plus nécessaire que la taille du poisson à la commercialisation est faible, compte tenu du coût élevé de la production de juvéniles sevrés. Ainsi, la nécessité de réduire le cannibalisme est-elle proportionnellement plus grande

chez *Perca fluviatilis*, espèce à ponte saisonnière unique, consécutive à une vernalisation, et commercialisée à ± 150 g, que chez *Clarias gariepinus*, espèce à pontes induite et commercialisée à 500-1000 g. Dans une perspective à **long terme**, la minimisation du cannibalisme est toujours souhaitable en raison du risque, au fil de sélections répétées des individus les plus « performants », de sélectionner des souches à fortes potentialités cannibales (morphé carpe koï chez *Cyprinus carpio* ; VAN DAMME *et al.*, 1989).

Le choix des mesures zootechniques à adopter (**fig. 13**) requiert une connaissance minimum des préférences photiques de l'espèce concernée, de son rythme d'alimentation, de ses besoins alimentaires (quantitatifs et qualitatifs), du mode d'action de la densité de population sur sa croissance différentielle (**fig. 8, 9**), de son mode de détection des proies, et enfin des rapports logistiques et effectifs de cannibalisme (**tableau III**).

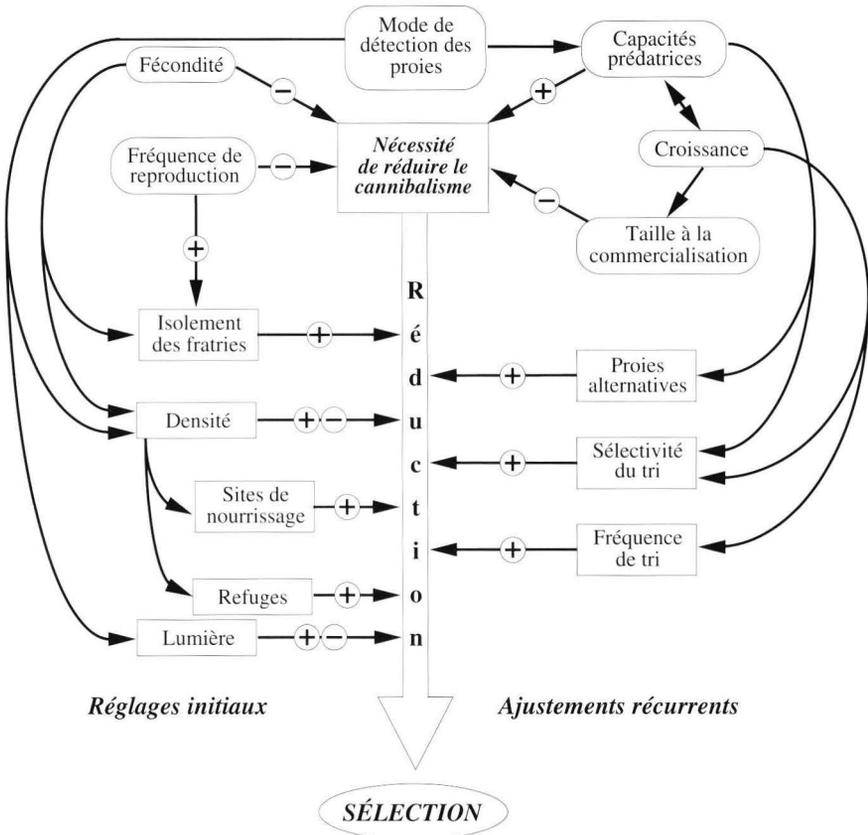


Fig. 13. Degré de nécessité d'une réduction du cannibalisme en aquaculture en fonction de la biologie de l'espèce concernée, et principales mesures zootechniques permettant d'atteindre cet objectif.

Biological criteria for determining how far cannibalism should be reduced in a cultured fish species, and zootechnical measures to be implemented to reach this objective.

Au stade larvaire, les poissons sont généralement trop nombreux pour un tri manuel, trop fragiles pour un tri mécanique, et dans l'éventualité où de tels tris seraient entrepris, la forte croissance des larves et le fait que le cannibalisme à ce stade ne requiert pas une forte différence de tailles entre prédateur et proie (**tableau III**) rendrait cet effort tout à fait inutile. Aussi, la minimisation du cannibalisme ne peut s'effectuer que par des réglages initiaux (densité de mise en charge des géniteurs, oeufs ou larves, isolation des fratries ; BRY et GILLET, 1980) qui visent essentiellement à retarder la mise en place de l'hétérogénéité de croissance nécessaire à l'expression du cannibalisme. Compte tenu du potentiel de croissance extrêmement élevé des larves ($\geq 20\% \text{ j}^{-1}$ à la température optimale de croissance), l'hétérogénéité du moment d'éclosion, et plus probablement du moment de prise du premier aliment, conditionne directement l'hétérogénéité de tailles et module le risque de cannibalisme. Dans ce contexte, l'adoption de conditions environnementales, de mesures zootechniques de synchronisation des pontes, la sélection de souches produisant des oeufs plus homogènes, ou le tri des oeufs (relation entre taille de l'oeuf, taille de la larve à l'éclosion et durée d'incubation ; MOODIE *et al.*, 1989), devraient réduire l'émergence du cannibalisme au sein d'une population.

Le choix de l'environnement est également crucial, tant par sa profondeur et sa vitesse de courant, que par ses dimensions, qui déterminent la proportion de refuges (influence du rapport surface/périmètre chez *Esox lucius* ; BRY et GILLET, 1980). Un environnement de faibles dimensions limite le nombre de territoires utilisables par les cannibales et réduit l'impact du cannibalisme (**fig. 9**). Il favorise également l'accès d'une plus grande proportion de la population aux sites de distribution de nourriture, ce qui est crucial pour des stades de vie à métabolisme élevé mais à mobilité réduite. Comme l'hétérogénéité de tailles au sein d'une population de poissons est fréquemment associée à une ségrégation non seulement spatiale mais également temporelle des activités des poissons de différentes tailles, une distribution continue (ou à fréquence élevée), et en excès, de l'aliment permet une réduction substantielle du cannibalisme au cours des stades larvaires et juvéniles.

Au stade juvénile, le cannibalisme II requiert une différence de tailles nettement plus élevée, et peut être réduit par des tris manuels ou mécaniques, dont la sélectivité est intimement dépendante des rapports logistiques et effectifs de cannibalisme chez l'espèce concernée (**tableau III**). La fréquence de ces tris est dépendante de leur sélectivité et de la vitesse de croissance de l'espèce (*e.g.* 14 jours chez *Perca fluviatilis* de 0,5 à 5,0 g ; MÉLARD *et al.*, 1996 ; 6-7 jours chez *Clarias gariepinus* de taille équivalente ; C. DUCARME, Piscimeuse, com. pers.). Des tris plus fréquents peuvent être envisagés, mais risquent de compromettre la viabilité de l'élevage, en raison de leur coût récurrent et de la perte de productivité pendant ces opérations (IJZERMAN *et al.*, 1995), cet argument économique soulignant la nécessité d'études complémentaires des bases physiologiques et comportementales du cannibalisme chez une espèce préalablement au développement de son aquaculture.

REMERCIEMENTS

La rédaction de cet article de synthèse n'aurait pu être menée à bien sans l'expérience acquise au cours de programmes de recherches FIRST-Université « Monitoring des comportements des poissons en conditions d'élevage » (Région Wallonne, D.G.T.R.E.), « Mise au point de l'élevage intensif des Percidés » (Région Wallonne, D.G.R.N.E.), « Compétition interindividuelle chez les Percomorphes » (FAIR CT-96-1572) et « Biologie des poissons-chats *Clariidae* » (FRFC, contrat 2.4508.94) dont a bénéficié le Laboratoire de Démographie des Poissons de l'Université de Liège.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALM G. (1952). — Year class fluctuations and span of life of perch. *Rep. Freshwat. Res. Inst. Drottningholm*, **33** : 17-38.
- AMUNDSEN P.-A., B. DAMSGARD, A.M. ARNESEN, M. JOBLING et E.H. JØRGENSEN (1995). — Experimental evidence of cannibalism and prey specialization in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Env. Biol. Fishes*, **43** : 285-293.
- AVIT J.B. et P. LUQUET (1995). — Consommation volontaire d'aliment en situation d'éclaircissement et d'obscurité chez *Heterobranchus longifilis*. *Aquat. Living Resour.*, **8** : 385-387.
- BALON E.K. (1975). — Reproductive guilds of fishes : a proposal and definition. *J. Fish. Res. Board Can.*, **32** : 821-864.
- BALON E.K. (1981). — Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. *Env. Biol. Fishes*, **6** : 377-389.
- BARAS E. (1995a). — Seasonal activities of *Barbus barbus* (L.) - Effect of temperature on time-budgeting. *J. Fish Biol.*, **46** : 816-828.
- BARAS E. (1995b). — An improved electrofishing methodology for the assessment of habitat use by young-of-the-year fishes. *Arch. f. Hydrol.*, **134** : 403-415.
- BARAS E. (1998a). — Sibling cannibalism among juvenile vundu catfish *Heterobranchus longifilis* (Clariidae) under controlled conditions. I. Cannibalistic behaviour, prey selection and prey size-selectivity. *J. Fish Biol.*, **53** : 000-000 (24 p.).
- BARAS E. (1998b). — Functional implications of early sexual growth dimorphism in vundu catfish *Heterobranchus longifilis* (Clariidae). *J. Fish Biol.*, **53** : 000-000 (6 p.).
- BARAS E. et C. MÉLARD (1997a). — Growth-survival-cannibalism dynamics among larvae and juveniles of Pirapatinga (*Piaractus brachipomus*) at different stocking densities. 34-35 in : L. CRESWELL et Y. HARACHE (eds) : *Proceedings of Martinique '97, Island Aquaculture and Tropical Aquaculture*, European Aquaculture Society, Oostende, Belgium.
- BARAS E. et C. MÉLARD (1997b). — Individual growth patterns of juvenile Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L.) : Emergence and dynamics of sexual growth dimorphism. In : K. FITZSIMMONS (ed.) : *Tilapia Aquaculture*, NRAES, **106** : 169-177.
- BARAS E. et J. NINDABA (sous presse, 1998). — Seasonal and diel utilisation of inshore microhabitats by larvae and juveniles of *Leuciscus cephalus* and *Leuciscus leuciscus*. *Env. Biol. Fishes*, 00 : 1-15.

- BARAS E., F. TISSIER, J.C. PHILIPPART et C. MÉLARD (1999). — Sibling cannibalism among juvenile vundu catfish *Heterobranchus longifilis* (Clariidae) under controlled conditions. II. Effect of body weight and environmental variables on periodicity and the intensity of type II cannibalism. *J. Fish Biol.*, **54** : 000-000.
- BARAS E., F. TISSIER, L. WESTERLOPPE, C. MÉLARD et J.C. PHILIPPART (1998). — Feeding in darkness alleviates density-dependent growth of juvenile vundu catfish *Heterobranchus longifilis* (Clariidae). *Aquat. Living Resour.*, **11** (5), 6 p.
- BARBER F.G. (1984). — Experiment with pink salmon : barren streams, size selection in predation and in trolling. *Tech. Rep. Fish. Res. Board Can.*, **1258** : 1-21.
- BLAXTER J.H.S. (1986). — Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **115** : 98-114.
- BOUJARD T. et J.F. LEATHERLAND (1992). — Circadian rhythms and feeding times in fishes. *Env. Biol. Fishes*, **35** : 109-131.
- BRABRAND Å. (1995). — Intracohort cannibalism among larval stages of perch (*Perca fluviatilis*). *Ecol. Freshwat. Fish*, **4** : 70-76.
- BRAID M.R. et E.W. SHELL (1981). — Incidence of cannibalism among striped bass fry in an intensive culture system. *Progress. Fish-Cult.*, **43** : 210-212.
- BRANCHEK T. et R. BREMILLER (1984). — The development of photoreceptors in the zebrafish *Brachydanio rerio*. I. Structure. *J. Comp. Neurol.*, **224** : 107-115.
- BRITZ P.J. et A.G. PIENAAR (1992). — Laboratory experiments on the effect of light and cover on the behaviour and growth of African catfish, *Clarias gariepinus* (Pisces : Clariidae). *J. Zool. (Lond.)*, **227** : 43-62.
- BROWN P. et K. DABROWSKI (1995). — Zootechnical parameters, growth and cannibalism in mass propagation of yellow perch. 25-26 in : P. KESTEMONT et K. DABROWSKI (eds) : *Short Communications of the Workshop of Aquaculture of Percids*, Vaasa Finland, 23-24 Août 1995, Presses Universitaires de Namur, Belgique.
- BROWNELL C.L. (1985). — Laboratory analysis of cannibalism by larvae in the cape anchovy *Engraulis capensis*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **114** : 512-518.
- BROWNELL C.L. (1987). — Cannibalistic interactions among young anchovy : A first attempt to apply laboratory behavioural observations to the field. 503-511 in A.I.L. PAYNE, J.A. GULLAND et K.H. BRINK (eds) : *Population and Community Ecology in the Benguela Upwelling Region and Comparable Frontal Systems*, n° 5, Cape Town, Afrique du Sud.
- BRY C. et C. GILLET (1980). — Réduction du cannibalisme précoce chez le brochet (*Esox lucius*) par isolement des fratries. *Bull. fr. Pisc.*, **277** : 142-153.
- BRY C., E. BASSET, X. ROGNON et F. BONAMY (1992). — Analysis of sibling cannibalism among pike, *Esox lucius*, juveniles reared under semi-natural conditions. *Env. Biol. Fishes*, **35** : 75-84.
- CHEVALIER J.R. (1973). — Cannibalism as a factor in first year survival of walleye in Oneida Lake. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **102** : 738-744.
- CHRISTIANSEN J.S. et M. JOBLING (1990). — The behaviour and the relationship between food intake and growth of juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., subjected to sustained exercise. *Can. J. Zool.*, **68** : 2185-2191.
- CHRISTIANSEN J.S., Y.S. SVENDSEN et M. JOBLING (1992). — The combined effects of stocking density and sustained exercise on the behaviour, food intake, and growth of juvenile Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). *Can. J. Zool.*, **70** : 115-122.
- CHUA T.E. et S.L. TENG (1980). — Economic production of estuary grouper, *Epinephalus salmoides* MAXWELL, reared in floating net cages. *Aquaculture*, **20** : 187-228.

- COLESANTE R.T. (1989). — Improved survival of walleye fry during the first 30 days of intensive rearing on brine shrimp and zooplankton. *Progress. Fish-Cult.*, **51** : 109-111.
- CUFF W. R. (1977). — Initiation and control of cannibalism in larval walleyes. *Progress. Fish-Cult.*, **39** : 29-32.
- CUFF W. R. (1980). — Behavioral aspects of cannibalism in larval walleye, *Stizostedion vitreum*. *Can. J. Zool.*, **58** : 1504-1507.
- DABROWSKI K. (1984). — The feeding of fish larvae : present state of the art and perspectives. *Reprod. Nutr. Dev.*, **24** : 807-833.
- DAVIS T.L.O. (1985). — The food of barramundi, *Lates calcarifer* (BLOCH), in coastal and inland waters of Van Diemen Gulf and the Gulf of Carpentaria, Australia. *J. Fish Biol.*, **26** : 669-682.
- DEGANI G. et D. LEVANON (1983). — The influence of low density on food adaptation, cannibalism and growth of eels (*Anguilla anguilla* (L.)). — *Bamidgeh*, **35** : 53-60.
- DENEFF S.J. et T.A. VILLARS (1982). — Filial cannibalism and nocturnal illumination in paradise fish, *Macropodus ocellaris*. *Behav. Neural Biol.*, **36** : 295-297.
- DOMINEY W.J. (1981). — Anti-predator function of bluegill sunfish nesting colonies. *Nature*, **290** : 586-588.
- DOMINEY W.J. et L.S. BLUMER (1984). — Cannibalism of early life stages in fishes. 43-64 in : G. HAUSFATER et S.B. HARDY (eds) : *Infanticide, Comparative and Evolutionary Perspectives*, Aldine, New York.
- DONG Q. et G.A. POLIS (1992). — The dynamics of cannibalistic populations : a foraging perspective. 13-37 in : M.A. ELGAR et B.J. CRESPI (eds), *Cannibalism : Ecology and Evolution among diverse Taxa*, Oxford Science Publications, Oxford.
- DURANT J.P., M. BOUILLON et J. PARZEFALL (1983). — Réponse de *Proteus anguinus* L., amphibien cavernicole, à des stimulations chimiques provenant de la ponte. *Mém. Biospéol.*, **10** : 395-399.
- DWYER D.A., K.M. BAILEY et P.A. LIVINGSTON (1987). — Feeding habits and daily ration of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the Eastern Bering Sea, with special reference to cannibalism. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44** : 1972-1984.
- EATON R.C. et R. DIDOMENICO (1986). — Role of the teleost escape response during development. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **115** : 128-142.
- EYESON K.N. (1983). — Egg and fry swallowing habits of tilapia. *Aquaculture*, **32** : 415-418.
- FITZGERALD G.J. et F.G. WHORISKEY (1992). — Empirical studies of cannibalism in fish. 238-253 in : M.A. ELGAR et B.J. CRESPI (eds), *Cannibalism : Ecology and Evolution among diverse Taxa*, Oxford Science Publications, Oxford.
- FOLKVORD A. (1991). — Growth and cannibalism of cod juveniles (*Gadus morhua*) : effects of feed type, starvation and fish size. *Aquaculture*, **97** : 41-59.
- FOLKVORD A. (1997). — Ontogeny of cannibalism in larval and juvenile fishes with special emphasis on Atlantic cod. 251-278 in : R.C. CHAMBERS et E.A. TRIPPEL (eds) : *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*, Chapman and Hall, London.
- FOLKVORD A. et H. OTTERÅ (1993). — Effects of initial size distribution, day length and feeding frequency on growth, survival and cannibalism in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Aquaculture*, **114** : 243-260.
- FOSTER S.A., V.B. GARCIA et M.Y. TOWN (1988). — Cannibalism as the cause of an ontogenetic shift in habitat use by fry of the threespine stickleback. *Oecologia*, **74** : 577-585.
- FOX L.R. (1975). — Cannibalism in natural populations. *A. Rev. Ecol. Syst.*, **6** : 87-106.
- FUHRMAN F.A., G.A. FURHAM, D.L. DULL et H.S. MOSTER (1969). — Toxins from eggs of fishes and amphibia. *J. Agr. Food Chem.*, **17** : 417-424.

- FUIMAN L.A. et A.E. MAGURRAN (1994). — Development of predator defences in fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **4** : 145-183.
- GILES N., R.M. WRIGHT et M.E. NORD (1986). — Cannibalism in pike fry, *Esox lucius* L. : some experiments with fry densities. *J. Fish Biol.*, **29** : 107-113.
- HARRIS J.G.K. (1975). — The effect of density dependent mortality on the shape of stock-recruitment curve. *J. Cons. perm. int. Expl. Mer*, **36** : 144-149.
- HART P.J.B. (1986). — Foraging in teleost fishes. 211-235 in : T.J. PITCHER (ed.) : *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm, London.
- HECHT T. et S. APPELBAUM (1988). — Observations on intraspecific aggression and coeval sibling cannibalism by larval and juvenile *Clarias gariepinus* (Clariidae : Pisces) under controlled conditions. *J. Zool. (Lond.)*, **214** : 21-44.
- HECHT T. et A.G. PIENAAR (1993). — A review of cannibalism and its implication in fish larviculture. *J. World Aquac. Soc.*, **24** : 246-261.
- HEGGENES J., O.M.W. KROG, O.R. LINDAS, J.G. DOKH et T. BREMNER (1993). — Homeostatic behavioural responses in a changing environment : brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal in winter. *J. Anim. Ecol.*, **62** : 295-308.
- HELFMAN G.S. (1986). — Fish behaviour by day, night and twilight. 366-387 in : T.J. PITCHER (ed.) : *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm, London.
- HISLOP J.R.G. (1984). — A comparison of the reproductive tactics of cod, haddock, whiting and Norway pout in the North Sea. 311-329 in : G.W. POTTS et R.J. WOOTTON (eds) : *Fish Reproduction : Strategies and Tactics*, Academic Press, London.
- HOELZER G. (1988). — Filial cannibalism in a non-brood cycling marine fish. *Env. Biol. Fishes*, **21** : 309-313.
- HUNT B.P. et W.F. CARBINE (1951). — Food of young pike *Esox lucius* L. and associated fishes in Peterson's ditches, Houghton Lake, Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **80** : 67-83.
- HUNTER J.R. et C.A. KIMBRELL (1980). — Egg cannibalism in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. NOAA (U.S.)*, **78** : 811-816.
- IJZERMAN H.C.A., J.P. HOOGLAND, J.H. BOON et W. DE WILT (1995). — Quality costs in intensive fish culture : an analysis of African catfish farms in the Netherlands. *Aquac. Internat.*, **3** : 226-235.
- JOBLING M. 1994. *Fish Bioenergetics*. Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, **13**, London, 324 p.
- JONES C.L.W., H. KAISER et T. HECHT (1998a). — Effect of shelter, broodstock number, and sex-ratio on juvenile production in the swordtail, *Xiphophorus helleri*, under intensive culture conditions. *J. World Aquac. Soc.*, **29** : 101-105.
- JONES C.L.W., H. KAISER, G.A. WEBB et T. HECHT (1998a). — Filial cannibalism in the swordtail *Xiphophorus helleri* (Pisces : Poeciliidae). *Aquarium Sci. Conserv.*, **2** : 1-10.
- JONES J.S. (1982). — Of cannibals and kins. *Nature*, 299 : 202-203.
- KAISER H., O. WEYL et T. HECHT (1995). — The effect of stocking density on growth, survival and agonistic behaviour of African catfish. *Aquac. Internat.*, **3** : 217-225.
- KATAVIC I., J. JUG-DUJAKOVIC et B. GLAMUZINA (1989). — Cannibalism as a factor affecting the survival of intensively cultured sea bass (*Dicentrarchus labrax*) fingerlings. *Aquaculture*, **77** : 135-143.
- KIPLING C. et W.E. FROST (1970). — A study of the mortality, population numbers, year class strengths and food consumption of pike (*Esox lucius*) in Windermere from 1944-1962. *J. Anim. Ecol.*, **39** : 115-157.

- KODRIC-BROWN A. (1983). — Determinants of male reproductive success in pupfish (*Cyprinodon pecosensis*). *Anim. Behav.*, **31** : 128-137.
- KRAMER D.L. (1973). — Parental behaviour in the blue gourami, *Trichogaster trichopterus* (Pisces : Belontiidae) and its induction during responses to varying numbers of conspecific eggs. *Anim. Behav.*, **19** : 87-92.
- KUNZ Y.W., S. ENNIS et C. WISE (1983). — Ontogeny of photoreceptors in the embryonic retina of the viviparous guppy, *Poecilia reticulata* P. (Teleostei). *Cell Tissue Res.*, **230** : 469-486.
- L'ABÉE-LUND J.H., A. LANGELAND et H. SAEGROV (1992). — Piscivory by brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic char *Salvelinus alpinus* (L.) in Norwegian lakes. *J. Fish Biol.*, **41** : 91-101.
- LAUDER G.V. (1985). — Aquatic feeding in lower vertebrates. 210-229 in : M. HILDEBRAND, D.M. BRAMBLE, K.F. LIEM et D.B. WAKE (eds) : *Functional Vertebrate Morphology*, Harvard University Press, Cambridge.
- LAVERY R.J. et M.H.A. KEENLEYSIDE (1990). — Filial cannibalism in the biparental fish *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces : Cichlidae) in response to early brood reductions. *Ethology*, **86** : 326-338.
- LI S.K. et J.A. MATHIAS (1982). — Causes of high mortality among cultured larval walleyes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **111** : 710-721.
- LOADMAN N.L., G.E.E. MOODIE et J.A. MATHIAS (1986). — Significance of cannibalism in larval walleye (*Stizostedion vitreum*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43** : 613-618.
- LOEKHE D.M., D.M. MADISON et J.J. CHRISTIAN (1982). — Time dependency and kin recognition of cannibalistic behaviour among poeciliid fishes. *Behav. Neural Biol.*, **35** : 315-318.
- MALHOTRA Y.R. et S. MUNSHI (1984). — Cannibalism among early larval stages of *Puntius conchoniui* (Ham.) (Cyprinidae). *Oikoassay*, **1** : 1-4.
- MARCONATO A., A. BISAZZA et M. FABRIS (1993). — The cost of parental care and egg cannibalism in the river bullhead, *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **32** : 229-237.
- MCINTYRE D.B., F.J. WARD et G.M. SWANSON (1987). — Factors affecting cannibalism by pond-reared juvenile walleyes. *Progress. Fish-Cult.*, **49** : 264-269.
- MCKAYE K.R., D.J. WEILAND et T.M. LIM (1979). — Comments on the breeding biology of *Gobiomorus dormitor* (Osteichthyes : Eleotridae) and the advantage of schooling behaviour to its fry. *Copeia*, **1979** : 542-544.
- MEFFE G.K. et F.F. SNELSON (1989). — *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 453 p.
- MEFFE G.K. et M.L. CRUMP (1987). — Possible growth and reproductive benefits of cannibalism in the mosquito fish. *Am. Nat.*, **129** : 203-212.
- MÉLARD C., E. BARAS et P. KESTEMONT (1997). — Does low temperature rearing of Eurasian perch larvae (*Perca fluviatilis*) limit the incidence of cannibalism without significantly reducing growth rate. 347-348 in : L. CRESWELL et Y. HARACHE (eds) : *Proceedings of Martinique '97, Island Aquaculture and Tropical Aquaculture*, European Aquaculture Society, Oostende, Belgium.
- MÉLARD C., E. BARAS, L. MARY et P. KESTEMONT (1996). — Relationships between growth, cannibalism and survival rate in intensively cultured larvae and alevins of perch (*Perca fluviatilis*). *Ann. Zool. Fenn.*, **33** : 643-651.
- MILINSKI M. (1979). — Can experienced predators overcome the confusion of swarming prey. *Anim. Behav.*, **32** : 1157-1162.
- MILINSKI M. (1986). — Constraints placed by predators on feeding behaviour. 236-252 in : T.J. PITCHER (ed.) : *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm, London.

- MOODIE G.E.E., N.L. LOADMAN, M.D. WIEGAND et J.A. MATHIAS (1989). — Influence of egg characteristics on survival, growth and feeding in larval walleye (*Stizostedion vitreum*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46** : 516-521.
- MOODY R.C.J., J.M. HELLAND et R.A. STEIN (1983). — Escape tactics used by bluegills and fathead minnows to avoid predation by tiger muskellunge. *Env. Biol. Fishes*, **8** : 61-65.
- MORRIS D. (1956). — The function and causation of courtship ceremonies. 261-266 in : *Actes du Colloque International sur l'Instinct*, Fondation Sugar-Polignac, Paris.
- O'CONNELL C.P. (1981). — Development of sense organ systems in the northern anchovy *Engraulis mordax* and other teleosts. *Am. Zool.*, **21** : 429-446.
- ORIANI G. et D.H. JANZEN (1974). — Why are embryos so tasty ? *Am. Nat.*, **108** : 581-592.
- OTTERÅ H. et A. FOLKVORD (1993). — Allometric growth in juvenile cod (*Gadus morhua*) and possible effects on cannibalism. *J. Fish Biol.*, **43** : 643-645.
- PATRIQUIN D.G. (1967). — Biology of *Gadus morhua* in Ogac Lake, a landlocked fjord on Baffin Island. *J. Fish. Res. Board Can.*, **24** : 2573-2594.
- PETERSEN C.W. et K. MARCHETTI (1989). — Filial cannibalism in the Cortez Damsel fish *Stegastes rectifraenum*. *Evolution*, **43** : 158-168.
- PIENAAR A.G. (1990). — A study of coeval sibling cannibalism in larval and juvenile fishes and its control under culture conditions. M.Sc. Thesis, Rhodes University, Grahamstown, South Africa.
- PITCHER T.J. (1986). — Functions of shoaling behaviour in teleosts. 294-337 in : T.J. PITCHER (ed.) : *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm, London.
- POLIS G.A. (1981). — The evolution and dynamic of intraspecific predation. *A. Rev. Ecol. Syst.*, **12** : 225-251.
- PYKE G.H. (1984). — Optimal foraging theory : a critical review. *A. Rev. Ecol. Syst.*, **15** : 523-575.
- PRINSLOO J.F., H.J. SCHOONBEE et J. THERON (1989). — The use of a red strain of the sharptooth catfish *Clarias gariepinus* (BURCHELL) in the evaluation of cannibalism amongst juveniles of this species. *Water South Africa*, **15** : 179-184.
- RICKER W.E. (1962). — Regulation of the abundance of pink salmon stocks. 155-201 in : N.J. WILIMOVSKY (ed.) : *Symposium on Pink Salmon*, University of British Columbia, Vancouver.
- RIGET F.F., K.H. NYGAARD et B. CHRISTIANSEN (1986). — Population structure, ecological segregation and reproduction in a population of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from Lake Tasersvaq, Greenland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43** : 985-992.
- SAKAKURA Y. et K. TSUKAMOTO (1996). — Onset and development of cannibalistic behaviour in early life stages of yellowtail. *J. Fish Biol.*, **48** : 16-29.
- SARGENT R.C. (1992). — Ecology of filial cannibalism in fish : theoretical perspectives. 38-62 in : M.A. ELGAR et B.J. CRESPI (eds), *Cannibalism : Ecology and Evolution among diverse Taxa*, Oxford Science Publications, Oxford.
- SCHWANCK E. (1986). — Filial cannibalism of *Tilapia mariae*. *J. appl. Ichthyol.*, **2**, 65-74.
- SCOTT W.B. et E.J. CROSSMAN (1973). — Freshwater fishes of Canada. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, **184**, 966 p.
- SHIRAHATA S. (1964). — On « cannibalism » in the rainbow trout fingerling, *Salmo gairdneri irideus*. *Jap. J. Ecol.*, **14** : 25-32.
- SHUMILOV I.P. (1971). — Survival of eggs of the Baikal omul (*Coregonus autumnalis migratorius* [GEORGI]) in spawning grounds of the Kichera River and the effect of river flow on the strength of year classes. *J. Ichthyol.*, **11** : 223-230.

- SMITH C. (1989). — An investigation into the problem of conspecific predation among the fry of the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (LINNAEUS 1757) in an intensive culture system. M.Sc. thesis, Plymouth Polytechnic.
- SMITH C. et P. REAY (1991). — Cannibalism in teleost fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **1** : 41-64.
- SMITH C. et R.J. WOOTTON (1995). — The costs of parental care in teleost fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **5** : 7-23.
- SPARHOLT H. (1985). — The population, survival, growth, reproduction and food of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) in four unexploited lakes in Greenland. *J. Fish Biol.*, **26** : 313-330.
- STEPHENS D.W. et KREBS J.R. (1986). — *Foraging Theory*. Princeton University Press.
- STOBBERUP K.A. (1992). — Food composition and consumption of Chilean hake (*Merluccius gayi gayi* G.) with special reference to cannibalism. ICES-CM-1992/G :43 (ICESCM1992G43), 15 p.
- SUMIDA B.Y. et H.G. MOSER (1980). — Food and feeding of Pacific hake larvae, *Merluccius productus*, off southern California and northern Baja California. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Inv. Rep.*, **21** : 161-166.
- SZEINFELD E.V. (1993). — The energetics and evolution of intraspecific predation (egg cannibalism) in the anchovy *Engraulis capensis*. *Mar. Biol.*, **115** : 301-308.
- TAMAZOUZT L. et B. CAPDEVILLE (1994). — Sevrage et variabilité interspécifique de la croissance des juvéniles de *Perca fluviatilis* et *Micropterus salmoides* en milieu contrôlé. 174-175 in : J. MUIR et F. SÉVILLA (eds) : *Measures for Success*, EAS special Publication n° 21, European Aquaculture Society, Oostende, Belgium.
- TARBY M.J. (1974). — Characteristics of yellow perch cannibalism in Oneida Lake and the relation to first year survival. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **103** : 462-471.
- TENG S.K., S. AKATSU, K.M. AL-ABDUL-ELAH, C.R. EL-ZAHR, N. DOWNING, A. AL-MARZOUK et N. CHAZAL (1982). — Spawning, fingerling production and market size-culture of sobaity (*Acanthopterus cuvieri*) in Kuwait. *Ann. Res. Rep. Kuwait Inst. Sci. Res.*, **1981** : 66-70.
- TURNER G. (1986). — Teleost mating systems and strategies. 253-274 in : T.J. PITCHER (ed.) : *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm, London.
- THIBAUT R.E. (1974). — Genetics of cannibalism in a viviparous fish and its relationship to population density. *Nature*, **251** : 138-140.
- VALDES E.S., P.A. SHELTON, M.J. ARMSTRONG et F.G. FIELD (1987). — Cannibalism in South African anchovy : egg mortality and egg consumption rates. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, **5** : 613-622.
- VAN DAMME P., S. APPELBAUM et T. HECHT (1989). — Sibling cannibalism in koi carp, *Cyprinus carpio* L., larvae and juveniles reared under controlled conditions. *J. Fish Biol.*, **34** : 855-863.
- VANDEWALLE P., I. GLUCKMANN, E. BARAS, F. HURIAUX et B. FOCANT (1997). — Postembryonic development of the cephalic region in *Heterobranchus longifilis*. *J. Fish Biol.*, **50** : 227-253.
- WERNER E.E. et J.F. GILLIAM (1984). — The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *A. Rev. Ecol. Syst.*, **15** : 393-425.
- WOOTTON R. J. (1990). — *The Ecology of Teleost Fishes*. Chapman and Hall, London, Fish and Fisheries series **1**, 404 p.
- WOURMS J.P., M.D. STRIBLING et J.W. ATZ (1980). — Maternal-fetal nutrient relationships in the coelacanth, *Latimeria*. *Am. Zool.*, **20** : 962.
- WOURMS J.P., B.D. GROVE et J. LOMBARDI (1988). — The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes. 1-134 in : W.S. HOAR et D.J. RANDALL (eds) : *Fish Physiology*, Volume XI, Part B, Academic Press, London.
- ZARET T.M. (1972). — Predator-prey interactions in a tropical lacustrine ecosystem. *Ecology*, **53** : 248-257.

Appendice A

Noms scientifiques, familles, noms français et anglais des espèces citées dans l'article (traductions d'après le dictionnaire multilingue O.E.C.D. des poissons et produits de la pêche, et SCOTT et CROSSMAN, 1973).

Scientific, French, English names and families of the fish species mentioned in the article (translations based on O.C.D.E multilingual dictionary of fish and fish products and SCOTT and CROSSMAN, 1973).

<u>Espèce</u>	<u>Famille</u>	<u>Nom français</u>	<u>English / American name</u>
<i>Anguilla anguilla</i>	Anguillidae	Anguille européenne	European eel
<i>Brachydanio rerio</i>	Cyprinidae	Danio zébré	Zebra fish
<i>Clarias gariepinus</i>	Clariidae	Poisson-chat	Sharptooth catfish
<i>Coregonus autumnalis</i>	Salmonidae	Cisco arctique	Arctic cisco
<i>Cottus bairdi</i>	Cottidae	Chabot tacheté	Mottled sculpin
<i>Cottus gobio</i>	Cottidae	Chabot	Bullhead
<i>Cyprinodon pecosensis</i>	Cyprinodontidae		Pupfish
<i>Cyprinus carpio</i>	Cyprinidae	Carpe commune	Common carp
		Carpe koï	Koï carp
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Percichthyidae	Bar	Sea bass
<i>Engraulis capensis</i>	Engraulidae	Anchois du Cap	Cape anchovy
<i>Engraulis mordax</i>	Engraulidae	Anchois du Pacifique	Northern anchovy
<i>Epinephalus salmoides</i>	Serranidae	Mérou	Grouper
<i>Esox lucius</i>	Esocidae	Brochet	Pike, northern pike
<i>Gadus morhua</i>	Gadidae	Morue, cabillaud	Atlantic cod
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Gasterosteidae	Epinoche	Threespine stickleback
<i>Gobiomorus dormitor</i>	Eleotridae	Dormeur	Sleeper
<i>Heterobranchius longifilis</i>	Clariidae	Silure blanc	Vundu catfish
<i>Lates calcarifer</i>	Centropomidae	Barramundi	Barramundi
<i>Lates niloticus</i>	Centropomidae	Perche du Nil	Nile perch
<i>Latimeria chalumnae</i>	Latimeriidae	Coelacanthe	Coelacanth
<i>Leuciscus cephalus</i>	Cyprinidae	Chevaine	Chub
<i>Macropodus opercularis</i>	Belontiidae	Poisson de paradis	Paradise fish
<i>Merluccius gayi</i>	Gadidae	Merlu du Chili	Chilean hake
<i>Micropterus salmoides</i>	Centrarchidae	Black bass	Largemouth bass
<i>Morone saxatilis</i>	Percichthyidae	Bar rayé	Striped bass
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	Salmonidae	Saumon rose	Pink salmon
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Salmonidae	Truite arc-en-ciel	Rainbow trout
<i>Oreochromis niloticus</i>	Cichlidae	Tilapia du Nil	Nile tilapia
<i>Perca flavescens</i>	Percidae	Perchaude	Yellow perch
<i>Perca fluviatilis</i>	Percidae	Perche fluviatile	Perch
<i>Piaractus brachypomus</i>	Serrasalminidae	Colossoma	Pirapatinga
<i>Pimephales promelas</i>	Cyprinidae	Tête-de-boule	Fathead minnow
<i>Poecilia reticulata</i>	Poeciliidae	Guppy	Guppy
<i>Salvelinus alpinus</i>	Salmonidae	Omble chevalier	Arctic charr
<i>Seriola quinqueradiata</i>	Carangidae	Thon jaune	Yellowtail
<i>Serrasalmus nattereri</i>	Serrasalminidae	Piranha rouge	Red-bellied piranha
<i>Stizostereon vitreum</i>	Percidae	Doré jaune	Walleye
<i>Theragra chalcogramma</i>	Gadidae	Lieu d'Alaska	Alaska pollock
<i>Trichogaster trichopterus</i>	Belontiidae	Gourami bleu	Blue gourami
<i>Xiphophorus helleri</i>	Poeciliidae	Xipho porte-épée	Swordtail