

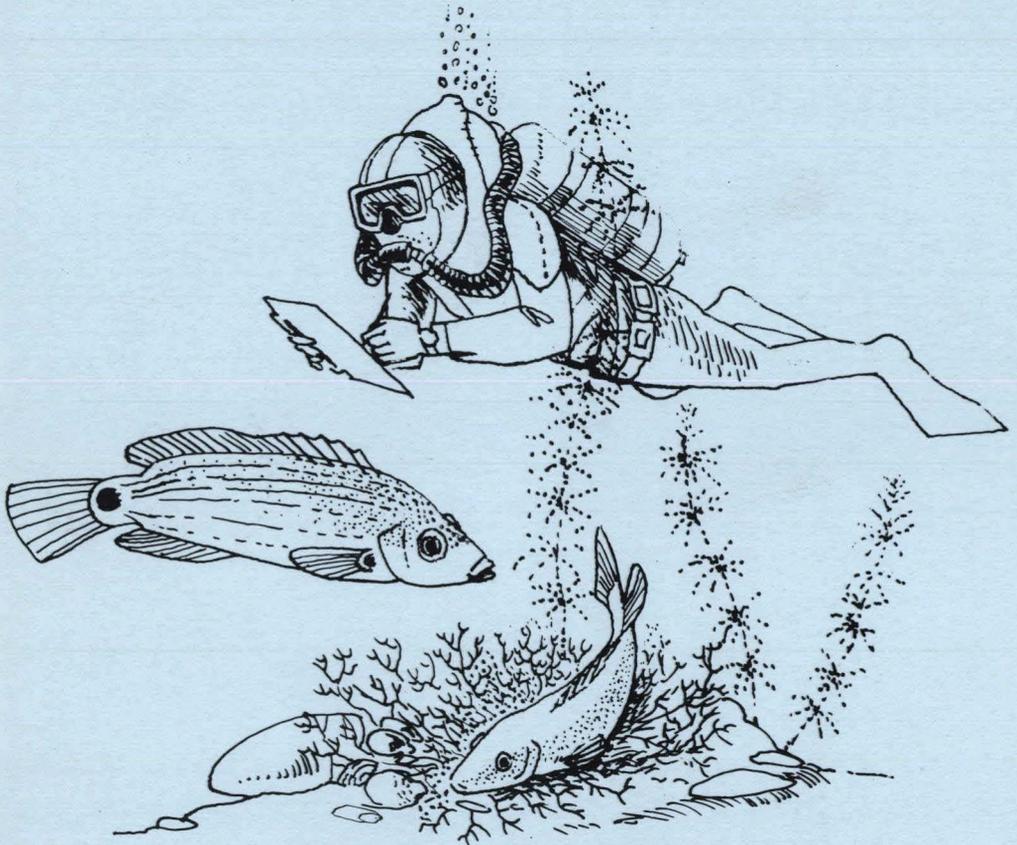
Revue trimestrielle ISSN 0770-3767
Distribution : 3^{ème} trimestre 1989
Dépôt Liège 2

ANNEE 1989
Volume 9, fascicule 2

CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE

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

Collection Enquêtes et Dossiers : 13



François WERNERUS

STRATEGIES D'APPARIEMENT DE LABRIDES MEDITERRANEENS

Publiés avec l'aide financière du Ministère de l'Education nationale,
du Ministère de la Communauté française et de la Fondation Universitaire,
et avec l'appui du Ministère du Travail de Belgique

LES CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE

Sous le patronage d'un

COMITE D'HONNEUR INTERNATIONAL

G.P. BAERENDS (Gröningen, Pays-Bas), G.W. BARLOW (Berkeley, USA), F. BOURLIERE (Paris, France), J. BOVET (Québec, Canada), Mme M.C. BUSNEL (Paris, France), R. CAMPAN (Toulouse, France), R. CHAUVIN (Yvoy-le-Pré, France), B. CONDE (Nancy, France), D.W. FÖLSCH (Zürich, Suisse), M. FOX (Washington, USA), J.Y. GAUTIER (Rennes, France), T. HIDAKA (Kyoto, Japon), K. IMMELMANN (Bielefeld, RFA), B. KRAFFT (Nancy, France), J. de LANNOY (Genève, Suisse), T. LOVEL (Andover, UK), D. MAINARDI (Parme, Italie), H. MONTAGNER (Montpellier, France), J.P. SIGNORET (Nouzilly-Monnaie, France), R. WARNER (Santa Barbara, USA), P.R. WIEPKEMA (Wageningen, Pays-Bas).

Avec la collaboration d'un

COMITE DE LECTURE

L. BODSON (Liège), J.C. BREMONT (Nogent le Roi), J. BURTON (Namur), W. DELVINGT (Namur), A. DEMARET (Liège), J.Ch. GUYOMARCH (Rennes), M. LETOCART (Malmedy), R.M. LIBOIS (Liège), G. MEES (Cureghem-Bruxelles), J.C. MICHA (Namur), F. MOUTOU (Maisons Alfort), B. NICKS (Cureghem-Bruxelles), J.M. PASTEELS (Bruxelles), P.P. PASTORET (Cureghem-Bruxelles), J.C. PHILIPPART (Liège), J. VOSS (Liège).

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION

J.CI. RUWET

Chaire d'Ethologie et de Psychologie animale
Aquarium-Musée de Zoologie, Liège

CONDITIONS DE PUBLICATION

Abstraction faite des articles sollicités par la rédaction, et sous réserve d'acceptation du manuscrit par celle-ci,

1. Etre titulaire d'un abonnement à titre personnel, ou être présenté par un laboratoire ayant souscrit un abonnement à titre institutionnel;
2. Participer aux frais de composition et d'impression au prorata du nombre de pages publiées, au tarif de 200 FB/page.

Les Cahiers sont indexés et répertoriés dans :

Cambridge Animal Behaviour Abstracts, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Ecological Abstracts; Centre National de la Recherche Scientifique; Centre National de Recherches Zootechniques; Institut d'Information scientifique de l'Académie des Sciences de l'URSS; Institut National de Recherches Agronomiques; Swiss Wildlife Information Service; Zoological Record.

Le Service d'Ethologie et de Psychologie animale de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège a commencé l'édition, en 1981, d'une revue trimestrielle consacrée à l'étude, à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion et au contrôle des ressources et productions animales. Elle s'intitule :

LES CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE

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

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

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

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

La langue des **CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE** est le français. Notre engagement scientifique et déontologique se double en effet d'un engagement pour la défense et l'illustration de notre langue maternelle comme instrument de conception et de diffusion de la pensée et de l'action. Si notre revue est prévue avant tout pour assurer la publication des travaux du laboratoire d'Ethologie et de ses associés et collaborateurs, ses pages sont ouvertes et accessibles à tous ceux qui partagent nos idéaux.

CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE

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

SOMMAIRE - CONTENTS

Article original - *Original paper*

F. WERNERUS

- Etude des mécanismes sous-tendant les systèmes d'appariement de quatre
espèces de poissons labridés méditerranéens des genres *Symphodus*
RAFINESQUE, 1810 et *Thalassoma* *LINNÉ*, 1758 117
- Contribution to the study of mechanisms underlying the mating systems in four
mediterranean labrid fishes of the genus Simphodus RAFINESQUE 1810 and
Thalassoma LINNÉ 1758* 117

François WERNERUS

Docteur en Sciences Zoologiques
Chercheur du laboratoire d'Ethologie – Aquarium de l'Université de Liège
Adresse actuelle : STARESO, Calvi, Corse

**Etude des mécanismes
sous-tendant les systèmes
d'appariement de quatre
espèces de poissons labridés
méditerranéens des genres
Symphodus RAFINESQUE, 1810
et *Thalassoma* LINNÉ, 1758**

Dissertation doctorale présentée et défendue publiquement le 14 décembre 1988
à l'Université de Liège devant le jury d'examens composé de :
MM. Ch. JEUNIAUX, Président;
J.Y. GAUTIER (Université de Rennes);
Mme M. HARME LIN-VIVIEN (Station marine d'Endoume);
MM. M. CHARDON, J.C. RUWET, J. VOSS.

Edité par le service d'Ethologie et Psychologie animale
Musée de Zoologie – Aquarium
Institut de Zoologie de l'Université de Liège
Quai Van Beneden, 22
B-4020 LIEGE
BELGIQUE

Table des matières

REMERCIEMENTS	121
AVERTISSEMENT	123
INTRODUCTION	125
CHAPITRE I : SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE	129
1. Les systèmes d'appariement	130
1.1 Définitions et classification	130
1.2. Les types de systèmes d'appariement : le modèle de EMLEN et ORING (1977).....	130
1.3. Des stratégies alternatives : les mâles parasites et l'hermaphrodisme.....	132
2. La sélection sexuelle	135
2.1. DARWIN (1871) : sélection naturelle et sélection sexuelle.....	135
2.2. Mise en évidence expérimentale des concepts de sélection sexuelle : BATEMAN (1948)	136
2.3. La sélection sexuelle et les investissements parentaux : TRIVERS (1972).....	136
3. Le choix du partenaire de reproduction : la controverse	137
3.1. Choix pour les ressources.....	138
3.2. Choix pour des « bons gènes ».....	139
3.3. Le choix du partenaire : des tactiques d'échantillonnage et des systèmes d'évaluation...	142
4. Des alternatives au choix du partenaire ?	144
4.1. La fidélité au site de ponte des femelles de <i>Thalassoma bifasciatum</i>	145
4.2. Pression démographique et compétition mâle-mâle	146
5. Conclusion	147
CHAPITRE II : MATERIEL ET METHODES	149
1. La zone de travail et les espèces étudiées	150
1.1. Situation géographique et description de la zone de travail.....	150
1.2. Le système socio-reproducteur des espèces étudiées.....	152
2. Acquisition des données de base	157
2.1 Enregistrement des données.....	157
2.2. Marquage et capture des poissons.....	157
2.3. Mesure des données.....	159
2.3a. Le succès reproducteur	159
2.3b. Les paramètres physiques	160
2.3c. Le comportement des femelles.....	162

3. Acquisition des données expérimentales.....	163
4. Analyse des résultats.....	163
4.1. Comparaison de deux moyennes : le test t de Student.....	163
4.2. Comparaison de plus de deux moyennes : l'analyse de variance	165
4.3. L'analyse de corrélation.....	166
4.4. Les tests non paramétriques : test U de Mann-Withney et test H de Kruskall-Wallis....	167
4.5. Conclusions	168
5. Conclusion.....	168
CHAPITRE III. SYMPHODUS OCELLATUS	169
1. Succès reproducteur - paramètres - comportement des femelles.....	170
1.1. Mesure du succès reproducteur.....	170
1.2. Mesure des paramètres caractérisant les mâles, les sites, et les nids.....	176
1.3. Le comportement des femelles.....	178
1.4. Mécanisme proposé pour le système d'appariement	180
2. Partie expérimentale.....	180
2.1. Déplacement des mâles nidificateurs	180
2.2. Manipulation du nombre de mâles satellites et parasites.....	182
2.3. Echange de nids.....	184
3. Discussion.....	187
3.1. Revue succincte des points importants.....	187
3.1a. Mesure du succès reproducteur des mâles	187
3.1b. Mesure des paramètres caractérisant les mâles, les sites, et les nids.....	188
3.1c. Comportement des femelles.....	188
3.1d. Expériences.....	188
3.2. Le système d'appariement de <i>Symphodus ocellatus</i>	189
CHAPITRE IV : SYMPHODUS TINCA	193
1. Succès reproducteur - paramètres - comportement des femelles.....	194
1.1. Mesure du succès reproducteur.....	194
1.2. Mesure des paramètres caractérisant les mâles et le site de ponte qu'ils défendent	197
1.3. Comportement des femelles.....	198
1.4. Mécanisme proposé pour le système d'appariement	204
2. Partie expérimentale.....	205
2.1. Expérience de mortalité des œufs.....	205
2.2. Expérience de manipulation du nombre de mâles satellites et parasites.....	207
2.3. Expérience de manipulation du nombre d'œufs présents dans le nid.....	209
3. Discussion.....	210
3.1. Revue succincte des points importants.....	210
3.2. Le système d'appariement de <i>Symphodus tinca</i>	211
CHAPITRE V : SYMPHODUS MELANOCERCUS	217
1. Succès reproducteur - paramètres - comportement des femelles.....	218
1.1. Mesure du succès reproducteur des mâles	218
1.2. Mesure des paramètres caractérisant les mâles et les territoires	226
1.3. Le comportement des femelles.....	228
1.4. Mécanisme proposé pour le système d'appariement	232
2. Partie expérimentale.....	232
2.1. Déplacement des mâles	233
2.2. Déviation de la route des femelles	236

3. Discussion	239
3.1. Revue succincte des points importants.....	241
3.1a. Mesure du succès reproducteur des mâles.....	241
3.1b. Paramètres caractérisant les mâles et leur territoire.....	241
3.1c. Le comportement des femelles.....	243
3.2. Le système d'appariement de <i>Symphodus melanocercus</i>	243
CHAPITRE VI. THALASSOMA PAVO	249
1. Systèmes sociaux et reproducteurs	250
1.1. Présentation générale.....	250
1.2. Comportement reproducteur des mâles terminaux.....	251
1.3. Comportement des mâles initiaux.....	253
1.4. Comportement des femelles.....	254
1.5. Comportement social entre individus terminaux et individus initiaux.....	254
1.6. Variation de la structure sociale en fonction de la densité de population.....	254
1.7. Conclusions.....	255
2. Succès reproducteur - paramètres - comportement des femelles	256
2.1. Mesure du succès reproducteur.....	256
2.2. Mesure des paramètres.....	258
2.3. Comportement des femelles.....	259
3. Succès reproducteur des mâles terminaux en fonction du territoire occupé	261
3.1. Succès reproducteur global par territoire.....	261
3.2. Succès reproducteur par mâle et par territoire.....	262
4. Discussion	264
4.1. Le « modèle de l'avantage par la taille ».....	265
4.2. Le système d'appariement de <i>Thalassoma pavo</i>	266
CHAPITRE VII : DISCUSSION	269
1. Les phénomènes de fidélité : des mécanismes s'intégrant aux systèmes d'appariement des <i>Symphodus</i>	270
1.1. Le chemin de migration de <i>Symphodus melanocercus</i> : la transmission d'une information de génération en génération ?.....	270
1.2. La fidélité au site de ponte de <i>Symphodus ocellatus</i>	271
1.3. La fidélité des satellites au mâle nidificateur ou territorial : variation du degré d'association en fonction des bénéfices potentiels.....	272
2. Le mécanisme de sélection agissant sur le système d'appariement des <i>Symphodus</i> : un système mixte Sélection Sociale-Sélection Sexuelle	274
3. Les systèmes d'appariement des labridés méditerranéens : des équilibres dynamiques	276
CONCLUSION GENERALE	278
TABLEAUX	279
GLOSSAIRE	311
BIBLIOGRAPHIE	313

Remerciements

Arrivé au terme de ce travail, il m'est particulièrement agréable de remercier toutes les personnes qui m'ont aidé à le réaliser. Que celles qui ne trouveraient pas leur nom dans cette liste ne m'en tiennent pas rigueur, elles savent que ma reconnaissance leur est de toutes façons acquise.

Je tiens d'abord à remercier M. le Professeur J.Cl. RUWET qui m'a accueilli dans son laboratoire et dont les suggestions m'ont grandement aidé lors de la préparation de ce manuscrit; M. le Docteur J. VOSS, Conservateur de l'Aquarium de l'Université de Liège qui m'a proposé cette recherche et m'a fait confiance en me laissant la réaliser comme je le souhaitais. Je ne serais pas arrivé au bout de ce travail sans le soutien constant de M. le Docteur P. LEJEUNE, sa compétence et ses avis toujours pertinents ont fortement contribué à ma formation scientifique.

Je n'aurais pas pu passer ces trois années à la Station de Recherches Sous-marines et Océanographiques (STARESO) sans le soutien constant de son Directeur, M. le Docteur D. BAY, qui n'a jamais hésité à mettre à ma disposition toute la logistique dont je pouvais avoir besoin. Je suis particulièrement heureux de pouvoir le remercier ici pour son aide qui fut souvent décisive.

Pendant la rédaction de ce manuscrit, j'ai toujours pu compter sur l'aide efficace de M. le Docteur P. LEJEUNE, que je remercie à cette occasion avec un plaisir renouvelé. La qualité du manuscrit original doit beaucoup aux longues heures de travail de Mme F. BAY-LIEGEOIS. Ses critiques et ses corrections consciencieuses ont toujours été pertinentes. Pour la version présente, je dois beaucoup à l'aide de Mlle M. VOGELEER que je remercie vivement. Toutes les figures ont été dessinées avec le talent qu'on peut constater et la patience qu'on peut deviner par M. A. THIRY. Je suis particulièrement heureux de pouvoir le remercier chaleureusement.

Une partie de ce travail a été réalisée en collaboration avec M. le Docteur R.R. WARNER, Professeur à l'Université de Californie. Je lui suis particulièrement reconnaissant pour le temps et l'énergie qu'il m'a consacrés ainsi que pour nos nombreuses discussions, qui m'ont profondément influencé.

J'ai également eu la chance d'entretenir des discussions fructueuses avec M. le Professeur J.F. DOWNHOWER de l'Université d'Ohio; M. le Docteur H. KIRKMAN, chercheur du CSIRO Fisheries Research (Australie); M. le Docteur Cl. MAURIN, Direc-

teur Honoraire de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes (I.S.T.P.M.); M. Ch. MICHEL, assistant à l'Université de Liège; M. E.P. VAN DEN BERGHE de l'Université de Californie et M. le Professeur B. VELIMIROV de l'Université de Vienne : qu'ils trouvent ici mes plus sincères remerciements.

Je remercie avec grand plaisir le Commandant Ph. ROY, du Musée Océanographique de Monaco et M. le Professeur G. FREDJ, de l'Université de Nice, qui m'ont invité à participer aux missions « Sicile 1986 » et « Sardaigne 1987 » du navire océanographique WINNARETTA SINGER pendant lesquelles j'ai eu toute la liberté de récolter des données particulièrement intéressantes pour mon travail. Je remercie tout aussi vivement le Capitaine P. ZUENA et l'équipage du WINNARETTA SINGER pour leur accueil chaleureux.

MM. E. NICOLINI et J.J. RIUTORT de l'Université Pascal Paoli (Corse) et MM. A. WITKAM et S. STEVENS de l'Université de Groningen (Pays-Bas) m'ont très gracieusement communiqué des données de leur propre travail; je les en remercie vivement.

Je dois également beaucoup à MM. J.J. RIUTORT, A. ROBLAIN et A. THIRY pour les très nombreuses heures qu'ils ont passées sous l'eau en ma compagnie. Leur sérieux et leur compétence n'ont eu d'égale que leur endurance. Je remercie également, pour l'aide appréciable qu'ils m'ont fournie sous l'eau : Eden R. BROWN, Jenny CARDELL, Keith GRANGER, Patrick et Sylvie LOUISY, Anne MOUCHET, Gilles PERES, Benoît PILATE et Branko VELIMIROV. Ces remerciements s'adressent aussi particulièrement à tout le personnel de la Station STARESO.

M. le Docteur D. BAY, MM. A. ROBLAIN et K. GRANGER ont réalisé avec grande compétence et professionnalisme les prises de vue sous-marines dont j'avais besoin, je leur exprime ici toute ma gratitude.

Enfin, je tiens à souligner l'aide morale indispensable que m'a donnée l'amitié chaleureuse de Daniel BAY, Françoise BAY-LIEGEOIS, André THIRY et Jenny VINCENT ainsi que Xavier BRUNAU et Catherine BRUNAU-LAMAUVE : ils sont assurés de ma plus grande reconnaissance.

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans le soutien financier des Institutions suivantes, que je remercie vivement pour leur aide inappréciable : le Fonds pour la Recherche Sous-Marine et Océanographique, la Fondation Mathieu, le Fonds de la Recherche Fondamentale et Collective, la Station de Recherches Sous-marines et Océanographiques STARESO et l'Aquarium « M. Dubuisson » de l'Université de Liège.

Avertissement

Tout au long de ce travail, nous utiliserons divers termes se rapportant à la biologie de la reproduction des poissons en général et des labridés en particulier. La plupart de ces termes étant d'origine anglo-saxonne, nous avons cherché à en faire la traduction. Par ailleurs, dans un souci d'harmonisation du vocabulaire, nous avons repris, chaque fois que cela était possible, les termes utilisés par LEJEUNE (1985). Les expressions suivies d'un astérisque* sont reprises dans un glossaire situé à la fin du volume.

Les chapitres « Résultats » étant particulièrement complets et denses en chiffres, nous avons pensé en faciliter la lecture par la présentation de courts résumés placés en quelques points clés de chaque chapitre. Chaque résumé est désigné par le numéro du chapitre dans lequel il se trouve et par un numéro d'ordre. Ainsi, le lecteur pourra se faire une meilleure idée de l'ensemble de nos travaux et observations.

Afin de pouvoir utiliser au mieux nos résultats, nous avons été obligés de recourir à l'analyse statistique. Nous avons volontairement limité le nombre de tests différents utilisés. En effet, de même que deux séries de mesures ne sont comparables que si elles ont été obtenues dans les mêmes conditions, nous pensons que la comparaison de deux résultats d'analyse n'est réellement intéressante que si ces résultats ont été obtenus par le même test. De plus, cette option facilite grandement la lecture et la compréhension de nos résultats. Il nous a donc paru intéressant de présenter sommairement au lecteur chacun des tests que nous avons utilisés. C'est ce que nous avons fait dans la dernière partie du chapitre II.



Photo 1. Couple de *Symphodus melanocercus* (le mâle est à gauche, la femelle à droite).

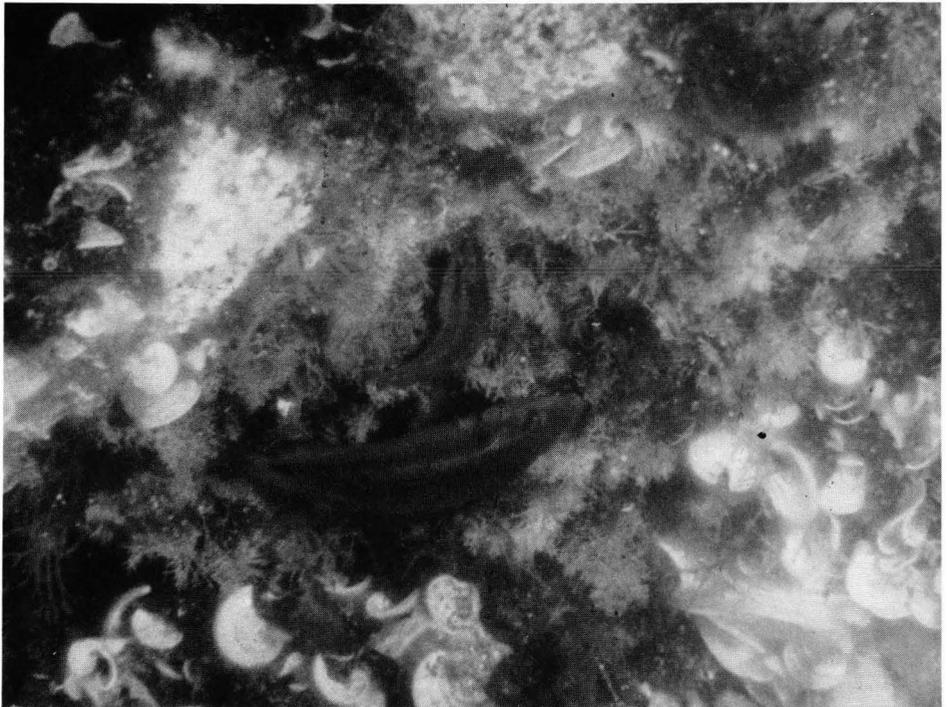


Photo 2. Couple de *Symphodus ocellatus* (le mâle est au-dessus de la femelle).

Introduction

Ayant pour thème général l'étude des systèmes d'appariement* de quatre espèces de labridés méditerranéens, notre travail tente d'analyser et de comprendre les mécanismes qui sous-tendent et maintiennent ces systèmes d'appariement.

En 1871, DARWIN proposait sa théorie de l'évolution des espèces. Pour ce précurseur de l'Ethologie, les moteurs de cette évolution sont, d'une part, la **sélection naturelle** et, d'autre part, la **sélection sexuelle**.

Schématiquement, la sélection naturelle représente l'action de l'environnement sur l'espèce (environnement physique, climatologique, biologique, ...). Par contre, la sélection sexuelle traduit l'action de l'espèce sur l'espèce, au travers, d'une part, du choix du partenaire de reproduction (sélection intersexuelle, généralement le choix des mâles par les femelles) et, d'autre part, de la compétition entre membres d'un même sexe pour l'accession aux membres du sexe opposé (sélection intrasexuelle, généralement la compétition entre mâles).

Davantage axée sur les vertébrés supérieurs, l'analyse des systèmes d'appariement se base sur la théorie de la sélection sexuelle. Cette théorie repose sur le concept d'anisogamie : le gamète femelle est plus gros, plus riche en réserves et plus « coûteux » à produire que le gamète mâle. De ce fait, comparée à la production de gamètes mâles, la production de gamètes femelles est numériquement restreinte. Les femelles représentent donc pour les mâles une ressource limitée pour laquelle ils entrent en compétition (sélection intrasexuelle). Par ailleurs, les femelles, investissant davantage et ayant une production limitée, vont subir une perte importante en cas d'échec de leurs gamètes. On peut donc s'attendre à voir l'évolution sélectionner des femelles qui exercent un choix du partenaire de reproduction évitant cet échec (sélection intersexuelle) (TRIVERS, 1972; BAYLIS, 1981; KREBS et DAVIES, 1981).

Depuis DARWIN, de nombreux auteurs ont utilisé ces théories pour expliquer les formes que prennent les divers systèmes d'appariement qu'ils découvrent dans la nature, que ce soit chez les mammifères (LEBOEUF, 1974; CALDECOTT, 1986), chez les oiseaux (LENNINGTON, 1980; ALATALO, CARLSON et LUNDBERG, 1988), chez les amphibiens (ARAK, 1983; SULLIVAN, 1987), chez les poissons (WARNER et ROBERTSON, 1978; HASTINGS, 1988), chez les insectes (THORNHILL, 1980; MOORE et MOORE, 1988), ou chez les crustacés (CARVELLO et CAMERON, 1987).

Considérant les hypothèses de ces auteurs qui privilégient le choix du partenaire, nous avons été amenés, au cours de ce travail, à formuler quatre questions essentielles concernant les mécanismes qui sous-tendent les systèmes d'appariement des quatre labridés méditerranéens que nous nous proposons d'étudier :

- Le choix du partenaire de reproduction existe-t-il chez ces quatre espèces ?
- Si oui, en fonction de quel(s) critère(s) les femelles choisissent-elles les mâles ?
- Si non, quelle est la stratégie, autre que le choix du partenaire (sélection intersexuelle), qui préside à l'appariement entre membres de sexe opposé ?
- Quelle est la part de la compétition mâle-mâle (la sélection intrasexuelle) dans la stratégie montrée par chaque espèce ?

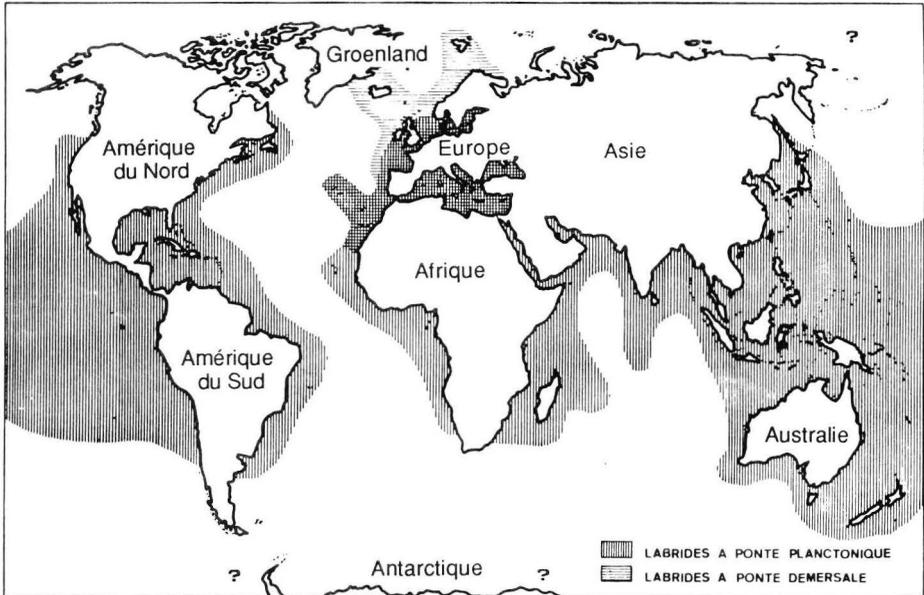


Fig. 1. Répartition des labridés dans le monde.

Depuis les travaux de WARNER et ROBERTSON (1978), ROBERTSON et WARNER (1978), LEJEUNE (1985) pour ne citer que ces auteurs, l'importance des labridés et du potentiel d'étude que représentent leurs systèmes sociaux et reproducteurs n'est plus à démontrer. Forte de quelque 500 espèces, la famille des labridés forme, avec la famille des scaridés (poissons perroquets, uniquement tropicaux) le sous-ordre des labroïdes. Cette famille des labridés est représentée partout dans le monde (fig. 1) et constitue, par sa variété et sa densité, une part importante des différentes faunes ichthyologiques littorales de toutes les mers du globe (LEJEUNE, 1985). Leurs systèmes sociaux et reproducteurs sont, eux aussi, extrêmement variés : ponte planctonique (essentiellement en milieu tropical), ponte démersale (essentiellement en régions tempérées ou froides) (fig.1), comportements territoriaux, hiérarchies sociales, soins parentaux, harems*, arènes de reproduction* ... sans oublier certains systèmes très particuliers tel celui décrit pour *Bodianus rufus* par BAY et LEJEUNE (1987) (système harémique, mais uniquement maintenu durant la période journalière d'activité sexuelle). Cette extrême diversité devrait montrer de fortes variations des systèmes d'appariement au sein du groupe. Toutes ces caractéristiques présentées par la famille des labridés font qu'ils constituent un excellent sujet d'observation.

Cette étude des modes d'appariement* qui n'avait pas été abordée jusqu'à aujourd'hui chez les labridés méditerranéens revêt donc un grand intérêt, intérêt renforcé par l'existence de phénomènes d'hermaphroditisme protogyne*, une composante fondamentale des systèmes d'appariement montrés par cette famille et dont nous devons tenir compte. Grâce aux travaux de pionniers tels que FIEDLER (1964) ou QUIGNARD (1966) et à l'étude de l'écoéthologie de leurs systèmes sociaux et reproducteurs par LEJEUNE (1985), la voie était ouverte pour ce type d'approche.

La comparaison interspécifique des mécanismes sous-tendant des systèmes d'appariement très différents sera la base de notre étude. Afin d'obtenir la palette la plus variée possible de systèmes sociaux et reproducteurs, nous avons choisi quatre espèces appartenant aux genres *Symphodus* Rafinesque, 1810 et *Thalassoma* Linné, 1758.

L'intérêt des trois espèces de *Symphodus* que nous avons choisies est renforcé par leur densité de population, élevée dans notre zone d'observation. Quant à *Thalassoma pavo*, un intérêt supplémentaire réside aussi dans sa nouveauté. En effet, les systèmes sociaux et reproducteurs de cette espèce étaient inconnus jusqu'ici.

Pour réaliser ce travail, notre démarche a suivi trois étapes distinctes mais complémentaires. Nous nous sommes d'abord attaché à nous familiariser avec les systèmes sociaux et reproducteurs des espèces que nous avons choisies. Pour les *Symphodus*, nous avons bénéficié des travaux de VOSS (1976), LEJEUNE (1978), LEJEUNE et VOSS (1979), MICHEL, HELAS et VOSS (1982), LEJEUNE (1985), MICHEL, LEJEUNE et VOSS (1987), MICHEL et VOSS (1988). Pour *Thalassoma pavo*, nous avons dû effectuer nos propres recherches.

Nous avons ensuite mesuré le succès reproducteur* des mâles (nombre de pontes fécondées par heure d'observation, nombre de visites de femelles par heure d'observation, nombre de pontes fécondées par femelle, temps passé par la femelle avec le mâle, nombre de mâles parasites* chassés par heure d'observation) ainsi que certains paramètres annexes, tels que des paramètres caractérisant les mâles (taille, comportement, déplacements, efficacité des soins parentaux, ...), d'autres caractérisant les territoires et/ou les sites de pontes que ces mâles défendent (surface, profondeur, ressources potentielles, ...). Dans le même temps, nous avons étudié le comportement des femelles, leur distribution dans notre zone de travail, leurs déplacements...

Nous avons pu proposer sur cette base d'informations, d'observations et de mesures une hypothèse concernant le mode d'appariement pour chacune de nos quatre espèces. Au cours de la troisième et dernière étape, nous avons essayé d'infirmer ces hypothèses par la voie de l'expérimentation.

L'exposé qui va suivre fera d'abord le point, dans le **Chapitre I**, sur l'évolution de la recherche concernant l'étude des systèmes d'appariement, depuis DARWIN jusqu'aux auteurs les plus récents et en nous limitant, bien sûr, aux étapes les plus marquantes. Nous verrons plus particulièrement dans ce chapitre que la pensée des auteurs travaillant dans ce domaine suit deux grandes tendances, l'une que nous appellerons « classique » et l'autre plus récente. Nous verrons comment notre travail se situe au cœur du débat opposant ces deux tendances.

Le **Chapitre II**, intitulé « Matériel et Méthodes », comportera quatre volets : dans le premier, nous décrirons brièvement notre site de travail ainsi que les systèmes sociaux et reproducteurs des espèces étudiées, chaque espèce représentant un « système » différent. Le second volet sera consacré à la mesure du succès reproducteur, à la mesure des

paramètres caractérisant les mâles et le territoire qu'ils défendent et à l'étude du comportement des femelles. Dans le troisième volet, nous exposerons le principe général de nos expériences. Dans le quatrième volet, enfin, nous présenterons brièvement les tests que nous avons utilisés lors de l'analyse statistique de nos résultats.

Les **Chapitres III à VI** présenteront les résultats se rapportant à chacune des quatre espèces étudiées. Y seront exposés successivement les résultats concernant le succès reproducteur des mâles, les résultats de la mesure des différents paramètres, les résultats de l'étude du comportement des femelles, l'hypothèse que nous proposons pour décrire le mode d'appariement de chaque espèce considérée, la description détaillée et les résultats des expériences que nous avons effectuées et, pour terminer, une première discussion de tous ces résultats.

Le **Chapitre VII**, quant à lui, sera consacré à une discussion plus générale comparant les quatre espèces étudiées, leurs systèmes sociaux et reproducteurs respectifs et leurs modes d'appariement avec les idées débattues actuellement sur le sujet.

CHAPITRE I

Synthèse bibliographique

Un résumé de quelques unes des principales théories concernant l'étude des systèmes d'appariement sera présenté dans ce chapitre. Cette présentation est suffisamment exhaustive pour couvrir les idées les plus largement débattues actuellement. Ce chapitre comportera quatre parties.

- Dans la première partie, seront présentés les différents modes d'appariement* utilisés par les espèces jusqu'ici étudiées, et leur rapport avec les contraintes écologiques et comportementales caractérisant ces espèces. Nous insisterons plus particulièrement sur les modes d'appariement rencontrés chez les poissons.
- Dans la seconde partie, nous présenterons les théories générales concernant la sélection sexuelle, qui est le thème central, depuis DARWIN, autour duquel tourne l'étude des modes d'appariement des espèces animales.
- La troisième partie présentera certaines théories concernant plus particulièrement le choix du partenaire de reproduction, qui est au centre du débat concernant la sélection sexuelle. Nous verrons s'y dégager deux tendances principales.
- Enfin, dans la quatrième partie, nous présenterons quelques études récentes qui semblent proposer une alternative au choix du partenaire de reproduction.

La plupart de ces théories sont fortement marquées par la sociobiologie ou par la génétique des populations. Sans vouloir entamer un quelconque débat à propos de ces disciplines, nous tenons à préciser d'emblée que nous aurons à utiliser certains termes, ou certaines tournures, qui pourraient sembler « excessives ». Que le lecteur nous excuse, mais nous avons cru préférable d'utiliser une expression directe, souvent beaucoup plus claire qu'une longue périphrase.

1. LES SYSTEMES D'APPARIEMENT

1.1. DEFINITIONS ET CLASSIFICATION

Classiquement, les systèmes d'appariement* sont définis en fonction du nombre de membres du sexe opposé avec lesquels un individu s'apparie (EMLEN et ORING, 1977; TURNER, 1986). Fondamentalement, quatre catégories, pouvant elles-mêmes se subdiviser en sous-catégories, sont présentées (EMLEN et ORING, 1977; KREBS et DAVIES, 1981) : la monogamie, la polygynie, la polyandrie et la promiscuité (ou polygamie).

- Un système est dit « monogame » quand chaque individu ne s'apparie qu'avec un seul membre du sexe opposé (TURNER, 1986). Ce terme s'applique également aux systèmes dans lesquels une association durable se forme entre un mâle et une femelle, même si la reproduction ne résulte pas de l'appariement exclusif des deux mêmes individus (voir notamment les phénomènes de « copulation forcée » chez les canards : JOHNSGARD, 1978; McKINNEY, DERRICKSON et MINEAU, 1983). Le couple formé peut être éphémère (une partie de la saison de reproduction) ou de plus longue durée (toute une saison de reproduction voire toute une vie).
- On parle de polygynie quand un mâle s'apparie avec plusieurs femelles tandis que chaque femelle ne s'apparie qu'avec un seul mâle. Un mâle peut être associé à plusieurs femelles en même temps (polygynie simultanée ou harem) ou successivement (polygynie successive ou arène) (KREBS et DAVIES, 1981).
- La polyandrie décrit les situations inverses de la polygynie puisque ce terme est utilisé pour qualifier des systèmes dans lesquels une femelle s'associe avec plusieurs mâles simultanément (polyandrie simultanée) ou successivement (polyandrie successive).
- Enfin, on parle de promiscuité ou de polygamie quand le mâle et la femelle s'apparient tous les deux plusieurs fois avec des individus différents.

1.2. LES TYPES DE SYSTEMES D'APPARIEMENT : LE MODELE DE EMLEN et ORING (1977)

EMLEN et ORING (1977) proposent de classer les systèmes d'appariement sur la base des « potentialités écologiques et comportementales » de monopolisation des partenaires. Leur modèle se base également sur la façon dont s'établit cette monopolisation.

- Pour ces auteurs, les systèmes monogames sont favorisés quand, primo, il n'y a pas de « potentiel polygame » dans l'environnement de l'espèce ou quand, secundo, aucun des deux sexes ne peut tirer avantage de ce potentiel. Ainsi s'expliquerait la prédominance de la monogamie chez les oiseaux, dont les jeunes nécessitent souvent d'importants soins parentaux requérant la présence des deux parents. Dans cette situation, les bénéfices qu'un des deux parents pourrait obtenir d'appariements supplémentaires durant les soins parentaux seraient probablement inférieurs aux coûts additionnels résultants de ces appariements.

- La polygynie se développerait quand les conditions environnementales ou comportementales favorisent le regroupement des femelles et que les mâles ont la capacité de les monopoliser (potentiel polygame). Selon la façon dont s'effectue cette monopolisation, EMLEN et ORING distinguent trois processus différents :
 - 1) la polygynie par défense des ressources (*resource defense polygyny*) : les mâles monopolisent indirectement les femelles en monopolisant une ressource essentielle à celles-ci (condition environnementale : il existe une ressource essentielle à la survie ou à la reproduction des femelles; capacité de monopolisation : ces ressources ne sont pas distribuées normalement mais discrètement et peuvent donc être facilement défendues par les mâles),
 - 2) la polygynie par défense des femelles (*female defense polygyny*) : les mâles monopolisent directement les femelles, généralement grâce à une nette tendance au gréganisme montrée par celles-ci (condition comportementale),
 - 3) enfin, s'il existe des potentialités de monopolisation des femelles (par exemple mouvements ou aires de concentration prévisibles) mais que les mâles soient incapables de les monopoliser (si le gréganisme est temporaire, par exemple), les mâles peuvent se rassembler sur le trajet des femelles ou leurs aires de concentration et former des arènes de reproduction (*male dominance polygyny*).
- La polyandrie est exactement l'inverse de la polygynie. EMLEN et ORING distinguent la polyandrie par défense des ressources (*resource defense polyandry*), et la polyandrie par limitation de l'accès aux mâles par les femelles (*female access polyandry*). Dans ce dernier système, la limitation de l'accès aux mâles est due aux interactions agonistiques entre femelles.
- Les systèmes de promiscuité se développent quand les deux sexes peuvent bénéficier à peu près également de nombreux appariements successifs. Pour EMLEN et ORING, cette situation s'observe pour les espèces qui sont sujettes à de brusques et importantes variations environnementales et/ou à une forte pression de prédation.

Ce modèle est essentiellement basé sur l'étude des systèmes d'appariement montrés par les oiseaux. Les différents types de polygynie semblent pouvoir s'interpréter de la même façon chez les labridés et scaridés tropicaux :

- la polygynie par défense des ressources : ROBERTSON et HOFFMAN (1977) et ROBERTSON et WARNER (1978),
- la polygynie par défense des femelles (THRESHER, 1979),
- la polygynie par dominance des mâles (arènes) : ROBERTSON et HOFFMAN (1977); ROBERTSON (1981).

Par contre, WARNER et HOFFMAN (1980 a et b) et WARNER (1982) interprètent différemment l'arène de reproduction de *Thalassoma bifasciatum* (labridé tropical pondant d'œufs planctoniques) : ce serait une adaptation à de hautes densités de population. Cette interprétation est confirmée par LEJEUNE (1985 et 1987) avec un labridé méditerranéen pondant d'œufs planctoniques (*Coris julis*). Enfin, pour LEJEUNE (1985), les systèmes d'appariement des *Symphodus* suivent la distribution des sites potentiels de nidification, d'une part, et la densité de population, d'autre part.

1.3. DES STRATEGIES ALTERNATIVES : LES MALES PARASITES* ET L'HERMAPHRODISME

Nous venons de parler de « classification » de systèmes de reproduction « typiques ». Il y a une quinzaine d'années, un animal était souvent considéré comme « anormal » s'il se comportait différemment des autres membres de son espèce. Cependant, si l'on considère que les théories de l'évolution doivent être vues plutôt en termes de bénéfices pour l'individu qu'en fonction du « bien » de l'espèce, une compétition doit pouvoir logiquement s'observer au niveau des individus. L'émergence de stratégies alternatives peut être comprise dans ce sens. En effet, de plus en plus d'études de terrain montrent qu'effectivement les stratégies alternatives semblent fréquentes.

1.3a. Les conditions conduisant aux stratégies alternatives

KREBS et DAVIES (1981) proposent trois hypothèses pour expliquer pourquoi certains individus d'une population peuvent se comporter différemment des autres.

- La meilleure stratégie à adopter peut dépendre de l'habitat. Si celui-ci est « discret » (à répartition non homogène) dans l'espace ou dans le temps, plusieurs stratégies peuvent coexister. Par exemple, les mâles de l'épinoche *Gasterosteus aculeatus* présentent deux patrons de coloration différents : un patron « rouge » et un patron « cryptique » (McPHAILL, 1969; SEMLER, 1971; MOODIE, 1972). Un changement de la pression de prédation en fonction de l'habitat semble pouvoir expliquer la persistance des deux formes alors que les femelles semblent nettement préférer la forme « rouge ». Des échantillons provenant des lacs nords-américains montrent en effet que la forme « rouge » prédomine en profondeur, où elle est moins facilement détectée par les prédateurs, tandis que la forme « cryptique » prédomine à faible profondeur.
- Un individu (à cause de sa petite taille, par exemple) peut être incapable de concurrencer les individus qui monopolisent les membres de l'autre sexe. Ces circonstances sont évolutivement favorables à l'apparition de stratégies alternatives de type « mâles satellites* et/ou parasites » ou « hermaphrodisme » qui permettront aux individus « défavorisés » de participer quand même à la reproduction (*making the best of a bad job* : KREBS et DAVIES, 1981). Les exemples sont nombreux, notamment chez les labridés méditerranéens (LEJEUNE, 1985) (voir ci-dessous).
- Enfin, en l'absence de toute contrainte environnementale ou phénotypique, l'apparition de stratégies alternatives peut être favorisée quand les bénéfices apportés par une stratégie suivie par une partie de la population dépendent de ce que le reste de la population fait. L'exemple de la guêpe fouisseuse (*Sphex ichneumonius*) est particulièrement clair (BROCKMANN et DAWKINS, 1979; BROCKMANN, GRAFEN et DAWKINS, 1979). Les femelles de cette espèce déposent leurs œufs dans des terriers. Ces femelles peuvent suivre deux stratégies pour obtenir un terrier : soit le creuser elles-mêmes, soit s'approprier le terrier d'une autre femelle. Le succès de chaque stratégie dépend de sa fréquence d'utilisation. Si la majorité des guêpes creusent, le succès des guêpes qui s'approprient un terrier déjà creusé sera important. Par contre, si la majorité des guêpes s'approprient un terrier, le succès d'une guêpe allant creuser son terrier ailleurs sera plus important. En moyenne, les bénéfices apportés par chaque stratégie sont à peu près équivalents, c'est ce qu'on appelle une stratégie mixte évolutivement stable (*mixed evolutionary stable strategy* ou ESS : MAYNARD SMITH, 1974 et 1976).

Aux paragraphes 1.1. et 1.2., nous avons beaucoup parlé de « monopolisation » de partenaires de reproduction. Si cette monopolisation est efficace et si les individus sont effectivement en compétition les uns avec les autres, il semble logique que ceux qui exercent le monopole soient « exploités » par ceux qui ne peuvent l'exercer (par exemple à cause de leur petite taille qui les empêche de concurrencer efficacement des individus plus grands : KREBS et DAVIES, 1981). Les labridés méditerranéens présentent deux stratégies alternatives principales : le parasitage* des pontes et l'hermaphrodisme.

1.3b. Les mâles satellites et parasites

Les petits mâles des trois espèces de *Symphodus* que nous avons étudiées ainsi que ceux de *Thalassoma pavo* montrent des comportements de mâles parasites et/ou satellites (voir chapitre II, p. 152). LEJEUNE (1985) interprète l'existence des mâles satellites chez les *Symphodus* comme une réponse à de fortes densités de population couplées à un mode d'appariement relativement « rigide » (à cause du nid construit par les mâles de ces espèces). Pour LEJEUNE, l'augmentation de la densité de population sans variation conjointe du mode d'appariement serait favorable à l'évolution vers des relations sociales de type coopératif chez les *Symphodus*. Ce type de stratégie alternative est fréquent dans le monde animal et peut prendre plusieurs formes.

- Les satellites peuvent imiter les femelles (dans leur comportement et/ou leur phénotype) et tenter de les accompagner dans la parade (par exemple, chez la perche soleil *Lepomis macrochirus* : KEENLEYSIDE, 1972; GROSS, 1979 ou chez la salamandre *Ambystoma tigrinum* : ARNOLD, 1976).
- Les satellites peuvent aussi exhiber un patron comportemental et de coloration particulier et être tolérés par le « mâle résident » (par exemple chez le chevalier combattant *Philomachus pugnax* : HOGAN-WARBURG, 1966; VAN RIJN, 1973 ou chez les *Symphodus* : LEJEUNE, 1985; TABORSKY, HUDDE et WIRTZ, 1987).
- Les satellites peuvent être des « intercepteurs » qui se dissimulent aux abords d'un territoire ou sur celui-ci en attendant le passage d'une femelle attirée par le mâle territorial (chez la grenouille *Rana catesbiana* : HOWARD, 1978 ou chez le criquet *Gryllus integer* : CADE, 1979).
- Le satellite peut aussi intervenir dans la défense du territoire ou les soins parentaux (par exemple chez le coyote *Canis latrans* : BEKOFF et WELLS, 1982). Poussé à son extrême, ce comportement de « mâle aidant » conduit à des systèmes sociaux dans lesquels ce « mâle aidant » ne se reproduit pas (par exemple chez le poisson *Lamprologus brichardi* : HAMILTON, 1964).

1.3c. L'hermaphrodisme

Une autre stratégie alternative développée par les labridés méditerranéens est l'hermaphrodisme. GHISELIN (1969 et 1974) est le premier auteur à avoir proposé les conditions générales par lesquelles l'hermaphrodisme a pu évoluer. WARNER (1975) relie ces généralités aux systèmes sociaux particuliers à ces espèces hermaphrodites (voir aussi, plus récemment, FISCHER, 1980 et CHARNOV, 1982).

Le modèle proposé par GHISELIN (*size-advantage model*) explique l'hermaphrodisme de la façon suivante : si le nombre potentiel de descendants diffère entre les sexes avec la taille, alors un individu qui changerait de sexe à la bonne taille ou au bon âge aurait une descendance plus nombreuse que celui qui reste exclusivement mâle ou femelle. Le nombre d'œufs produits par la femelle est en principe fonction de sa taille. Par contre, si

la quantité de sperme produite par un mâle augmente également avec sa taille, le nombre d'œufs que ce mâle pourra féconder dépend directement du nombre de femelles qu'il pourra attirer. Ce nombre est souvent déterminé directement par le système socio-reproducteur. Trois cas sont communément repris :

- 1) Si l'espèce est monogame, ou si les mâles entrent en compétition pour fertiliser les œufs et donc produire un maximum de sperme, la fertilité des mâles comme des femelles augmente en principe de la même façon au cours de leur vie. Il n'y a dans ce cas aucun avantage à changer de sexe.
- 2) Par contre, si les grands mâles monopolisent les femelles au détriment des petits mâles, la fertilité des mâles augmente énormément et brusquement à partir d'une certaine taille (celle à laquelle ils peuvent monopoliser des pontes avec succès). La fertilité d'un individu de petite taille sera donc maximale si cet individu est femelle tandis que la fertilité d'un individu de grande taille sera maximale s'il s'agit d'un mâle. Les individus qui sont femelles quand ils sont de petite taille et qui changent de sexe quand ils sont plus grands seront donc sélectivement favorisés (hermaphroditisme protogyne).
- 3) Enfin, si la reproduction s'effectue par appariement au hasard, un individu de petite taille obtiendra un succès reproducteur maximum en étant mâle (il pourra féconder les œufs d'une grande femelle), alors que ce succès reproducteur sera maximum pour les individus qui sont femelles quand ils sont grands (le nombre de descendants potentiels sera en moyenne plus élevé pour une grosse femelle que pour un mâle de même taille qui aura beaucoup de chances de tomber sur une femelle plus petite que lui). Cette fois, c'est donc l'hermaphroditisme protandrique qui sera sélectivement favorisé.

Ce modèle a été testé et affiné par de nombreux auteurs afin de tenir compte de facteurs tels que la différence du taux de mortalité entre les sexes ou le taux du changement de fertilité avec la taille (WARNER, ROBERTSON et LEIGH, 1975; LEIGH, CHARNOV et WARNER, 1976; JONES, 1980; CHARNOV, 1982; GOODMAN, 1982).

Une prédiction du modèle relativement aisée à tester est que les variations du degré de changement de sexe (changement protogyne, le seul décrit à ce jour pour les labridés) doivent correspondre à des différences des systèmes d'appariement. Autrement dit, plus grande sera la capacité des grands mâles à monopoliser les pontes, plus commun devra être le changement de sexe. En effet, l'hermaphroditisme n'est pas un phénomène rigide, mais varie selon les espèces : de l'hermaphroditisme protogyne strict* (où il n'y a que des mâles secondaires*) à un hermaphroditisme protogyne proche du gonochorisme* (où il peut y avoir jusqu'à 50 % de mâles primaires*).

Les travaux de HOFFMAN (1980 et 1983), effectués sur trois espèces du genre *Bodianus* (labridés tropicaux), constituent une bonne vérification de cette prédiction. En effet, chez *Bodianus rufus*, on observe un système harémique et chez *Bodianus diplotaenia*, les grands mâles défendent un site de ponte au-dessus duquel viennent pondre les femelles. Les pontes, chez ces deux espèces, sont donc monopolisées par les grands mâles. Ces deux espèces sont hermaphrodites protogynes avec absence complète de petits mâles (protogynie stricte, tous les mâles sont donc des mâles secondaires). La troisième espèce, *Bodianus eclancheri*, se reproduit en groupe. On n'observe apparemment aucune dominance en rapport avec la taille ou le sexe. Il semble qu'il n'y ait pas de changement de sexe non plus au cours de la vie adulte, l'inversion sexuelle de femelle en mâle s'effectuant avant la maturité sexuelle. On compte la même proportion de mâles dans toutes les classes de taille.

2. LA SÉLECTION SEXUELLE

La théorie de la sélection sexuelle a été abordée en quelques mots dans l'introduction. Nous la présenterons de façon un peu plus large dans ce paragraphe qui comportera trois parties. Dans la première, nous définirons la sélection sexuelle comme l'a définie son fondateur, Charles DARWIN (1859 et 1871). La seconde partie servira de trait d'union avec la troisième en présentant la première vérification expérimentale de certaines hypothèses de DARWIN. Dans la troisième partie, nous aborderons les développements modernes de la théorie de la sélection sexuelle.

De nouveau, nous serons amené, pour des raisons de facilité et sans parti pris, à utiliser des termes ou des expressions fortement influencés par la sociobiologie.

2.1. DARWIN (1871) : SÉLECTION NATURELLE ET SÉLECTION SEXUELLE

Le processus de sélection sexuelle fut proposé par DARWIN pour expliquer l'origine de caractères dimorphiques sexuels qui semblaient devoir influencer négativement la survie de l'animal. La sélection sexuelle aurait favorisé ces caractères, gravement handicapants par rapport à la sélection naturelle. Pour DARWIN, la sélection naturelle et la sélection sexuelle sont deux processus distincts, agissant de concert ou en opposition. La sélection sexuelle n'apparaît donc pas comme une sorte de « sous-produit » de la sélection naturelle comme le pensent certains auteurs, mais bien plutôt un processus en rapport exclusif avec la reproduction (GHISELIN, 1974; O'DONALD, 1980; WADE et ARNOLD, 1980; ARNOLD, 1983). Nous avons repris deux passages du texte de DARWIN (1871, pp. 256-257) qui semblent assez clairs sur ce sujet.

We are, however, here concerned only with that kind of selection, which I have called sexual selection. This depends on the advantage which certain individuals have over other individuals of the same sex and species, in exclusive relation to reproduction.

DARWIN continue dans le paragraphe suivant en faisant remarquer que le fort développement des organes des sens ou de la locomotion de certains mâles ne semble pouvoir s'expliquer que par l'avantage qu'il leur apporte dans la recherche des femelles, par rapport aux mâles dont les organes sont moins bien développés. En effet, ces derniers sont probablement aussi bien adaptés à leur milieu que les premiers si l'on en juge par la morphologie des femelles.

In such case sexual selection must have come into action, for the males have acquired their present structure, not from being better fitted to survive in the struggle for existence, but from having gained an advantage over other males, and from having transmitted this advantage to their male offspring alone. It was the importance of this distinction which led me to designate this form of selection as sexual selection.

Sans argumenter à propos de la transmission des caractères phénotypiques à la descendance, il est clair que DARWIN considère la sélection sexuelle et la sélection naturelle comme deux phénomènes distincts. Pour ARNOLD (1983) et ARNOLD et WADE (1984 a et b), si l'on considère que la sélection sexuelle provient de la variance du succès d'appariement, et que la sélection naturelle provient de la variance de tous les autres composants des capacités vitales totales (par exemple, capacité de survie, fertilité par partenaire de reproduction, capacité de survie de la descendance) on s'approche très près des « concepts darwiniens » (probablement aussi près qu'on puisse l'être en termes statistiques).

Pour DARWIN, l'action de la sélection sexuelle sur les caractères dimorphiques des mâles s'exercerait par deux mécanismes. D'une part, à travers les combats que se livreraient les mâles pour les femelles et, d'autre part, à travers le choix qu'effectueraient les femelles entre les mâles. Dans cette optique, le succès reproducteur d'un mâle est en grande partie influencé par le nombre de partenaires de reproduction obtenus tandis que celui de la femelle devrait d'abord être influencé par la « qualité » du partenaire (le terme de « qualité » recouvrant un vaste ensemble de concepts tels que les ressources défendues ou potentielles, les soins parentaux ou le génome).

2.2. MISE EN EVIDENCE EXPERIMENTALE DES CONCEPTS DE SELECTION SEXUELLE : BATEMAN (1948)

La première démonstration expérimentale de certains concepts développés par la théorie de la sélection sexuelle a été effectuée par BATEMAN (1948) avec des drosophiles (genre *Drosophila*). BATEMAN place un nombre égal de mâles et de femelles de drosophiles dans des enceintes fermées. En utilisant des marqueurs génétiques, il compte le nombre d'appariements et le nombre de descendants pour chaque individu. Il montre alors que le succès reproducteur d'un mâle dépend du nombre de femelles qu'il fertilise tandis que pour les femelles, une seule copulation suffit pour qu'elles atteignent un succès reproducteur plus ou moins maximum. Seuls les mâles semblent donc pouvoir bénéficier de la recherche de partenaires additionnels. Il montre également que certains mâles donnent naissance à beaucoup plus de descendants que d'autres mâles qui n'ont pratiquement aucun succès. Par contre, le nombre de descendants est à peu près égal pour toutes les femelles. Le succès reproducteur des mâles varie très fort à cause de la compétition qui s'exerce entre les mâles pour les partenaires de reproduction.

2.3. LA SELECTION SEXUELLE ET LES INVESTISSEMENTS PARENTAUX : TRIVERS (1972)

TRIVERS (1972) fut le premier à bien mettre en évidence et à développer les relations qui semblent exister entre l'investissement en ressources dans les gamètes (et dans toute autre forme de soins parentaux) et la sélection sexuelle. Pour TRIVERS, quand un des deux sexes investit beaucoup plus que l'autre, les membres du sexe qui investit le moins entrent en compétition pour s'apparier avec l'autre.

Nous avons vu dans l'introduction (p. 125) que ce concept reposait sur le principe d'anisogamie : les femelles produisent une petite quantité de gros gamètes, riches en réserves tandis que les mâles produisent une grande quantité de petits gamètes qui ne contiennent que l'ADN. Les mâles peuvent donc potentiellement féconder les œufs plus rapidement qu'ils ne sont produits (pour illustrer ce fait, KREBS ET DAVIES, 1981, signalent que 5 ml de sperme humain contiennent suffisamment de spermatozoïdes pour féconder, en théorie, un nombre d'œufs équivalent à deux fois la population des Etats-Unis).

En conséquence, les femelles représentent pour les mâles une ressource limitée pour laquelle ils entrent en compétition. Le succès reproducteur de ces mâles dépendra du nombre de femelles qu'ils féconderont, tandis que le succès reproducteur des femelles ne pourra être augmenté qu'en augmentant la vitesse de production des gamètes et des jeunes. TRIVERS souligne que ce raisonnement s'applique quel que soit le type d'investissement consenti par la femelle, que ce soit sous forme d'énergie consacrée à la fabrication des gamètes ou sous forme de soins aux œufs ou aux jeunes. En fait, le terme « investissement » s'applique à tout effort consacré à élever chaque descendant à partir de

l'ensemble, limité, des ressources des parents. La somme de l'investissement parental consacré à l'ensemble de la descendance durant toute la vie d'un parent est désignée par « effort parental ». En général, les femelles consacrent la majeure partie des efforts consentis pour la reproduction à cet « effort parental » alors que les mâles consacrent la majorité du leur en « effort d'appariement ».

Si un mâle peut féconder plusieurs dizaines de femelles, pourquoi le *sex ratio* n'est-il pas de 1 à 30, par exemple ? FICHER (1930) montre que le *sex ratio* de 1:1 qu'on observe en général peut s'expliquer en terme de sélection agissant sur l'individu. En effet, supposons qu'il y ait effectivement 30 femelles pour chaque mâle. Le succès reproducteur d'un mâle devrait être 30 fois plus élevé que le succès reproducteur d'une femelle (chaque mâle s'apparie 30 fois). Dans ce cas, les parents qui n'ont que des fils devraient être évolutivement favorisés par rapport aux autres et la faculté d'avoir plus de fils que de filles devrait rapidement se répandre dans la population jusqu'à ce qu'on arrive à un *sex ratio* de 1:1. Le même type de raisonnement peut être tenu pour la situation inverse : le sexe le plus « rare » sera toujours avantage par rapport à l'autre en termes de succès reproducteur, ce qui signifie que les parents qui investissent plus dans ce sexe seront toujours favorisés par l'évolution.

KREBS et DAVIES (1981) affinent ce raisonnement en termes d'investissement et arrivent à la conclusion suivante : si les fils et les filles nécessitent un investissement différent pour être élevés (de la production des gamètes à la cessation des soins parentaux), la seule stratégie stable est de consacrer un même investissement aux deux sexes plutôt que d'engendrer un nombre égal de fils et de filles (pour une discussion plus détaillée, voir KREBS et DAVIES, 1981; pp. 118-121).

La combinaison d'un *sex ratio* de 1:1 et de l'anisogamie signifie que les mâles entrent généralement en compétition pour les femelles. Comme nous l'avons signalé dans l'introduction, cette compétition (la **sélection sexuelle**) peut prendre deux formes, soit les mâles entrent directement en compétition les uns avec les autres pour féconder les femelles (**sélection intrasexuelle**), soit la sélection agit indirectement en favorisant des qualités chez les mâles qui attirent les femelles (**sélection intersexuelle**) (rappelons que le terme de « qualité » peut recouvrir un très large éventail de concepts, voir p. 136).

La notion de sélection intersexuelle (le choix du partenaire de reproduction) constituant le thème central de la sélection sexuelle, nous la développons plus en détails dans la troisième partie de ce chapitre.

3. LE CHOIX DU PARTENAIRE DE REPRODUCTION : LA CONTROVERSE

Au contraire du spermatozoïde pour le mâle, chaque gamète représente pour la femelle une importante proportion de sa production totale de gamètes. De ce fait, l'échec d'un gamète représente une perte beaucoup plus importante pour la femelle que pour le mâle et l'on peut donc s'attendre à voir l'évolution favoriser les femelles qui effectuent un choix du partenaire de reproduction tendant à éviter cet échec.

Les femelles de beaucoup d'espèces ne s'accouplent qu'une fois par an. Une femelle qui s'accouplerait avec un mâle d'une autre espèce que la sienne perdrait la totalité des gamètes produits en une année alors que le mâle pourra s'accoupler avec succès le lendemain, voire le même jour. Cependant, le choix du partenaire ne se limite pas à dis-

tinguer entre les espèces, mais également à discriminer les mâles d'une même espèce entre eux. Cette discrimination peut s'effectuer selon deux types de critères : le choix peut porter sur les ressources offertes par le mâle à la femelle ou à sa descendance, ou bien il peut s'effectuer en fonction d'une qualité propre au mâle (KREBS et DAVIES, 1981; HAL-LIDAY, 1983; PARKER, 1983; MOORE et MOORE, 1988). Les femelles peuvent évaluer ce critère de différentes façons. De même, elles peuvent suivre différentes tactiques pour « échantillonner » les mâles (JANETOS, 1980; WITTENBERGER, 1983). Le premier type de discrimination semble actuellement relativement bien accepté. Par contre, le deuxième type provoque toujours d'importantes controverses. Les discussions tournent essentiellement autour des modèles théoriques sensés décrire l'origine et l'évolution du choix d'un caractère particulier : le caractère est-il choisi arbitrairement (modèles dynamiques, dits « de FISHER ») ou bien est-il choisi parce qu'il favorise la survie de la descendance (modèles du « bon gène ») (ARNOLD, 1983; O'DONALD, 1983; BOAKE, 1986) ?

Nous aborderons successivement le « choix pour les ressources » et le « choix pour une qualité » en faisant le point sur les deux tendances qui s'opposent pour décrire ce dernier (caractère arbitraire, ou « bons gènes »?). Nous terminerons en présentant les différentes tactiques que peuvent suivre les femelles pour évaluer un critère de choix et pour « tester » les mâles.

3.1. CHOIX POUR LES RESSOURCES

De très nombreuses études tendent à montrer l'existence d'un tel choix. Nous n'en citerons que quelques-unes parmi les plus récentes. Les exemples cités illustrent de plus la variété des phénomènes inclus dans le concept de « ressources » : gains immédiats pour la femelle, efficacité des soins parentaux prodigués par le mâle, ou protection contre les prédateurs.

- 1) Une des études les plus marquantes mettant en évidence l'existence d'un choix du partenaire basé sur la **qualité des ressources** offertes par celui-ci a été effectuée sur un insecte prédateur (*Hylobittacus apicalis*) par THORNHILL (1980). Les mâles de cette espèce présentent à la femelle une proie que celle-ci mangera pendant l'accouplement. THORNHILL montre que les femelles s'accouplent préférentiellement avec les mâles qui présentent des proies plus grosses que la moyenne et rejettent les mâles qui présentent des proies plus petites. En fait, plus la proie est grosse, plus l'accouplement est long et plus le nombre d'œufs fécondés par le mâle sera élevé. Le gain pour la femelle est double : d'un côté, elle est nourrie et, de l'autre, elle est moins soumise que le mâle à l'importante prédation exercée par les araignées tisseuses de toile. Un phénomène assez semblable a été mis en évidence plus récemment par STEELE (1986) avec une drosophile (*Drosophila subobscura*). Les mâles régurgitent au début de la parade une goutte de liquide nutritif qui sera consommé par la femelle. Les femelles montrent une nette tendance à interrompre la parade avant l'accouplement quand la goutte de liquide est petite ou quand elle contient peu d'éléments nutritifs.
- 2) Dans le cas des espèces dont les **mâles prodiguent des soins parentaux**, il semble que les femelles puissent exercer un choix du partenaire en faveur des mâles susceptibles de les prodiguer le plus efficacement. Un des exemples les plus connus est celui du chabot américain (*Cottus bairdi*). Les mâles de ce petit poisson de rivière défendent un trou dans lequel les femelles viennent pondre leurs œufs. DOWNHOWER et BROWN (1980) montrent que les femelles choisissent de pondre préférentiellement dans les trous défendus par les mâles les plus gros. La manipulation expérimentale de la qualité du site de ponte ne semble pas altérer cette préférence. DOWNHOWER et VOST (1977) montrent que les grands mâles abandonnent

leur nid moins fréquemment que les petits tandis que pour BROWN (1978), les pertes d'œufs dues à la prédation et au cannibalisme sont moins fréquentes avec les grands mâles. De même, les grands mâles restent plus longtemps avec le frai que les petits mâles. KEENLEYSIDE, RANGELEY et KUPPERS (1985) montrent que les femelles du poisson cichlidé, *Cichlasoma nigrofasciatum*, s'apparient préférentiellement avec des mâles de grande taille. Ces auteurs suggèrent que ces mâles défendent les œufs et le frai plus efficacement que les mâles plus petits. De même, pour MYRBERG, MOHLER et CATALA (1986), les femelles du poisson demoiselle *Pomacentrus partitus* semblent attirées préférentiellement par les sons produits par les mâles de grande taille. Enfin, toujours chez les poissons, THOMPSON (1986) avec un triptérygion (*Fosterygion varium*) et HASTINGS (1988) avec une blennie (*Coralliozetus angelica*) montrent que les femelles sont attirées, d'une part, par les grands mâles et, d'autre part, par une qualité du territoire (nombre de sites de pontes pour le triptérygion, et propreté de l'abri défendu par le mâle pour la blennie).

- 3) Le choix pour la **protection contre les prédateurs** peut être illustré par un poisson labridé (*Pseudolabrus celidotus*). JONES (1981) montre que les mâles qui défendent les territoires les plus profonds sont ceux qui obtiennent le succès d'appariement le plus élevé. Ces territoires sont caractérisés par la présence de grosses pierres recouvertes d'une couverture algale importante, ce sont ces territoires qui offrent donc le plus de protection contre les prédateurs.

3.2. CHOIX POUR DES « BONS GENES »

Personne ne songerait à nier que les caractères génotypiques se transmettent des parents aux enfants. Si un mâle possède de « meilleurs » gènes qu'un autre, il est vraisemblable que ses descendants en hériteront, en partie du moins. Les « bons gènes » seraient ceux qui favorisent les capacités de survie de la descendance, ses capacités de reproduction ou de compétition (KREBS et DAVIES, 1981). Dans ce cas, on peut supposer logiquement que l'évolution ait favorisé les femelles qui s'apparient préférentiellement avec de tels mâles. Le problème vient de l'évaluation de la « qualité » du génome. En effet, les seuls caractères qui semblent pouvoir guider le choix du partenaire de reproduction sont des caractères phénotypiques, qui ne sont pas **nécessairement** transmissibles à la descendance. En effet, les caractères phénotypiques sont probablement fortement influencés par un grand nombre de phénomènes « non génétiques » ou environnementaux tels que la disponibilité de nourriture à différents moments de la croissance de l'animal, par exemple. Le « choix pour des bons gènes » apparaît donc problématique. Cependant ces dernières années, un certain nombre d'études tendent à mettre en évidence des phénomènes de choix du partenaire chez des espèces dont les mâles ne prodiguent pas de soins parentaux. Il semble donc que la seule contribution de ces mâles à la reproduction soit génétique. Nous présentons ci-dessous quelques exemples récents de ces études. Ensuite, nous parlerons brièvement des modèles (verbaux ou mathématiques) élaborés en vue d'expliquer pourquoi un caractère serait choisi.

3.2a. Choix pour des « bons gènes »

Il semble que très peu d'études empiriques aient été consacrées à la transmission des qualités vitales d'un mâle à sa descendance. Cependant, les résultats des expériences que PARTRIDGE (1980) consacre à ce sujet controversé apparaissent particulièrement troublants.

PARTRIDGE effectue ses expériences avec des mouches de fruits (*Drosophila melanogaster*). Elle place des groupes de drosophiles dans des enceintes fermées. Dans certains groupes, les femelles ont la possibilité de s'apparier avec un mâle de leur choix tandis que dans d'autres groupes, les femelles sont obligées de s'apparier avec un mâle choisi au hasard. Les descendants (au stade larvaire) des deux types (le type « avec choix » et le type « sans choix ») sont placés dans d'autres récipients en compagnie d'un nombre fixe de compétiteurs « standards » (ces derniers sont identifiables par des marqueurs génétiques). La capacité de compétition des larves avec les autres individus présents dans le récipient est mesurée. PARTRIDGE montre que les larves des femelles ayant eu la possibilité de choisir leur partenaire de reproduction réussissent mieux, légèrement mais de façon constante, dans la compétition avec les autres larves que les larves des femelles qui n'ont pas eu la possibilité de choisir.

Ces résultats sont cependant tempérés par les travaux de SCHAEFFER, BROWN et ANDERSON (1984). Dans une tentative de reproduire l'expérience de PARTRIDGE (1980), ces auteurs ne détectent pas de différence significative entre les deux groupes. De plus, pour tester réellement l'héritabilité des caractères (et non simplement le nombre de descendants obtenus par une femelle exerçant un choix du partenaire¹), il faudrait tester la deuxième génération plutôt que la première (BOAKE, 1986).

SIMMONS (1986a et 1986b) étudie le criquet (*Gryllus bimaculatus*) en milieu naturel et en laboratoire. Il montre que les femelles s'apparient plus souvent avec les mâles de grande taille : ces mâles sont visités plus fréquemment et peuvent obtenir plusieurs appariements successifs avec la même femelle.

Par contre, LATIMER et SIPPEL (1987) montrent que les femelles d'un autre criquet (*Tettigonia cantans*) semblent choisir les mâles en fonction de leur statut social en s'orientant vers les stridulations produites par les mâles dominants. Ces auteurs montrent que le statut social n'est pas corrélé avec la taille ou le poids du mâle.

BORGIA et GORE (1986) étudient l'oiseau constructeur (*Ptilonorhynchus violaceus*). Les mâles de cette espèce construisent des « huttes » de branchages dont ils décorent l'entrée, avec des plumes notamment. Ces « huttes » ne servent qu'à la parade (la femelle quitte le mâle après l'accouplement). BORGIA et GORE montrent que les mâles se volent l'un à l'autre les décorations de leur « hutte » et que les mâles qui volent le plus sont ceux qui ont le plus de décorations. Comme le succès reproducteur d'un mâle dépend du nombre de décorations se trouvant devant la « hutte », ces auteurs suggèrent que les femelles évaluent la qualité des mâles en se basant sur leur succès dans la compétition avec d'autres mâles.

ROBERTSON (1986) étudie la grenouille australienne (*Uperoleia rugosa*). Les mâles de cette espèce se rassemblent en arène que les femelles visitent quand elles sont gravides. Les sites défendus par les mâles ne contiennent aucune ressource dont la femelle ou sa descendance pourrait profiter. Après deux ou trois nuits passées à circuler dans l'arène, les femelles s'apparient. ROBERTSON montre qu'il semble exister une forte corrélation entre le poids des mâles et des femelles trouvés en amplexus. Il montre également que les femelles sont attirées par les cris des plus gros mâles.

Enfin, MOORE et MOORE (1988) montrent que chez la blatte (*Nauphoeta cinerea*), les femelles s'apparient préférentiellement avec les mâles de statut dominant en se basant sur les phéromones que ceux-ci produisent. Pour ces auteurs, le seul investissement du mâle dans sa descendance est d'ordre génétique.

¹ Ce nombre peut dépendre de facteurs « non génétiques ». Par exemple chez la drosophile, les sécrétions des glandes accessoires du mâle peuvent stimuler l'oviposition, tandis que d'autres sécrétions du mâle sont incorporées aux œufs.

3.2b. L'évolution du choix du partenaire : des modèles

Deux types de modèles s'opposent qui tentent d'expliquer pourquoi un caractère du mâle est choisi et comment le choix du partenaire évolue à partir de la sélection de ce caractère : primo, les modèles des « bons gènes » proprement dits pour lesquels le caractère choisi est susceptible d'augmenter les capacités vitales de la descendance et, secundo, les modèles « arbitraires » pour lesquels le caractère est choisi arbitrairement (MOORE et MOORE, 1988). Les premiers sont dits « adaptatifs » et impliquent que la viabilité ou le nombre de descendants varie entre les mâles, les seconds sont dits « non adaptatifs » (BOAKE, 1986). Cependant, tous deux impliquent (implicitement ou explicitement) la transmission de caractères phénotypiques du mâle à sa descendance.

Jusqu'à présent, les modèles adaptatifs (dits « modèles des bons gènes ») sont restés verbaux. Cependant, BOAKE (1986) propose une méthode pour tester les hypothèses adaptatives du choix du partenaire. Pour BOAKE, la résolution de l'opposition entre les deux types de modèle dépend en partie de la mise en évidence de différences de viabilité de la descendance entre les mâles, et de la démonstration de l'utilisation de ces différences par les femelles lors du choix du partenaire de reproduction. Elle montre que la génétique quantitative constitue un outil puissant pour tester les hypothèses adaptatives.

Sa méthode repose sur trois points : la mesure de l'attractivité des mâles, la mesure de leurs « qualités » génétiques (mesurées par la viabilité de leur descendance) et la mesure des capacités vitales des descendants de chaque mâle. Pour que l'hypothèse adaptative se vérifie, il faut que cette dernière mesure soit positivement corrélée avec la première. L'application de cette méthode à l'étude d'un coléoptère (*Tribolium castaneum*) montre qu'aucune corrélation ne semble exister entre l'attractivité des mâles et les capacités vitales de leurs descendants.

Les modèles non adaptatifs (dits « modèles dynamiques ») ont été plus largement développés. Ces modèles sont tous plus ou moins basés sur le modèle proposé par FISHER (1930 et 1958) et ont été développés mathématiquement (O'DONALD, 1980; LANDE, 1981; ARNOLD, 1983 et 1985 entre autres).

Le modèle proposé par FISHER montre que les préférences montrées par la femelle pour un caractère arbitrairement choisi pourraient évoluer sous l'action de la sélection sexuelle engendrée par cette préférence. La sélection se renforcerait ainsi d'elle-même. Les préférences de la femelle et le caractère du mâle pourraient alors évoluer ensemble à une vitesse croissante : c'est le processus de la « fuite en avant » (*runaway process*). En pratique, le mécanisme est le suivant : au départ, FISHER suppose que les femelles qui s'apparient avec des mâles présentant un caractère donné, favorable à la survie de l'animal, peuvent être favorisées par l'évolution : si le caractère est génétiquement transmissible, leurs fils en hériteront¹. Le caractère va donc commencer à se répandre dans la population. En corollaire, un gène qui conduirait les femelles à préférer les mâles possédant le caractère en question se répandrait aussi dans la population, puisque leurs fils seront mieux aptes à survivre. Maintenant, les mâles possédant le caractère obtiennent un double avantage : ils sont mieux aptes à survivre et ils ont plus de chances d'obtenir un partenaire de reproduction. De même, l'avantage est double pour les femelles : leurs fils sont mieux aptes à survivre et ils sont plus attractifs pour les femelles. Suite au renforcement positif entre les préférences des femelles et le caractère des mâles, l'attractivité des fils va devenir graduellement le facteur le plus important pour le choix exercé par la femelle (hypothèse du « fils sexuellement attractif » ou *sexy son hypothesis*). Finalement, ce caractère pourra se développer suffisamment pour devenir une gène pour la survie de l'animal et la sélection naturelle va freiner, voire arrêter le processus de renforcement.

¹ Il se peut également que ces mâles obtiennent un succès d'appariement plus élevé que les autres parce que ce caractère particulier les rend plus facilement détectables par les femelles (attraction passive).

O'DONALD (1967, 1977 et 1980) présente un développement mathématique modelant les aspects essentiels de la sélection sexuelle. Son modèle génétique suppose que le caractère du mâle est codé par un ou deux *loci* et la préférence de la femelle par un *locus*. Il démontre la possibilité d'un couplage génétique entre ce caractère et la préférence de la femelle ainsi que la possibilité de l'existence d'un équilibre polymorphique. Cependant, il ne peut confirmer le processus de « fuite en avant » (*runaway process*). Ce processus sera démontré par LANDE (1980 et 1981) qui développe un modèle **polygénique** de sélection sexuelle.

Le modèle de FISHER (1958) a été critiqué par ZAHAVI (1975 et 1977) qui propose un autre mécanisme d'évolution : le « principe du handicap » (*handicap principle*). Pour ZAHAVI, un caractère développé à l'extrême constitue en fait un handicap pour « la vie de tous les jours ». Ce handicap pourrait être un moyen d'évaluer la qualité génétique des mâles. En effet, les mâles qui présentent ce handicap devraient avoir de « meilleurs » gènes que les autres puisqu'ils ont réussi à survivre **malgré** celui-ci. L'évolution devrait donc favoriser les femelles qui choisissent ces mâles, puisque leurs fils devraient hériter de meilleures capacités de survie.

Le « principe du handicap », très simpliste selon nous, a été fortement critiqué. MAYNARD SMITH (1976) démontre qu'il ne peut fonctionner tel que le propose ZAHAVI (pour MAYNARD SMITH, il faudrait, par exemple, que le handicap ne soit pas génétiquement transmissible). Pour BELL (1978), si le « principe du handicap » peut fonctionner, c'est dans des circonstances très particulières et très limitées (par exemple, quand un processus purement « de FISHER » ne peut fonctionner : si la tendance à choisir un partenaire montrée par les femelles est initialement rare par rapport à l'attractivité des mâles; si le système d'appariement est intermédiaire entre la monogamie et la polygamie; si le gène codant pour le caractère imite une variation précédemment non-héritable).

3.3. LE CHOIX DU PARTENAIRE : DES TACTIQUES D'ECHANTILLONNAGE ET DES SYSTEMES D'EVALUATION

Nous venons d'exposer les deux principales options que peut suivre le choix du partenaire : choix pour des ressources (paragraphe 3.1.) ou choix pour des « bons gènes » (paragraphe 3.2.). Pour chaque option, nous avons proposé quelques exemples récents. De plus, dans le cadre du choix pour des « bons gènes », nous avons vu que le caractère choisi pouvait être un caractère traduisant directement les qualités génétiques du mâle (« modèles adaptatifs ») ou un caractère arbitraire (« modèles non-adaptatifs », hypothèse du « fils sexuellement attractif » de FISHER, 1930; « principe du handicap » de ZAHAVI, 1975).

Pour terminer ce chapitre, il reste à présenter brièvement les systèmes qui pourraient être utilisés par les femelles pour évaluer le critère utilisé lors du choix et les tactiques qui pourraient être suivies pour effectuer ce choix.

3.3a. Les tactiques d'échantillonnage des mâles

WITTENBERGER (1983) propose trois tactiques grâce auxquelles les informations nécessaires au choix du partenaire de reproduction peuvent être obtenues.

- 1) La procédure la plus simple est de choisir le premier mâle rencontré qui possède certaines spécifications simples : c'est la « tactique du seuil critique » (*threshold-criterion tactic*). Selon la hauteur du « seuil », le comportement des femelles sera

plus ou moins discriminatif. A son niveau le plus élémentaire, cette tactique consiste à déterminer si l'individu rencontré appartient à la même espèce, est de sexe opposé et est prêt à se reproduire. C'est ce que JANETOS (1980) et PARKER (1983) appellent l'appariement au hasard (*random mating*). Pour JANETOS (1980), cette stratégie ne peut apparaître que si des contraintes très strictes pèsent sur les femelles (temps de reproduction très court, peu ou pas de capacité de déplacement, pas de mémoire). De plus, les qualités moyennes des partenaires rencontrés ne seront que les qualités moyennes des mâles de la population. PARKER (1983) affine le modèle de l'appariement au hasard en y incluant la valeur du plus « mauvais » appariement pouvant être réalisé par une femelle, le temps investi dans la reproduction (copulation, gamétogenèse, investissements parentaux) et le temps nécessaire à trouver un autre partenaire. Se basant sur le modèle du régime optimal de MacARTHUR et PIANKA (1966), PARKER calcule que la stratégie d'appariement au hasard est utilisée quand :

$$Q_{\min} / g > Q_{\text{moy}} / (s+g)$$

où « Q_{\min} » est la valeur d'un appariement avec un partenaire de qualité minimale, « Q_{moy} » la valeur d'un appariement avec un partenaire de qualité moyenne, « g » le temps investi dans la reproduction et « s » le temps nécessaire à trouver un autre partenaire. WITTENBERGER (1983) traduit ce raisonnement en termes de rapport coûts-bénéfices. La « tactique du seuil critique » devrait être évolutivement favorable quand le coût de la comparaison de plusieurs partenaires potentiels dépasse les bénéfices qui pourraient être obtenus par une semblable tactique. Le coût peut être élevé si le processus de comparaison nécessite un temps important par rapport à la longueur de la saison de reproduction, ou si les capacités mémorielles ou locomotrices de la femelle sont limitées. Les bénéfices peuvent être faibles si la qualité des partenaires potentiels varie peu (par exemple, si la variance génétique des caractères sexuels secondaires est faible entre les mâles — MAYNARD SMITH (1978), si les mâles ne diffèrent pas beaucoup dans leur capacité à nourrir les femelles durant la parade, si les mâles diffèrent peu en terme d'efficacité des soins parentaux et si le degré de parenté avec le partenaire choisi importe peu vis-à-vis des capacités vitales de la femelle). MOORE et MOORE (1988) montraient récemment que les femelles de la blatte *Nauphoeta cinerea* semblent choisir leur partenaire de reproduction en suivant cette tactique.

- 2) La « tactique de comparaison séquentielle » (*sequential-comparison tactic*) consiste à comparer les deux derniers mâles rencontrés. Le processus se déroule tant que la qualité du $i^{\text{ème}}$ mâle est supérieure à celle du mâle ($i-1$). Dès que la tendance s'inverse, la femelle retourne au mâle ($i-1$) pour s'apparier. L'avantage de cette tactique est clair par rapport à la tactique précédente. Son inconvénient, comme pour la tactique précédente, est de permettre des appariements avec des mâles de « faible » qualité, peut-être même plus faible que la moyenne. Pour WITTENBERGER, cette tactique devrait être favorable quand les mâles sont fortement dispersés par rapport aux capacités de locomotion des femelles.
- 3) Les chances d'appariement avec un possible « mauvais mâle » ne peuvent être sérieusement limitées, pour WITTENBERGER, que par la « tactique de comparaison globale » (*pool-comparison tactic*). Un temps prédéterminé est consacré à prospector les partenaires potentiels, le « meilleur » des partenaires rencontrés sera choisi. C'est la tactique du « meilleur-de-n-mâles » (*best-of-n-males*) de JANETOS (1980) qui montre que le « n » idéal à prospector est « 5 mâles » (références et justifications dans JANETOS, 1980). L'avantage de cette tactique est bien sûr de limiter sérieusement le risque pour la femelle de s'apparier avec un mâle de qualité

inférieure ou égale à la qualité moyenne des mâles de la population. Cette tactique devrait donc être favorisée évolutivement quand les mâles sont groupés (en arène, en groupe social ou en colonie) et quand les qualités des mâles peuvent être facilement évaluées (WITTENBERGER, 1983).

3.3b. L'évaluation du critère utilisé pour le choix

Si la majorité des mâles vérifie les standards sur lesquels se base le choix du partenaire, un seul critère suffit à déterminer le choix. Par contre, si les mâles varient beaucoup par rapport à ces standards, il peut devenir nécessaire d'utiliser plusieurs critères de choix.

Deux systèmes d'évaluation, basés sur des critères multiples, sont proposés par WITTENBERGER (1983) : le « système de priorité » (*priority system*) et le « système d'accumulation » (*weighting system*).

- Dans le **système de priorité**, les critères sont organisés de façon hiérarchique. Supposons, par exemple, qu'il y ait deux critères (appelons les 1 et 2). Si le critère 1 est hiérarchiquement plus élevé que le critère 2, la « qualité » d'un mâle sera d'abord évaluée suivant le critère 1, puis le groupe des mâles qui satisfait à ce critère 1 sera évalué avec le critère 2. Ceux qui vérifient ce deuxième critère seront sélectionnés. Cette manière de procéder serait la plus appropriée quand le choix du partenaire s'effectue suivant la tactique de la comparaison globale.
- Le **système d'accumulation** fonctionne, lui, tout à fait différemment. Tous les critères sont utilisés simultanément. Les mâles vérifient ces différents critères à des degrés qui leur sont propres. Le système consiste à « additionner » ces différents degrés. Si le « total » obtenu atteint un niveau prédéterminé, le mâle est choisi. Reprenons l'exemple des critères 1 et 2 : un mâle pourra être choisi s'il vérifie le critère 1 à 75 % et le critère 2 à 25 %, mais il pourra également être choisi s'il vérifie le critère 1 à 25 % et le critère 2 à 75 %. Ce système est compatible avec les deux tactiques séquentielles présentées au paragraphe 3.3a.

4. DES ALTERNATIVES AU CHOIX DU PARTENAIRE ?

Dans les trois premières parties de ce chapitre, nous avons parlé de systèmes d'appariement essentiellement basés sur le choix du partenaire de reproduction. Cependant, bien que ce sujet semble particulièrement bien documenté (d'un point de vue théorique comme d'un point de vue empirique), il demeure un thème de grande controverse.

Depuis quelques années, un certain nombre d'études de terrain tendent à mettre en évidence des systèmes d'appariement qui ne semblent pas reposer sur le choix du partenaire de reproduction. Dans cette dernière partie de notre synthèse bibliographique, nous donnerons quelques exemples particulièrement marquants de ces études.

4.1. LA FIDELITE AU SITE DE PONTE DES FEMELLES DE *THALASSOMA BIFASCIATUM*

Thalassoma bifasciatum est déjà apparu plusieurs fois dans ce chapitre. C'est en effet une espèce tropicale qui a été particulièrement bien étudiée et qui apparaît très proche de l'espèce méditerranéenne (*Thalassoma pavo*).

A l'état adulte, les individus de *Thalassoma bifasciatum* sont inféodés au récif sur lequel ils sont arrivés en quittant le stade larvaire planctonique. Ces récifs constituent des entités distinctes séparées les unes des autres; il n'y a donc pas de migrations d'individus entre récifs voisins. Sur chaque récif se trouve un certain nombre de sites de ponte. Tous ces sites, englobés dans les territoires des mâles, sont situés sur le bord externe du récif, sous le courant. Cette situation des sites de ponte a pour effet d'entraîner les œufs pondus vers le large sans qu'ils passent au-dessus du récif. Le succès reproducteur peut varier considérablement d'un site à l'autre (synthèse et autres références dans WARNER et HOFFMAN, 1980a et 1980b; WARNER, 1987).

WARNER et HOFFMAN (1980a) et WARNER (1985) montrent que ces sites de ponte sont réutilisés de génération en génération pendant de nombreuses années. WARNER (1985) montre que les femelles semblent fidèles à un site de ponte particulier. Si le mâle territorial défendant ce site disparaît, les femelles vont généralement pondre sur un autre site durant quelques jours. Dès que le nouveau mâle territorial est en place, les femelles reviennent pondre sur leur site habituel. Cependant, tous les sites (qui sont connus depuis de nombreuses années) semblent posséder les mêmes caractéristiques physico-chimiques et environnementales (WARNER, communication personnelle).

WARNER (1986) met en évidence une autre « cause d'infidélité » des femelles pour leur site de ponte. Il montre, en effet, qu'en cas de renverse du courant, les femelles peuvent temporairement changer de site de ponte pour diriger leur activité vers des sites se trouvant sous le courant. Toutefois, ces femelles retourneront pondre sur leur site lors du rétablissement du courant dominant.

Ces deux études montrent que la fidélité des femelles à un site de ponte paraît effectivement très forte bien que ces femelles semblent avoir la possibilité de visiter d'autres sites de ponte.

Cette possibilité, WARNER (1987) la met clairement en évidence en montrant qu'il ne paraît y avoir aucune association entre le site de ponte et la zone de nutrition. En effet, seules 20 femelles sur 71 sont vues uniquement dans la zone contenant leur site de ponte tandis que 23 ne sont vues dans cette zone que durant la période d'activité sexuelle (ces dernières passent par 1 à 3 autres sites de ponte pour se rendre au leur).

En dehors de la phase d'activité sexuelle (environ deux heures par jour), les 28 autres femelles sont vues autant dans la zone contenant leur site de ponte que dans leur zone de nutrition.

Enfin, WARNER (1987) montre qu'en cas de disparition du mâle territorial (naturelle ou expérimentale), 0 % de 76 femelles marquées change de site de ponte de façon permanente. De même, si le mâle change simplement de site de ponte pour s'approprier un site voisin, bien en vue du précédent (à moins de 10 m), 0 % de 23 femelles marquées suit le mâle sur son nouveau site.

4.2. PRESSION DEMOGRAPHIQUE ET COMPETITION MALE-MALE

D'autres mécanismes donnent l'impression de pouvoir affecter le succès reproducteur des mâles. Les deux exemples qui suivent concernent d'autres groupes de vertébrés (amphibiens et oiseaux), montrant par là que ce phénomène pourrait ne pas être exclusivement réservé aux poissons.

SULLIVAN (1982, 1983 et 1987) étudie le système d'appariement d'un crapaud (*Bufo woodhousei*). Dans le sud-ouest des Etats-Unis, cette espèce montre une saison de reproduction relativement longue. Les mâles se rassemblent en groupes de faible densité (2 à 30 mâles) et coassent pendant le début de la soirée. Les femelles visitent un groupe une fois par an et semblent libres de pouvoir visiter les différents groupes (assimilés à des arènes).

SULLIVAN (1982 et 1983) suggère que la variation du succès reproducteur des mâles résulte principalement du choix du partenaire de reproduction. Le facteur déterminant le succès d'appariement serait la fréquence de coassement.

Cependant, SULLIVAN (1987) montre que la fréquence de coassement n'explique qu'une partie de la variance observée entre les mâles (moins de 60 %). La corrélation entre le succès d'appariement et la fréquence de coassement peut même être non significative certaines années. Pour SULLIVAN, ce phénomène pourrait être expliqué par des changements démographiques dans la distribution des tailles au sein de la population plutôt que par la sélection sexuelle.

Le merle à tête jaune (*Xanthocephalus xanthocephalus*) est étudié par LIGHTBODY (1986) et LIGHTBODY et WEATHERHEAD (1987 et sous presse). Cette espèce nidifie dans des zones marécageuses à végétation relativement clairsemée. Les mâles y défendent des territoires et peuvent s'apparier avec plusieurs femelles. Un territoire peut donc contenir un nombre variable de nids.

LIGHTBODY (1986) et LIGHTBODY et WEATHERHEAD (sous presse) proposent ce qu'ils appellent le « modèle du choix du partenaire neutre » (*neutral mate choice model*) comme une véritable alternative aux modèles classiques de choix du partenaire par la femelle. En effet, ces auteurs montrent que le partage des territoires par les femelles ne semble pas affecter leur succès reproducteur. De même, quand une femelle s'installe quelque part, elle semble le faire indépendamment des autres femelles et apparemment au hasard. LIGHTBODY propose alors son « modèle d'absence du choix du partenaire » qui serait la stratégie la plus favorable évolutivement lorsque le succès reproducteur d'une femelle ne paraît pas pouvoir être influencé par un choix du partenaire.

LIGHTBODY et WEATHERHEAD (1987) montrent de plus que le succès reproducteur des femelles ainsi que le « choix » de leur partenaire paraissent effectivement indépendants des paramètres caractérisant les territoires ou les mâles. Le succès reproducteur des mâles ne semble alors dépendre que de leur capacité à défendre de grands territoires. En effet, comme les femelles choisissent leur site de nidification au hasard, plus le territoire est grand, plus le nombre de femelles qu'il contient est important (d'autres études semblent indiquer la même tendance : références dans LIGHTBODY et WEATHERHEAD, 1987).

5. CONCLUSION

Ce chapitre était consacré à la présentation des idées couramment présentées dans le cadre de l'étude des systèmes d'appariement.

Dans une première partie consacrée aux systèmes d'appariement proprement dits, nous avons successivement décrit les grands types de systèmes d'appariement rencontrés chez les animaux (monogamie, polygynie, polyandrie et promiscuité), puis nous avons vu comment EMLEN et ORING (1977) définissent ces systèmes en fonction des potentialités environnementales et comportementales de monopolisation des partenaires. Enfin, nous avons vu pourquoi des stratégies de reproduction alternatives apparaissent (en insistant plus particulièrement sur les deux stratégies alternatives principales rencontrées chez les labridés méditerranéens : le parasitage et l'hermaphroditisme).

La seconde partie était consacrée à la sélection sexuelle. Nous y avons exposé les hypothèses de DARWIN (1871) ainsi qu'un premier test de certaines de ces hypothèses par BATEMAN (1948). Nous avons vu ensuite comment TRIVERS (1972) reliait l'investissement parental à la sélection sexuelle, en insistant plus particulièrement sur le concept d'anisogamie, et sur la valeur du *sex ratio*.

La troisième partie traitait du choix du partenaire de reproduction. Nous y avons souligné que si le « choix pour des ressources » était relativement bien accepté et documenté, le « choix pour des bons gènes » était sujet à controverse. Outre le problème de la transmission des caractères phénotypiques à la descendance, cette controverse tourne principalement autour des modèles qui sont proposés pour expliquer pourquoi un caractère est choisi : « modèles non-adaptatifs » basés sur le processus de FISHER (1930) et qui postulent que le caractère est choisi arbitrairement, ou « modèles adaptatifs » qui postulent que le caractère est choisi parce qu'il indique la qualité du mâle. Enfin, nous avons terminé en présentant les tactiques susceptibles d'être sélectionnées pour choisir un partenaire de reproduction en fonction de critères déterminés et les méthodes d'évaluation de ces critères.

Il est clair que ces idées apparaissent très satisfaisantes pour l'esprit, mais qu'elles sont souvent simplistes. La plupart n'en sont d'ailleurs qu'au stade théorique. C'est pourquoi nous avons montré dans la quatrième partie de ce chapitre qu'un courant d'idées nouvelles semblait se faire jour, basé sur des études de terrain. Ces ébauches d'une théorie nouvelle proposent des alternatives au choix du partenaire tel qu'il est compris classiquement (« fidélité », WARNER, 1987; « compétition mâle-mâle », LIGHTBODY et WEATHERHEAD, 1987; « pression sociale », SULLIVAN, 1987). Cette dualité a conditionné notre approche des systèmes d'appariement des labridés méditerranéens.

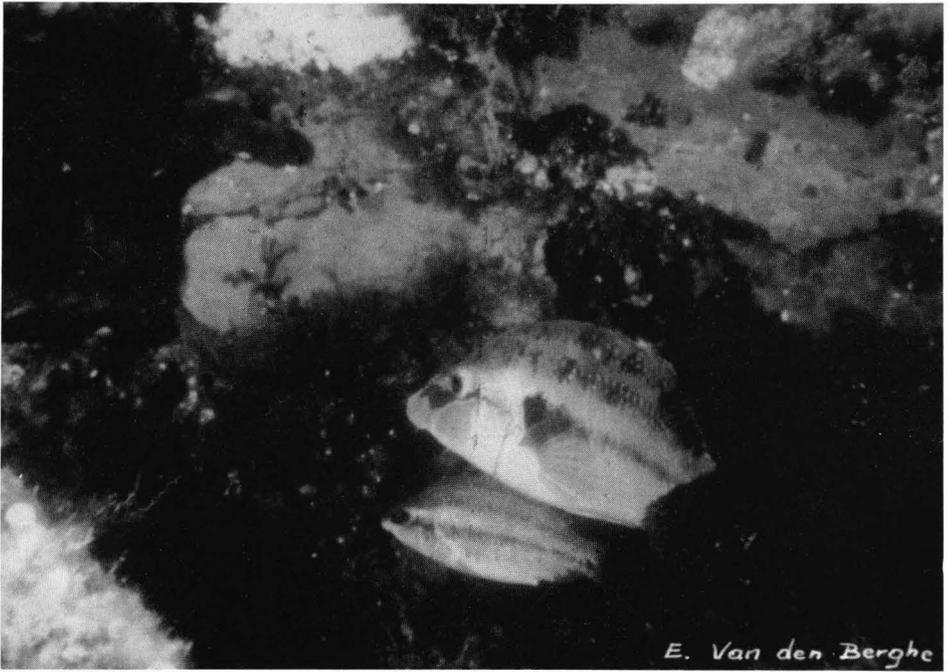


Photo 3. Couple de *Symphodus tinca* (le mâle nage au-dessus de la femelle).

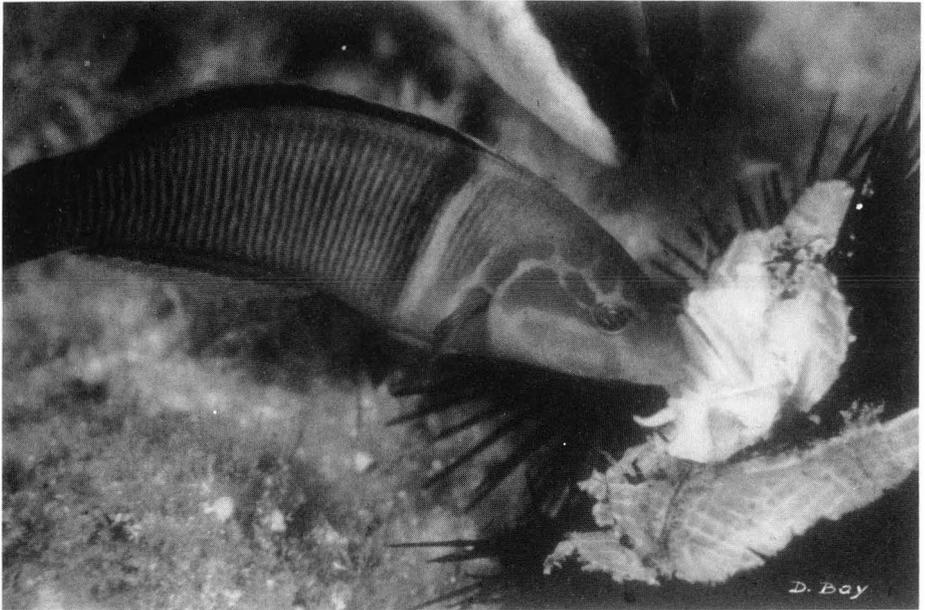


Photo 4. *Thalassoma pavo* : mâle terminal.

CHAPITRE II

Matériel et méthodes

Pour plus de facilité, la présentation de ce chapitre suivra le déroulement de notre démarche scientifique; il sera donc divisé en quatre grandes parties :

- La première partie décrira brièvement, d'une part, notre zone de travail et, d'autre part, les systèmes socio-reproducteurs des espèces que nous avons étudiées.
- La deuxième partie présentera le matériel et les méthodes que nous avons utilisés pour acquérir nos données de base concernant le succès reproducteur des mâles de nos populations*.
- La troisième partie sera consacrée au volet expérimental de notre étude. Nous nous contenterons d'y présenter notre méthodologie générale, nous réservant de décrire chaque expérience en détail dans les chapitres III à VI.
- Enfin, la quatrième et dernière partie présentera les tests statistiques que nous avons utilisés pour analyser nos résultats.

1. LA ZONE DE TRAVAIL ET LES ESPECES ETUDIEES

1.1. SITUATION GEOGRAPHIQUE ET DESCRIPTION DE NOTRE ZONE DE TRAVAIL

Toutes nos données concernant *Symphodus melanocercus*, *Symphodus ocellatus* et *Symphodus tinca* ont été récoltées en Méditerranée autour de la Station de Recherches Sous-marines et Océanographiques de l'Université de Liège (STARESO) située au nord-ouest de la Corse dans la baie de Calvi sur la Pointe de la Revellata (fig. 2 tirée de BAY, 1978; modifiée). Les parois rocheuses granitiques qui forment la côte s'enfoncent sous l'eau jusqu'à une profondeur de -8 m en moyenne en face de la Station et d'environ -20 m à l'extrémité de la Pointe de la Revellata (fig. 3). Au-delà de ces parois et éboulis rocheux recouverts d'algues où prédomine le genre *Cystoseira*, s'installe l'herbier de posidonies qui s'étend jusqu'à l'isobathe -40 m environ.

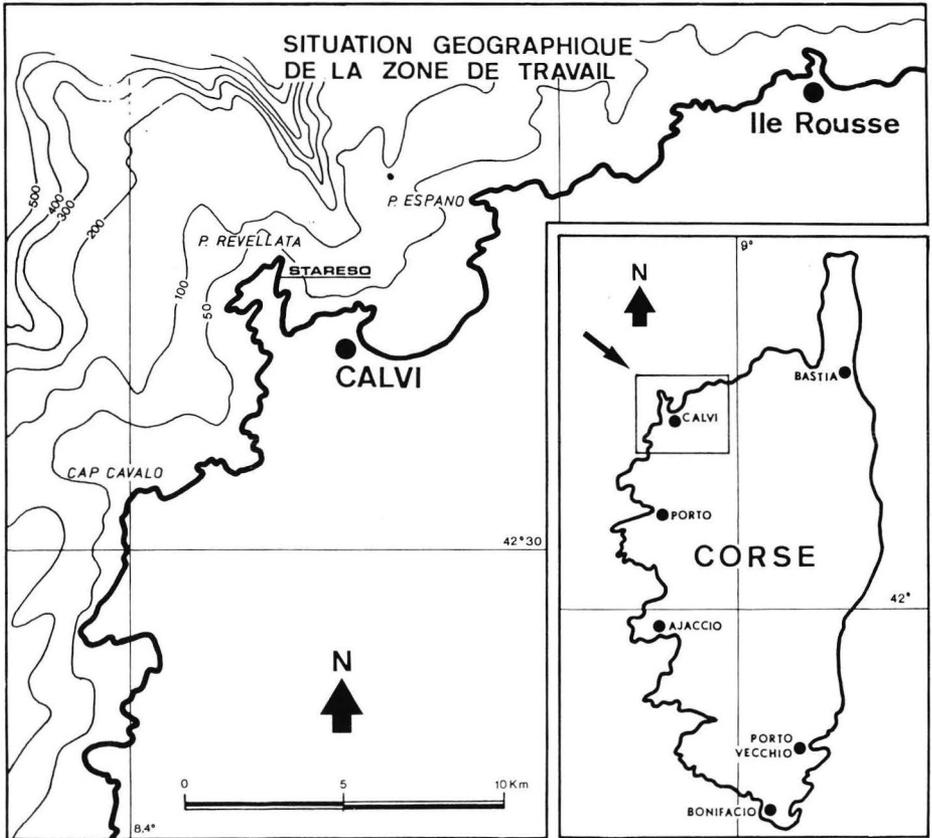


Fig. 2. Situation géographique de la zone de travail.

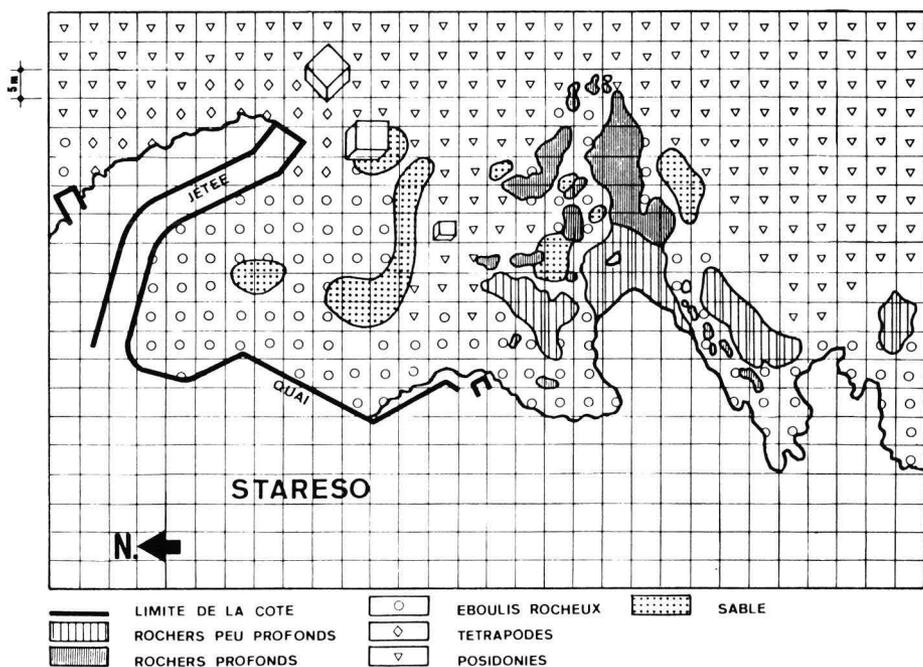


Fig. 3. Aspect général de la zone de travail aux abords de STARESO.

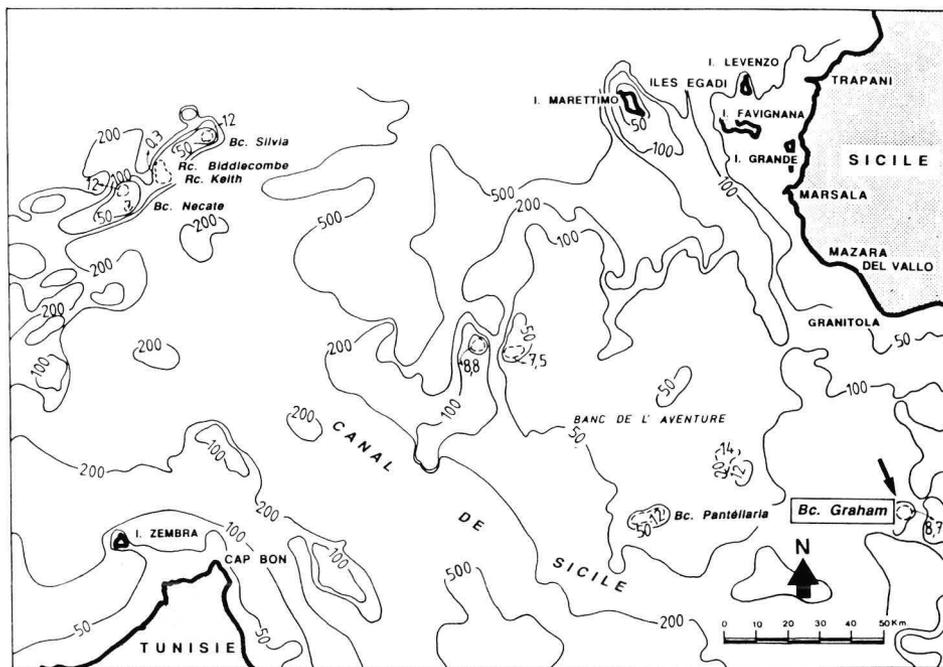


Fig. 4. Situation géographique du banc Graham.

Les données concernant *Thalassoma pavo* ont été récoltées, d'une part, à l'extrémité de la pointe de la Revellata et, d'autre part, à partir du navire océanographique WINNARETTA SINGER au large de la Sicile sur le sommet de l'île volcanique sous-marine qui forme le « Banc Graham » (fig. 4). Les roches basaltiques qui le constituent sont recouvertes par un peuplement dense d'algues, essentiellement du genre *Sargassum*.

1.2. LE SYSTEME SOCIO-REPRODUCTEUR DES ESPECES ETUDIEES

1.2.a. *Symphodus melanocercus* (Risso, 1810)

Symphodus melanocercus, le poisson nettoyeur méditerranéen, est une espèce dichromatique non permanente* (photo 1) dont les **caractéristiques méristiques** sont décrites par QUIGNARD (1966). La taille maximum des individus de notre population est de 10 cm.

Le **comportement de nettoyage** est décrit pour la première fois par VON WAHLERT (1961) puis par OTTS (1968), CASIMIR (1969) et HEYMER (1972).

Les **comportements sociaux et reproducteurs** sont étudiés par LEJEUNE (1978), LEJEUNE et VOSS (1979 et 1980) et LEJEUNE (1985). WARNER et LEJEUNE (1985) montrent que cette espèce est probablement hermaphrodite protogyne*.

Contrairement aux autres espèces du genre, les **grands mâles** (mâles de trois ans et plus, la longévité de cette espèce étant d'environ cinq ans) sont territoriaux toute l'année et ne construisent pas de nid. Les territoires sont jointifs et établis le long de la côte rocheuse, à la limite de l'herbier de posidonies (fig. 5).

Durant la saison de reproduction, qui s'étend de fin mars à début juin, l'activité sexuelle n'a lieu qu'une heure à l'aube. Les **femelles** quittent leur aire de repos* nocturne chaque matin pour se rendre sur les territoires des mâles. Toutes empruntent pour ce faire le même chemin de migration (WERNERUS, 1985 et WERNERUS, MICHEL et VOSS, 1987) (fig. 5). Les pontes ont lieu tout au long de la traversée des territoires.

Les **petits mâles** (jeunes mâles de moins de trois ans généralement) sont sexuellement actifs, mais ne sont pas territoriaux (ils ne le deviendront qu'à trois ans ou plus). Ils peuvent se reproduire suivant deux stratégies différentes. Le plus souvent, ces petits mâles parasites* paradent avec les femelles et fécondent leurs œufs sur le territoire d'un grand mâle, jusqu'à ce que celui-ci arrive et les chasse (fécondation volée*). Les petits mâles peuvent aussi tenter de parasiter* la ponte d'un couple en parade, mais cette stratégie ne réussit que très rarement. Enfin, signalons que les plus grands de ces petits mâles paraissent se comporter comme des mâles satellites*.

1.2.b. *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775)

Symphodus ocellatus est également une espèce dichromatique dont les **caractéristiques méristiques** sont étudiées par QUIGNARD (1966). Sa taille maximale n'excède pas 10 cm dans notre zone de travail (photo 2).

Les patrons de coloration sont décrits par VOSS (1976) et HELAS (1981). Le comportement nidificateur est décrit pour la première fois par SOLJAN (1930 a et b); FIEDLER (1964) établit son éthogramme. LEJEUNE (1985) étudie ses **systèmes sociaux et reproducteurs**.

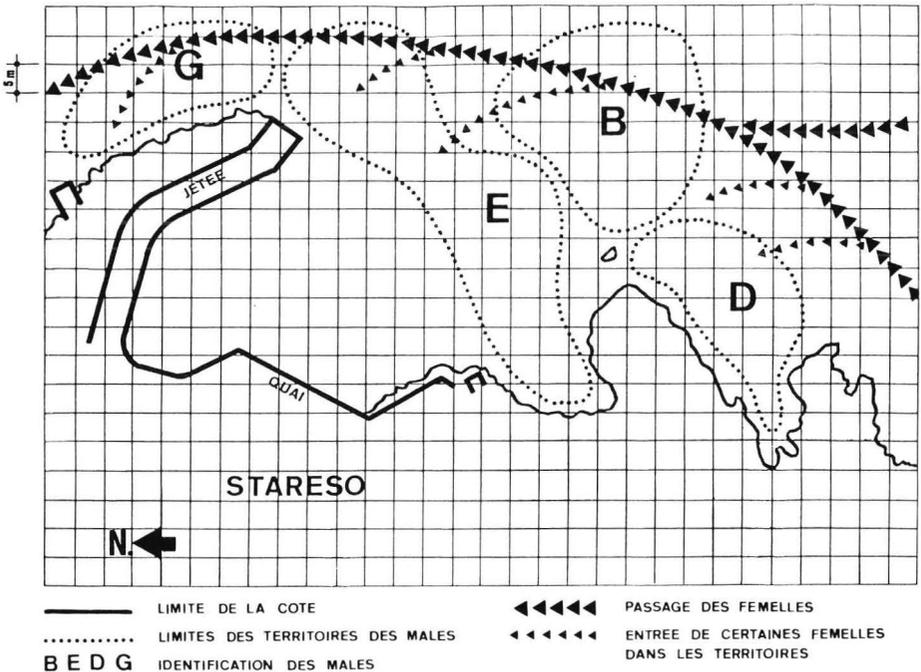


Fig. 5. Localisation des territoires des mâles et du passage des femelles (*Symphodus melanocercus*).

La saison de reproduction s'étend de fin mai à début juillet. Au cours de celle-ci, l'activité sexuelle des **grands mâles** (c'est-à-dire les mâles de trois ans, la longévité de cette espèce étant de trois ans d'après LEJEUNE, 1985) est cyclique. Chaque cycle de nidification comporte classiquement trois phases : la phase de construction (durée moyenne : $2.4 \text{ jours} \pm 1.1$; $n = 9$), la phase d'activité sexuelle, seule phase au cours de laquelle les femelles pondent dans le nid (durée moyenne : $2.3 \text{ jours} \pm 1.2$; $n = 9$) et la phase de ventilation qui se prolonge jusqu'à l'éclosion des œufs (durée moyenne : $4.3 \text{ jours} \pm 1.8$; $n = 9$). Le cycle entier durant en moyenne $7.8 \text{ jours} \pm 2.7$ ($n = 9$), chaque mâle peut construire successivement plusieurs nids (de 2 à 5 cycles successifs). Toutes les données qui précèdent sont tirées de LEJEUNE (1985) et sont confirmées par nos propres résultats (WERNERUS, 1985).

Les **petits mâles** (c'est-à-dire les mâles de un et deux ans), sexuellement actifs mais non nidificateurs, se rencontrent autour des nids des mâles terminaux, ils se reproduisent en parasitant les pontes des femelles dans les nids de ceux-ci. On distingue deux catégories sociales parmi ces mâles initiaux : les mâles satellites et les mâles parasites. Les mâles satellites portent un patron de coloration distinct de celui des mâles terminaux et ont une taille intermédiaire à celle des mâles terminaux et des mâles parasites. Leur caractéristique est de rester fidèle à un nid ou à un mâle en particulier pendant toute la durée de la phase d'activité sexuelle de ce mâle. Ils sont mieux tolérés dans l'environnement immédiat du nid que les mâles parasites qu'ils chassent d'ailleurs eux-mêmes du nid. Les mâles parasites sont de petits mâles ayant la taille et le patron de coloration des femelles. Contrairement aux mâles satellites, ils suivent les femelles en passant de nid en nid.

Les **felles** visitent les nids des mâles terminaux durant toute la journée pour y pondre. Elles peuvent pondre plusieurs fois successivement dans un même nid et peuvent visiter un même nid de nombreuses fois au cours de la journée. Tout au long de notre travail, nous avons constaté que les felles montraient un certain gréganisme. En effet, elles tendent à se déplacer en petits groupes et elles sont souvent trois ou quatre à se présenter en même temps à un nid [LEJEUNE (1985) signale déjà que lorsque plusieurs felles se présentent en même temps à un nid, elles attendent et pondent chacune à leur tour].

D'après TABORSKY, HUDDE et WIRTZ (1987), le comportement sexuel des felles est également cyclique au cours de la saison de reproduction (durée d'un cycle : environ 6 jours).

1.2c. *Symphodus tinca* (Linné, 1758)

C'est la plus grande espèce du genre (jusqu'à 33 cm dans notre zone de travail). Elle est également dichromatique non permanente (**photo 3**). Ses **caractéristiques méristiques** sont décrites par QUIGNARD (1966) et ses patrons de coloration par HELAS (1981).

FIEDLER (1964) établit son éthogramme. HELAS *et al.* (1982) et LEJEUNE (1985) étudient ses **systèmes sociaux et reproducteurs**. WARNER et LEJEUNE (1985) montrent que *Symphodus tinca* présente certaines caractéristiques d'une espèce hermaphrodite protogyne.

Pendant la saison de reproduction (de mi-avril à mi-juin) les **grands mâles** (c'est-à-dire les mâles les plus vieux, la longévité de cette espèce étant d'environ 14 ans d'après LEJEUNE, 1985) construisent un nid (en fait une surface d'environ 1 m² sur laquelle ils accumulent des algues) qu'ils défendent durant toute la saison de reproduction. Il arrive cependant, contrairement à ce que signale LEJEUNE (1985), qu'un même mâle construise plusieurs nids au cours d'une saison de reproduction.

Les **petits et moyens mâles** (jeunes mâles de moins de cinq ans environ), ne sont pas encore nidificateurs. Ils se reproduisent soit en parasitant les pontes des felles dans les nids des grands mâles, soit en paradant et fécondant les pontes d'une femelle en dehors d'un nid. Les œufs sont alors abandonnés sur le substrat. Les mâles moyens dont le domaine vital contient le nid d'un grand mâle se rassemblent autour de celui-ci pendant la durée d'existence du nid (souvent la durée de la saison de reproduction). Ils sont organisés hiérarchiquement et un même mâle peut être dominant pour un même nid tout au long de la saison. Outre le parasitage des pontes et la ponte en dehors du nid, ces mâles peuvent se reproduire en paradant une femelle et en fécondant ses œufs dans le nid du grand mâle. Celui-ci ne manifesterait souvent aucun comportement agressif s'il n'est pas dans sa période d'activité sexuelle journalière.

Les **felles** peuvent pondre de nombreuses fois dans un même nid au cours de la journée, et visiter plusieurs nids successivement. Elles peuvent également pondre en dehors des nids de nombreuses fois successivement avec le même mâle ou des mâles différents.

1.2d. *Thalassoma pavo* (Linné, 1758)

Thalassoma pavo est une espèce qui semble ne s'être installée dans notre zone de travail que très récemment (en 1986). Les travaux antérieurs ne signalent que des rencontres sporadiques d'individus erratiques (VOSS, 1974). C'est une espèce dichromatique

permanente* (contrairement aux trois espèces de *Symphodus* précédemment décrites) dont les **caractéristiques méristiques** et les patrons de coloration sont décrits par QUIGNARD (1966) (photos 4 et 5). Nous avons mesuré une taille maximale de 16 cm dans notre zone de travail. REINBOTH (1967) montre que cette espèce est hermaphrodite protogyne.

WERNERUS (1988) décrit ses **comportements sociaux et reproducteurs**. La saison de reproduction de *Thalassoma pavo* se situe de fin juin à fin octobre en Corse. Les **mâles terminaux*** établissent leur territoire sur les arêtes et les pitons rocheux peu profonds (de 0 à -5 m). Contrairement au cas de *Symphodus melanocercus*, ces territoires ne sont pas jointifs (fig. 6a). Le territoire n'est défendu activement que pendant la durée journalière de la phase d'activité sexuelle (une à deux heures par jour en milieu de journée). Durant cette phase d'activité sexuelle, les rencontres entre mâles terminaux, et entre mâle terminal et mâle initial, donnent généralement lieu à des interactions agonistiques. Les territoires ont une superficie d'environ 3000 m² pour une densité de population extrêmement faible (environ 1 individu/100 m² au niveau des territoires des mâles). Les mâles franchissent couramment les limites de leur territoire en dehors de la phase d'activité sexuelle pour se nourrir. Ces déplacements peuvent atteindre 250 à 300 m. Par contre, pendant la période journalière de reproduction, l'activité du mâle se focalise autour d'un ou deux sites de ponte caractérisés par un pic rocheux montant près de la surface (fig. 6b et 10).

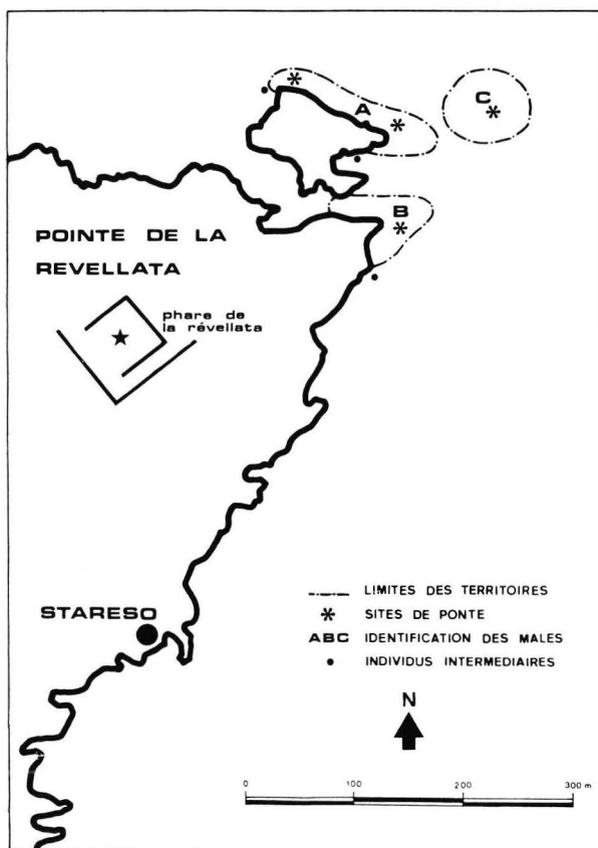


Fig. 6a. Localisation des territoires et des sites de ponte de *Thalassoma pavo*.

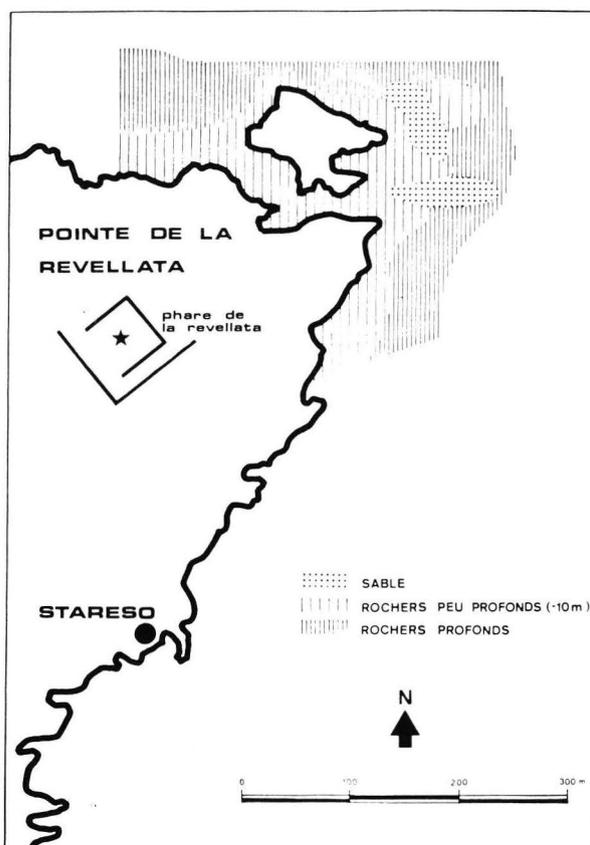


Fig. 6b. Topographie des sites de ponte de *Thalassoma pavo*.

Les **mâles initiaux*** ne sont pas territoriaux. Pour se reproduire, ils gravitent autour des sites de ponte. Contrairement au cas de la girelle *Coris julis* (LEJEUNE, 1985), les mâles initiaux peuvent effectuer une parade analogue à celle d'un mâle terminal, attirant ainsi une femelle (fécondation volée). Un deuxième type de stratégie utilisée par les mâles initiaux est la fécondation parasite : pour féconder les œufs d'une femelle, le mâle initial suit le mâle terminal et la femelle lors de la montée à la ponte, et libère sa laitance au même endroit qu'eux.

Durant la phase journalière d'activité sexuelle, les **femelles** visitent les territoires des mâles, en se déplaçant généralement en groupe de 2 à 3 individus. Contrairement à ce que suggérerait Wernerus (1988), les femelles semblent pouvoir pondre deux fois par jour, avec le même mâle ou des mâles différents.

1.2e. Conclusions

Les quatre espèces que nous avons choisi d'étudier, bien que vivant toutes plus ou moins dans le même milieu, et se reproduisant toutes le long de la même frange rocheuse côtière, présentent de fortes différences au niveau de leurs systèmes sociaux et reproduc-

teurs (**tabl. 1**). Ces différences vont de l'absence de soins parentaux avec ponte pélagique de *Thalassoma pavo*, à la ponte démersale et aux soins parentaux particulièrement développés de *Symphodus ocellatus*. L'absence de soins parentaux avec ponte démersale de *Symphodus melanocercus* et le système mixte de *Symphodus tinca* (choix des femelles entre les soins parentaux ou la ponte démersale sans soins parentaux) apparaissent comme des intermédiaires à ces deux extrêmes.

Nous pensons que ces différences, présentées par des espèces phylogénétiquement proches, voire fort proches, devraient rendre particulièrement intéressante l'étude comparée des mécanismes sous-tendant les systèmes d'appariement de ces espèces.

2. ACQUISITION DES DONNEES DE BASE

2.1. ENREGISTREMENT DES DONNEES

Notre travail, qui s'étend sur les trois saisons de reproduction 1985, 1986 et 1987, a été effectué entièrement en plongée sous-marine au moyen d'un scaphandre autonome et a nécessité quelque 1032 plongées pour un total de 1350 heures passées sous l'eau.

L'enregistrement des données a été effectué sur un écritoire sous-marin dont la description se trouve chez LEJEUNE (1978) et VOSS (1981).

Nous avons également eu recours à la photographie sous-marine en utilisant un appareil Canon F1 et un flash Vivitar 283 dans un boîtier étanche Ikelite.

2.2. MARQUAGE ET CAPTURE DES POISSONS

2.2.a. Marquage des poissons

Afin de permettre un traitement statistique des données sur des individus différents, il était nécessaire de pouvoir reconnaître les poissons individuellement. Nous avons, pour cela, utilisé deux méthodes différentes : les marques naturelles et le tatouage.

Chaque fois que c'était possible, nous avons utilisé la présence de marques naturelles (taches colorées, cicatrices, mutilations, ...) pour identifier les poissons selon la méthode préconisée par MICHEL *et al.* (1983).

En l'absence de marques naturelles aisément identifiables ou quand nous avons à reconnaître un trop grand nombre de poissons, nous avons utilisé la méthode du marquage sous-cutané au bleu alcyan (colorant vital) selon la technique déjà utilisée par LEJEUNE (1985). Nous avons marqué ainsi près de 850 poissons au cours des saisons 1985, 1986 et 1987. Cette méthode n'engendre qu'un minimum de stress pour le poisson. En effet, les poissons sont capturés à la main en plongée sous-marine, marqués immédiatement après avoir été sortis de l'eau et relâchés sur les lieux mêmes de capture immédiatement après le marquage. Le marquage proprement dit s'effectue en introduisant une goutte de bleu alcyan en dessous de l'écaille à marquer, au moyen d'une seringue remplie du colorant et après avoir soulevé délicatement la partie arrière de cette écaille avec l'aiguille de la seringue (**photo 6**).

2.2b. Capture des poissons

Les méthodes de capture variant d'une espèce à l'autre, nous les présentons brièvement ci-dessous, espèce par espèce.

La capture de *Symphodus melanocercus* s'effectue au moyen d'un piège parallélépipédique affectant la forme d'une pyramide tronquée de 3 m de long, dont la grande base a 1.5 m de côté et la petite base 30 cm (fig. 7). Ce piège, constitué d'une armature métallique entourée d'un filet à mailles fines de couleur verte, est couché sur le fond et pourvu à sa plus petite extrémité d'une boîte amovible en plastique translucide. La méthode, décrite par WERNERUS (1985), consiste, avec l'aide de deux ou trois plongeurs, à diriger le poisson vers la grande extrémité du piège et à le faire entrer dans celui-ci. Il pourra alors être capturé, soit à l'épuisette, soit dans la boîte qui ferme l'extrémité du piège.

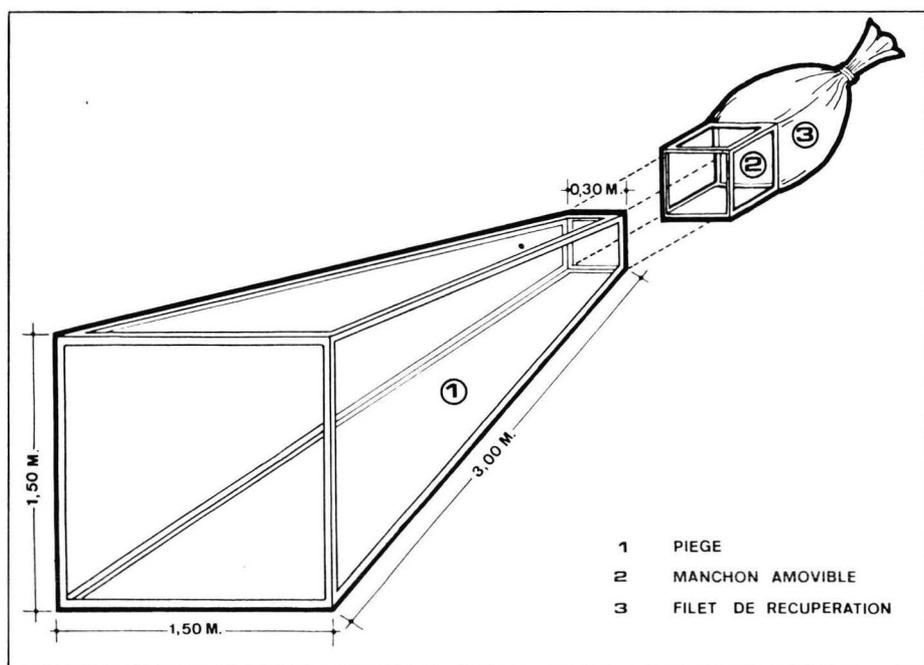


Fig. 7. Système de capture de *Symphodus melanocercus* — (L'ensemble est posé sur le fond).

Symphodus ocellatus et *Symphodus tinca*, par contre, se capturent assez aisément à l'épuisette en plongée. Malgré tout, la capture de *Symphodus tinca* nécessite parfois la collaboration de deux plongeurs.

Enfin, *Thalassoma pavo* se capture soit à l'épuisette, appâtée à l'oursin, soit à l'aide d'un petit filet manipulé par un plongeur selon la technique de LOUISY (communication personnelle). Ce filet, d'une longueur d'environ 1 m pour une hauteur de 40 cm, est maintenu déployé par deux baguettes verticales placées à ses deux petits côtés et est plombé pour obtenir une flottabilité négative (fig. 8). Il s'agit, pour le plongeur, de lâcher le filet déployé derrière le poisson poursuivi, et de dépasser le poisson par le dessus pour le rabattre dans le filet.

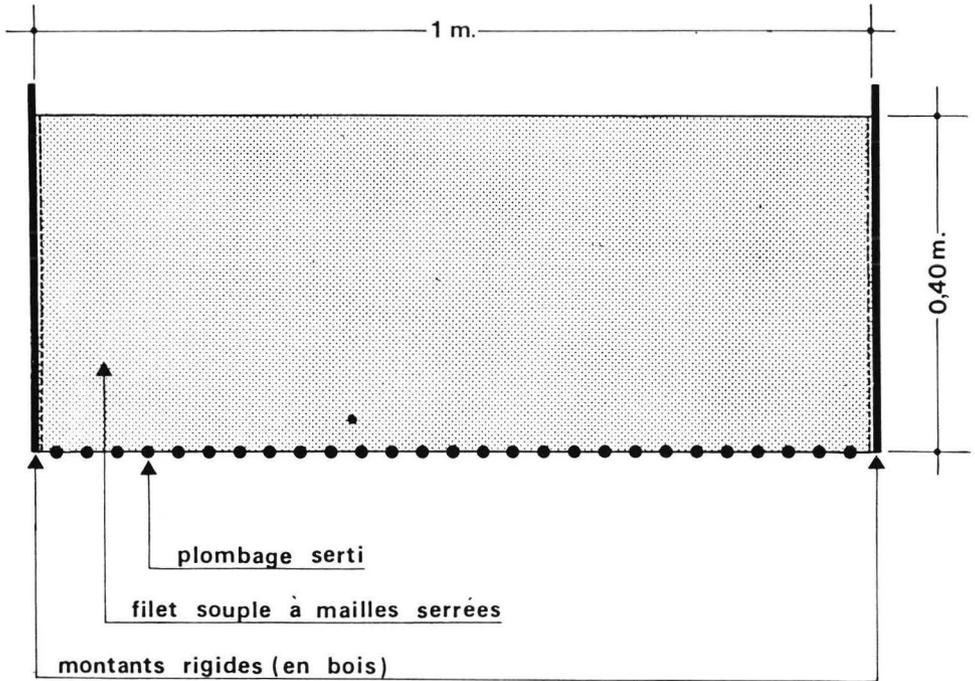


Fig. 8. Filet utilisé pour la capture de *Thalassoma pavo*.

2.3. MESURE DES DONNEES

2.3a. Le succès reproducteur

Le succès reproducteur d'un mâle, toujours basé sur le nombre de pontes par heure fécondées par ce mâle, a cependant été mesuré de manière légèrement différente suivant les espèces, qui présentent des systèmes reproducteurs différents (voir p. 152). Le **tableau 2** présente l'ensemble des paramètres retenus pour chaque espèce.

- FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
- FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation, ou nombre de visites de femelles par heure d'observation (espèces nidificatrices).
- FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
- TG/F = temps pendant lequel une femelle reste avec un mâle.
- CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par les mâles par heure d'observation.
- FEC/MIN.F = nombre de pontes fécondées par les mâles par minute d'observation ramené au temps réellement passé par ces mâles avec une femelle.
- FEM.PON/H = nombre de femelles pondant dans les nids par heure d'observation.

Ces paramètres ont tous été mesurés au cours de périodes d'observation de 10 min, effectuées à différents moments de la journée, ou lors de la période journalière d'activité sexuelle lorsque le comportement reproducteur de l'espèce considérée est cyclique (*Symphodus melanocercus* et *Thalassoma pavo*).

2.3b. Les paramètres physiques

Le **tableau 3** présente, pour chaque espèce, l'ensemble des paramètres au moyen desquels nous avons choisi de caractériser les mâles et leur territoire ou leur nid. Ces paramètres peuvent être classés en deux catégories (non exclusives) : la première regroupe des paramètres dont on a déjà pu constater l'importance lors de la reproduction : taille du mâle ou surface du territoire (voir chapitre I); la deuxième rassemble des paramètres essentiellement visuels comme la couleur des mâles ou la visibilité du nid. En effet, le sens qui semble prépondérant chez les labres est celui de la vue, les autres paraissant peu développés, comme l'odorat par exemple (RIDET et BAUCHOT, 1984; MICHEL, LEJEUNE et VOSS, 1987; MICHEL et VOSS, 1988).

Tous ces paramètres, sauf la longueur des mâles, ont été mesurés *in situ* en plongée sous-marine. Dans la liste qui suit, nous présentons, espèce par espèce, les méthodes de mesure appliquées à chaque paramètre.

Symphodus melanocercus :

- **Surface territoriale** : Suivant LEJEUNE (1985), nous avons mesuré les surfaces territoriales par l'ampleur des déplacements des mâles, et la position géographique des combats territoriaux. Les déplacements des individus suivis sont mesurés par rapport à des repères, naturels ou artificiels, reportés sur une carte.
- **Nature du substrat de pont** : Trois catégories, susceptibles de varier d'un territoire à l'autre, ont été définies (roche nue, roche à couverture algale, posidonies).
- **Inclinaison du substrat de pont** : Trois catégories ont à nouveau été retenues (horizontal ou s'en approchant, nettement oblique, vertical ou s'en approchant).
- **Profondeur du substrat de pont** : La profondeur à laquelle ont lieu les pontes a été mesurée avec un profondimètre à tube capillaire.
- **Longueur du mâle** : Mesurée hors de l'eau en « Longueur Standard » (LS), c'est-à-dire du bout du museau à la base de la queue.
- **Couleur du mâle** : Evaluée à l'œil et par photographie.
- **Intensité de la parade** : Mesurée par le temps que met un mâle à abandonner une femelle non réceptive.

Symphodus ocellatus :

- **Orientation du substrat** : Les nids étant pour la plupart construits dans une faille ou adossés à une paroi rocheuse, l'orientation de ce substrat a été mesurée à l'aide d'un compas (de 0° à 360°).
- **Largeur du substrat** : La largeur du substrat sur lequel est construit le nid a été mesurée à l'aide d'une règle graduée.
- **Profondeur** : La profondeur de construction du nid a été mesurée avec un profondimètre à tube capillaire.
- **Diamètre** : Le diamètre extérieur du nid a été mesuré à l'aide d'une règle graduée.
- **Exposition** : L'exposition du nid à la vue a été mesurée en tenant compte du nombre de faces du nid adossées à une paroi rocheuse (5 = nid totalement exposé, 4-3-2-1 = nid exposé par 4-3-2-1 faces, 0 = nid enfoncé dans une grotte ou une crevasse et presque totalement invisible) (**fig. 9**).
- **Longueur du mâle** : Mesurée hors de l'eau en « Longueur Standard » (LS), c'est-à-dire du bout du museau à la base de la queue.
- **Couleur du mâle** : Evaluée à l'œil et par photographie.
- **Intensité de la parade** : Mesurée par le temps que met un mâle à abandonner une femelle non réceptive.

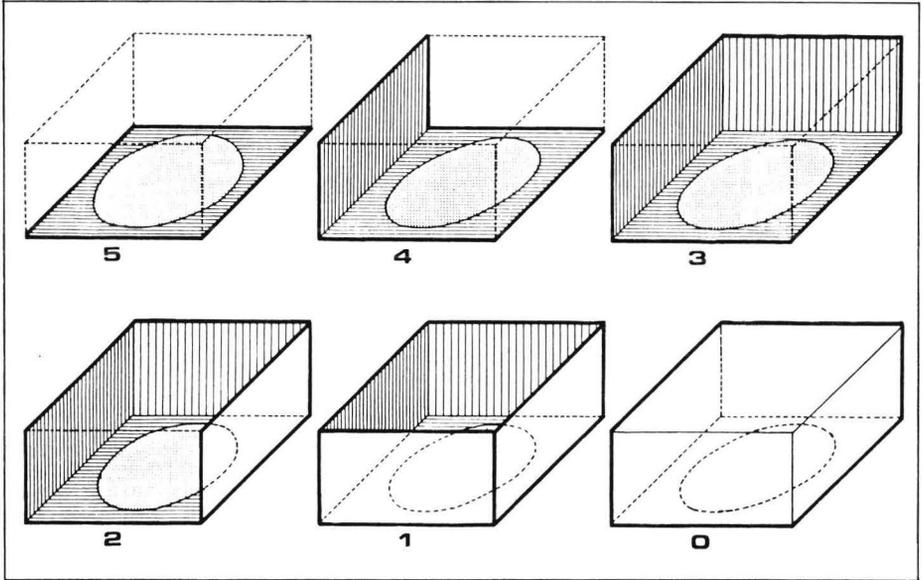


Fig. 9. Mesure de l'exposition à la vue des nids de *Symphodus ocellatus*.

Symphodus tinca :

- **Profondeur du nid** : La profondeur de construction du nid a été mesurée à l'aide d'un profondimètre à tube capillaire.
- **Longueur du mâle** : Mesurée hors de l'eau en « Longueur Standard » (LS), c'est-à-dire du bout du museau à la base de la queue.
- **Couleur du mâle** : Evaluée à l'œil et par photographie.
- **Intensité de la parade** : Mesurée par le temps que met un mâle à abandonner une femelle non réceptive.
- **Agressivité** : Mesurée par le nombre de fois qu'un mâle en chasse un autre, par heure d'observation.
- **Efficacité des soins parentaux** : Mesurée expérimentalement par la détermination du taux de survie des œufs dans le nid (voir partie expérimentale au paragraphe 3 ci-dessous).

Thalassoma pavo :

- **Surface territoriale** : Suivant LEJEUNE (1985), nous avons mesuré les surfaces territoriales par l'ampleur des déplacements des mâles et la position des combats territoriaux. Les déplacements des individus suivis sont mesurés par rapport à des repères, naturels ou artificiels, reportés sur une carte.
- **Position** : Renseigne sur la position des territoires par rapport aux courants orientés vers le large.
- **Profondeur** : La profondeur des sites de ponte a été mesurée à l'aide d'un profondimètre à tube capillaire.
- **Longueur du mâle** : Mesurée hors de l'eau en « Longueur Standard » (LS), c'est-à-dire du bout du museau à la base de la queue.
- **Intensité de la parade** : Mesurée par le temps que met un mâle à abandonner une femelle non réceptive.

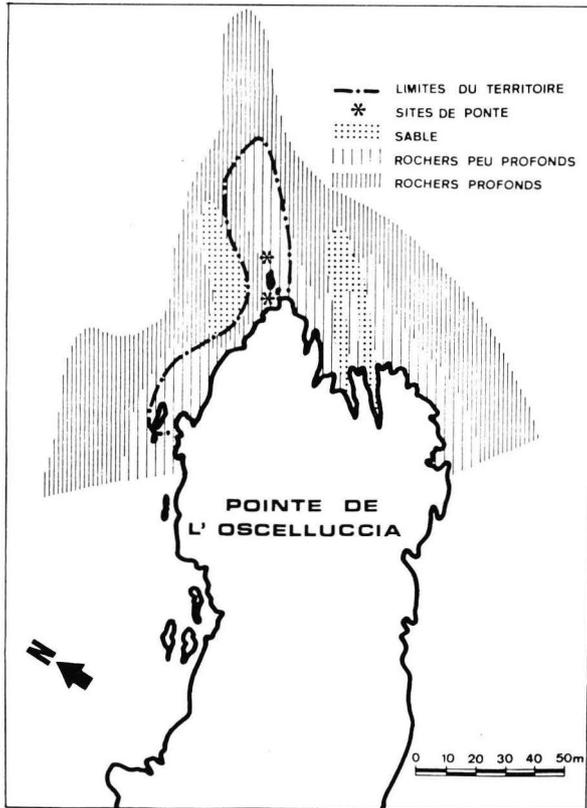


Fig. 10. Topographie des sites de ponte de *Thalassoma pavo*.

2.3c. Le comportement des femelles

Pour chaque espèce nous nous sommes attachés à l'étude du comportement des femelles, étant donné qu'elles sont supposées choisir leur partenaire de reproduction. En suivant et en observant les femelles dans tous leurs déplacements pendant une même plongée, nous avons pu répondre à des questions telles que : ces déplacements sont-ils orientés, ou encore, une même femelle retourne-t-elle toujours pondre aux mêmes endroits, ... ?

3. ACQUISITION DES DONNEES EXPERIMENTALES

Après avoir mesuré certaines caractéristiques du succès reproducteur des mâles, certaines caractéristiques morphologiques ou comportementales de ces mâles eux-mêmes, de leur nid et de leur territoire, et après avoir étudié le comportement des femelles, nous pouvons dégager de ces données de base une première hypothèse concernant la sélection sexuelle pour chaque espèce. Il s'agit maintenant d'essayer d'infirmer cette hypothèse par le biais de l'expérience.

Les expériences que nous avons réalisées sur les différentes espèces étudiées consistaient toutes à faire varier un paramètre (le paramètre testé) par rapport aux autres, restés invariables, afin de mesurer l'amplitude résultante du succès reproducteur des individus testés.

Toutes ces expériences ont été réalisées selon le schéma suivant :

- Mesure du succès reproducteur immédiatement avant l'expérience, durant une période variable suivant le paramètre testé, allant d'une demi-heure à plusieurs jours.
- Manipulation du paramètre.
- Mesure du succès reproducteur immédiatement après l'expérience durant une période identique.
- Réalisation parallèle d'une manipulation « à blanc » tenant lieu d'expérience test.

4. ANALYSE DES RESULTATS

Pour pouvoir comparer nos résultats entre eux, nous avons dû recourir à un certain nombre de tests. Ainsi que nous l'avons signalé dans l'introduction, nous avons volontairement limité le nombre de tests que nous avons utilisés. Nous avons opté pour cette limitation dans un souci de clarté et afin de pouvoir comparer plus rigoureusement les résultats de ces analyses. En nous basant sur les travaux de SCHWARTZ (1963) et de LEE et LEE (1982), nous présenterons successivement chacun des tests que nous avons utilisés et nous relèverons ses avantages, ses inconvénients et les raisons de notre choix.

4.1. COMPARAISON DE DEUX MOYENNES : LE TEST T DE STUDENT

Prenons l'exemple de la mesure du succès reproducteur des mâles d'une de nos espèces. Imaginons que le succès reproducteur moyen du mâle 1 soit m_1 et le succès reproducteur moyen du mâle 2 soit m_2 . Si m_1 et m_2 sont parfaitement identiques, alors on observe la relation :

$$m - m_2 = 0 \quad (1)$$

Dans la pratique, m_1 et m_2 ne sont pas parfaitement identiques, et la relation devient :

$$m_1 - m_2 = z \quad (2)$$

Le principe du test est de déterminer si la valeur z s'écarte suffisamment de zéro pour qu'on puisse considérer que m_1 est différent de m_2 ; ou plutôt de déterminer le pourcentage de chance qu'on a de se tromper en affirmant que m_1 est différent de m_2 . En général, on admet que la différence est significative quand la probabilité qu'on a de se tromper est inférieure ou égale à 5 %, soit $p \leq 0.05$. En supposant que les déviations standards s_1 et s_2 caractérisant les deux moyennes m_1 et m_2 sont semblables, le calcul de cette probabilité s'effectue de la façon suivante :

- en se basant sur s_1 et s_2 , on calcule la déviation standard s caractérisant l'ensemble des mesures :

$$s = \sqrt{[\sum(x_i - m_1)^2 + \sum(x_j - m_2)^2 / (n_1 - 1) + (n_2 - 1)]} \quad (3)$$

avec x_i et x_j respectivement les n_1 et n_2 mesures qui ont permis de calculer les moyennes m_1 et m_2

- la déviation standard ainsi obtenue permet de calculer l'erreur standard (SE) de la différence entre les moyennes : $|m_1 - m_2|$

$$SE = \sqrt{(s^2/n_1 + s^2/n_2)} \quad (4)$$

- on divise la valeur $|m_1 - m_2|$ par l'erreur standard SE calculée en (4), on obtient alors le nombre de variations d'erreur standard Δ

$$\Delta = |m_1 - m_2| / \sqrt{(s^2/n_1 + s^2/n_2)} \quad (5)$$

- enfin, on calcule le nombre de degrés de liberté (DDL) en effectuant :

$$DDL = (n_1 - 1) + (n_2 - 1) \quad (6)$$

- on cherche alors dans une table de t (FISHER et YATES, 1974) la probabilité correspondant au nombre de variations d'erreur standard et au nombre de degrés de liberté obtenus. Si cette probabilité est inférieure ou égale à 5 %, on considère que les moyennes m_1 et m_2 sont significativement différentes.

Nous avons choisi d'utiliser ce test t pour plusieurs raisons dont les plus importantes sont :

- sa simplicité, qui limite le nombre d'erreurs dues aux calculs;
- le fait qu'il autorise la comparaison de moyennes calculées à partir de petits échantillonnages;
- sa puissance d'analyse qui le classe parmi les tests les plus performants;
- son utilisation très répandue.

Ce test a cependant un inconvénient : il ne peut être utilisé que pour comparer deux moyennes. En effet, si l'on compare plus de deux moyennes, par exemple si l'on veut comparer les succès reproducteurs de quatre mâles au lieu de deux, il faudra effectuer le test six fois. Cela signifie que, si l'on admet un seuil significatif de 5 % pour chaque test, les chances de se tromper à l'issue des six tests seront de $0.05^6 = 0.265$, soit 26.5 % de chance d'arriver à une solution incorrecte. Bien sûr, on peut améliorer ce pourcentage en abaissant le seuil significatif, à 1 % par exemple. Mais dans ce cas, on court de grands risques de passer à côté d'une différence réelle. Chaque fois que nous avons eu à comparer plus de deux moyennes, nous avons donc utilisé un autre type de test : l'analyse de variance.

4.2. COMPARAISON DE PLUS DE DEUX MOYENNES : L'ANALYSE DE VARIANCE (TEST F)

Reprenons l'exemple de l'analyse du succès reproducteur des mâles d'une de nos espèces en considérant cette fois les mâles 1, 2 et 3. Leur succès reproducteur moyen sera donc respectivement m_1 , m_2 et m_3 . Le principe général du test est le même que pour le test précédent : il s'agit de déterminer le pourcentage de chance qu'on a de se tromper en affirmant que les moyennes diffèrent effectivement les unes des autres. On gardera le même seuil de probabilité que pour le test t, soit $p \leq 0.05$. Pour déterminer ce pourcentage, le test va comparer deux variances : la variance entre les moyennes (m_1 , m_2 et m_3) et la variance entre les mesures ayant permis de calculer chaque moyenne. Autrement dit, on va comparer la variabilité entre les colonnes (entre les mâles) avec la variabilité dans une même colonne (pour un même mâle). Si ce rapport est trop grand, cela signifiera que la variabilité est plus grande entre les colonnes qu'à l'intérieur d'une même colonne, c'est-à-dire que les mesures se ressemblent davantage dans une même colonne (pour un même mâle) que d'une colonne à l'autre (d'un mâle à l'autre).

Le calcul de cette probabilité s'effectue de la façon suivante :

a) variance entre les mesures caractérisant chaque mâle (variance de l'erreur sur les moyennes) :

- avec x_i , x_j et x_k chacune des n_1 , n_2 et n_3 mesures effectuées pour calculer les succès reproducteurs moyens m_1 , m_2 et m_3 , on calcule l'erreur sur chaque mesure en effectuant :

$$(x_i - m_1), (x_j - m_2) \text{ et } (x_k - m_3) \quad (7)$$

- on effectue ensuite la somme de ces erreurs (7) qu'on élève au carré :

$$\sum E = \sum (x_i - m_1)^2 + \sum (x_j - m_2)^2 + \sum (x_k - m_3)^2 \quad (8)$$

- puis, on calcule le nombre de degrés de libertés, avec N le nombre de séries de mesures (ou le nombre de colonnes, ici : le nombre de mâles) en effectuant :

$$DDL_e = (n_1 + n_2 + n_3) / N \quad (9)$$

- la variance de ces erreurs est calculée en effectuant le quotient (8) / (9) :

$$s^2E = \sum (x_i - m_1)^2 + \sum (x_j - m_2)^2 + \sum (x_k - m_3)^2 / DDL_e \quad (10)$$

b) variance entre les mâles (variance entre les moyennes) :

- on calcule la moyenne générale de toutes les mesures en effectuant :

$$m_G = (\sum x_i + \sum x_j + \sum x_k) / (n_1 + n_2 + n_3) \quad (11)$$

- on calcule l'erreur résiduelle entre le succès reproducteur moyen de chaque mâle et la moyenne générale calculée en (11) en effectuant :

$$E_{r1} = m_1 - m_G, E_{r2} = m_2 - m_G \text{ et } E_{r3} = m_3 - m_G \quad (12)$$

- on calcule le nombre de degrés de liberté intervenant dans le calcul de la variance des moyennes en effectuant :

$$DDL_m = N - 1 \quad (13) \quad \text{avec le N défini à l'équation (9)}$$

- on calcule la variance des moyennes en divisant la somme des carrés des erreurs résiduelles calculées en (12) par le nombre de degrés de liberté calculé en (13) :

$$s^2m = [(m_1 - m_G)^2 + (m_2 - m_G)^2 + (m_3 - m_G)^2] / (N - 1) \quad (14)$$

c) calcul de F :

- on effectue le quotient des variances (14) et (10) :

$$F = s^2_m / s^2_E \quad (15)$$

- on cherche alors dans une table de F (PEARSON et HARTLEY, 1962) la valeur de F correspondant aux deux degrés de liberté DDL_e (9) et DDL_m (13) et au risque 5 %. Si cette valeur de F est inférieure à la valeur de F obtenue en (15), c'est qu'il y a moins de 5 % de chance pour que les différences observées entre les moyennes soient dues au hasard; on considère alors que les moyennes sont significativement différentes.

Nous avons choisi d'utiliser ce test F (analyse de variance ou ANOVA) pour plusieurs raisons dont les plus importantes sont :

- la simplicité des calculs (quotient de deux variances) qui limite les sources potentielles d'erreur;
- le fait qu'il autorise la comparaison de plus de deux moyennes;
- sa puissance d'analyse, qui le classe parmi les tests de comparaison de plus de deux moyennes les plus performants;
- son utilisation très répandue.

L'inconvénient majeur de ce test est qu'il est moins performant que le test t précédemment décrit pour la comparaison de deux moyennes seulement. On court donc un risque accru de passer à côté d'une différence réelle en l'utilisant pour la comparaison de deux moyennes seulement. Nous avons donc opté pour la solution de choisir systématiquement le test t quand nous avons à comparer deux moyennes et de choisir systématiquement le test F quand nous avons plus de deux moyennes à comparer.

4.3. L'ANALYSE DE CORRELATION

Nous avons utilisé la méthode du coefficient de corrélation r de PEARSON chaque fois que nous avons eu à déterminer si deux paramètres étaient liés entre eux (de façon positive ou négative) ou non. Prenons l'exemple de la longueur des mâles (x) et de leur succès reproducteur (y) : les deux paramètres sont-ils liés ? Autrement dit, les mâles montrant un succès reproducteur croissant présentent-ils une longueur croissante (ou décroissante) ? Ou bien, n'y a-t-il aucune relation entre le succès reproducteur des mâles et leur taille (variation du succès reproducteur montré par les mâles indépendante de la variation des tailles) ? Un moyen simple de s'en rendre compte est de placer tous les couples de points (x,y) sur un graphique, mais l'évaluation de la liaison des deux paramètres reste subjective. Un moyen moins direct, mais non subjectif, est de calculer, sur base des valeurs de x et de y mesurées, un coefficient : le coefficient de corrélation r de PEARSON. Ce coefficient permettra de déterminer, par le biais d'une table statistique, le risque de se tromper qu'on encourt en affirmant qu'il existe, ou non, une corrélation entre les paramètres. Si nous reprenons notre exemple de la mesure de la longueur des mâles (x) et de la mesure de leur succès reproducteur (y), le coefficient r de PEARSON s'obtient en effectuant le quotient de la covariance des mesures x et y par le produit de l'erreur standard sur les mesures de x et de l'erreur standard sur les mesures de y. Le calcul s'effectue de la façon suivante :

- soit m_x , la longueur moyenne des mâles et x_i , les n_1 mesures ayant servi à déterminer cette moyenne soit m_y , le succès reproducteur moyen des mâles et y_i , les n_2 mesures ayant servi à déterminer cette moyenne,

soit n, le nombre de couples (x,y) (on a en principe $n = n_1 = n_2$),

on calcule la covariance de x et y en effectuant le quotient :

$$s_{xy} = \sum(x_i - m_x)(y_i - m_y) / n \quad (16)$$

- la déviation standard caractérisant les x_i valeurs ayant servi à déterminer la moyenne m_x est calculée en effectuant :

$$s_x = \sqrt{[\sum(x_i - m_x)^2 / n]} \quad (17)$$

- la déviation standard caractérisant les y_i valeurs ayant servi à déterminer la moyenne m_y est calculée en effectuant :

$$s_y = \sqrt{[\sum(y_i - m_y)^2 / n]} \quad (18)$$

- le coefficient de corrélation de PEARSON est alors obtenu en effectuant le quotient de l'équation (16) par le produit des équations (17) et (18) :

$$\begin{aligned} r &= s_{xy} / s_x \cdot s_y \\ &= [\sum(x_i - m_x)(y_i - m_y) / n] / [\sqrt{[\sum(x_i - m_x)^2 / n]} \cdot \sqrt{[\sum(y_i - m_y)^2 / n]}] \quad (19) \end{aligned}$$

- l'équation (19) peut se simplifier en :

$$r = \sum(x_i - m_x)(y_i - m_y) / \sqrt{[\sum(x_i - m_x)^2 \sum(y_i - m_y)^2]} \quad (20)$$

- à l'aide d'une table de coefficient r (FISHER et YATES, 1974), on détermine si le coefficient obtenu en (20) se situe dans les limites imposées par le seuil de signification de 5 % pour le nombre de couples (x,y) considéré (n). Par exemple, pour 10 couples (x,y) , le coefficient r de PEARSON pour lequel on n'a qu'une chance sur vingt de se tromper en affirmant que les deux paramètres sont liés est $r = 0.632$: il faut donc, pour dire que le succès reproducteur des mâles est lié à leur taille, que le coefficient calculé en (20) soit compris entre -0.632 (corrélacion négative) et $+0.632$ (corrélacion positive).

Le coefficient r est celui qui est universellement utilisé pour l'analyse de corrélation, mais il en existe d'autres : le coefficient de SPEARMAN et le coefficient de KENDALL, par exemple. Ces coefficients utilisent les positions relatives des données (qui sont donc rangées par rang ou par ordre) plutôt que la valeur réelle de ces données (comme c'est le cas pour nos propres données).

Notons que la mise en évidence d'une corrélation significative entre deux paramètres au moyen du coefficient de corrélation r de PEARSON ne signifie pas nécessairement qu'il y ait causalité. LEE et LEE (1982) prennent l'exemple de l'augmentation, au cours des dix dernières années, du nombre de postes de télévision en couleur et de la diminution, durant la même période, du nombre de baleines : l'une n'est bien sûr pas la cause de l'autre, même si l'on peut mettre en évidence une corrélation négative significative !

4.4. LES TESTS NON PARAMETRIQUES : TEST U DE MANN-WITHNEY ET TEST H DE KRUSKALL-WALLIS

Utilisant dans notre travail des données de la littérature, nous mentionnons à plusieurs reprises ces tests non paramétriques. Bien que ne les ayant pas utilisés nous-mêmes, nous avons pensé qu'il serait intéressant de les présenter en quelques mots.

Il arrive, pour des échantillonnages extrêmement faibles, que les variances caractérisant les moyennes à comparer ne soient pas semblables ou que la distribution des valeurs ne suive pas la loi normale. Dans ces conditions, les tests que nous avons présentés (test t de STUDENT et test F d'analyse de variance) ne peuvent pas être appliqués. On utilise alors des tests non paramétriques (c'est-à-dire n'exigeant aucune condition préalable des lois de probabilité des variables considérées) dont les plus courants sont le test U de MANN-WITHNEY et le test H de KRUSKALL-WALLIS.

Pour les mêmes raisons que celles présentées dans le cas des tests t et F, le test U s'utilise pour comparer deux moyennes seulement tandis qu'on utilise le test H quand on a à comparer plus de deux moyennes.

4.5. CONCLUSIONS

Nous venons d'exposer les méthodes d'analyse statistique que nous avons utilisées au cours de notre travail. Nous avons vu qu'il était préférable d'utiliser le test t de STUDENT pour comparer deux moyennes et le test F (analyse de variance) pour comparer plus de deux moyennes. Nous avons également vu comment établir une éventuelle corrélation entre deux paramètres. Enfin, nous avons terminé en présentant deux tests non paramétriques : le test U de MANN-WITHNEY et le test H de KRUSKAL-WALLIS à utiliser respectivement à la place du test t et du test F quand les conditions d'application requises par ces tests ne sont pas réunies.

Il est bien évident que tous ces tests ne furent pas effectués « à la main ». Pour analyser nos données, nous avons utilisé un ordinateur Macintosh™ Plus (1000 Ko) et l'application de programme statistique « StatView™ » de BrainPower, Inc. (©1985 D. FELDMAN et J. GAGNON).

5. CONCLUSIONS

Dans ce chapitre, nous avons défini successivement les trois étapes de notre démarche scientifique ainsi que nos méthodes d'analyse.

Dans une première partie, nous avons découvert notre zone de travail et nous nous sommes familiarisés avec les systèmes sociaux et reproducteurs des espèces étudiées.

Dans la seconde partie, nous nous sommes intéressés à nos méthodes générales de travail et à l'acquisition des données de base (enregistrement des données, capture et marquage des poissons, mesure du succès reproducteur).

Dans la troisième partie, nous avons brièvement exposé notre démarche expérimentale, chaque expérience devant être décrite en détail ultérieurement.

Enfin, nous avons présenté les différents tests qui nous ont permis d'analyser statistiquement nos résultats (test t de STUDENT, test F d'analyse de variance, test U de MANN-WITNEY, test H de KRUSKAL-WALLIS, analyse de corrélation).

Les chapitres suivants seront consacrés à l'exposé de nos résultats.

CHAPITRE III

Symphodus ocellatus

Comme pour chacune des autres espèces que nous avons étudiées, nous avons suivi, au cours de notre étude du système d'appariement de *Symphodus ocellatus*, trois étapes successives. La première de ces trois étapes, qui consistait à nous familiariser avec le système d'appariement de *Symphodus ocellatus*, a été présentée au chapitre II. Les deux étapes suivantes font l'objet des deux premières parties de ce chapitre, qui en comportera trois.

- Dans la première partie de ce chapitre, nous nous intéresserons d'abord au succès reproducteur des mâles, ensuite aux paramètres que nous avons utilisés pour caractériser ces mâles, le site qu'ils défendent ainsi que leur nid (*Symphodus ocellatus* est une espèce nidificatrice, voir chapitre II) et enfin au comportement des femelles. A l'issue de cette première partie, nous proposerons un système d'appariement compatible avec ces résultats.
- Dans la deuxième partie de ce chapitre, nous testerons ce système d'appariement par la voie de l'expérimentation. Nous présenterons successivement les méthodes suivies pour chaque expérience, les différentes solutions possibles et les résultats obtenus.
- Dans la troisième partie de ce chapitre, enfin, nous discuterons sommairement de l'ensemble de ces résultats et de leur interprétation. Nous verrons s'il y a lieu ou non de modifier notre hypothèse en fonction des résultats de nos expériences.

1. SUCCES REPRODUCTEUR - PARAMETRES - COMPORTEMENT DES FEMELLES

1.1. MESURE DU SUCCES REPRODUCTEUR

1.1.a. Résultats globaux

Si d'importantes différences de succès reproducteur apparaissaient entre les mâles, elles pourraient être l'indice de l'existence du choix du partenaire de reproduction chez *Symphodus ocellatus*. Pour caractériser ce succès reproducteur, nous avons mesuré le nombre de pontes fécondées par chaque mâle au cours d'une heure d'observation. Pour affiner quelque peu cette mesure, nous avons également tenu compte du nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation. LEJEUNE (1985) signale une forte corrélation entre le nombre de petits mâles (satellites et parasites)* gravitant autour des nids et le nombre de femelles visitant ceux-ci ($R^2 = 0.91$). Nous avons donc également mesuré le nombre de petits mâles se trouvant autour de chacun des nids étudiés.

Le **tableau 4** présente les résultats bruts obtenus lors de la mesure d'une quarantaine de mâles nidificateurs. On constate sur ce tableau l'existence de fortes différences de succès reproducteur puisque le nombre de pontes fécondées par chaque mâle va de 0 ponte par heure d'observation à 156 pontes par heure d'observation. De même, le nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation varie de 0 femelle à 84 femelles. Enfin, le nombre de mâles satellites et parasites se trouvant autour du nid va de 0 mâle à 13 mâles. Les moyennes de ces mesures sont données par le **tableau 5**.

Le **tableau 6** et la **figure 11** montrent qu'il existe en outre une bonne corrélation entre le nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur et le nombre de femelles qui entrent dans son nid par heure d'observation (Coefficient de Corrélation $r = 0.71$, $p \leq 0.0001$ par ANOVA).

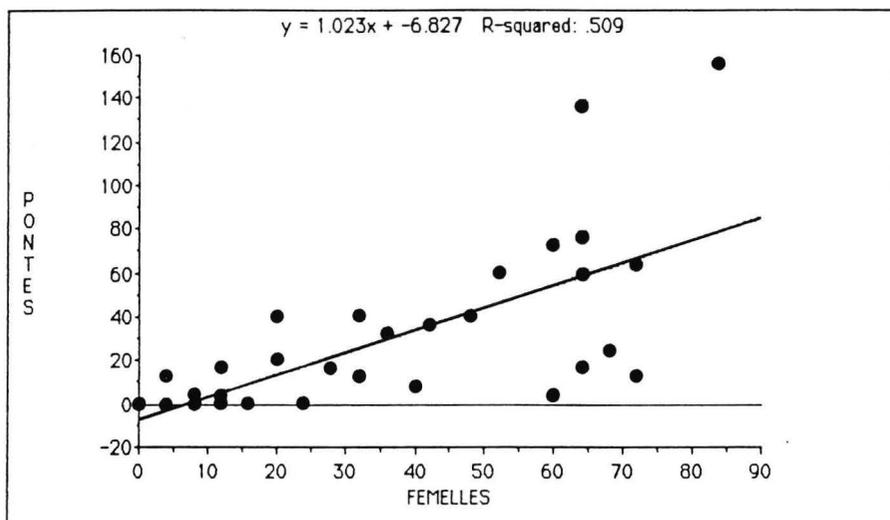


Fig. 11. *Symphodus ocellatus*. Corrélation entre le nombre de pontes effectuées dans un nid et le nombre de femelles qui le visitent.

La corrélation mise en évidence par LEJEUNE (1985) est confirmée par nos propres données qui montrent une corrélation significative entre le nombre de femelles entrant dans les nids par heure d'observation et le nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour de celui-ci ($p \leq 0.0001$ par ANOVA). De même, nous trouvons une corrélation significative entre le nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur par heure d'observation et le nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid ($0.01 < p \leq 0.025$ par ANOVA).

Nous basant sur ces données et celles de LEJEUNE (1985), nous avons décidé d'utiliser cette corrélation pour mesurer rapidement le succès reproducteur des mâles nidificateurs, en comptant le nombre de mâles parasites et satellites se trouvant autour du nid. En effet, cette méthode nous permettait de traiter un plus grand nombre de mâles lors de la mesure des paramètres que nous avons utilisés pour caractériser les mâles et leur nid.

En analysant le succès reproducteur en fonction du nombre de mâles satellites et parasites, nous avons déterminé trois classes : la classe « 0 satellite » dans laquelle se retrouvent tous les mâles nidificateurs qui n'ont aucun mâle satellite ou parasite à proximité, la classe « 1-3 satellites » regroupe les mâles entourés de quelques satellites seulement et la classe « > 3 satellites » qui regroupe tous les mâles entourés de nombreux satellites et parasites (quatre et plus). Les **tableaux 7 et 8** montrent que ce découpage regroupe bien les mâles nidificateurs en classes de succès reproducteurs différents.

Le **tableau 7** indique le nombre moyen de femelles visitant les nids par heure d'observation pour chaque classe. Les différences constatées entre les classes sont significatives par ANOVA ($p \leq 0.0001$).

Le **tableau 8** indique le nombre moyen de pontes fécondées par heure d'observation par les mâles de chaque classe. De nouveau, les différences constatées sont significatives par ANOVA ($0.01 < p \leq 0.025$).

RESUME III.1 : Nous avons constaté qu'il existait de fortes différences de succès reproducteur entre les mâles. Ces différences se retrouvent au niveau du nombre de pontes fécondées par ces mâles ainsi qu'au niveau du nombre de femelles visitant ces mâles par heure d'observation. De plus, ce sont apparemment les mâles les plus visités par les femelles qui obtiennent le plus de pontes (corrélation significative entre le nombre de pontes fécondées et le nombre de visites de femelles, par ANOVA).

Enfin, nous avons rangé les mâles par classe sociale (donc par classe de taille : voir chapitre II, voir p. 152) en « mâles nidificateurs » (taille comprise entre 70 et 75 mm), « mâles satellites » (taille comprise entre 60 et 65 mm) et « mâles parasites » (taille comprise entre 57 et 60 mm). Suivant la méthodologie de WARNER et LEJEUNE (1985), le succès reproducteur de chaque classe a été déterminé en « partageant » chaque ponte effectuée dans les nids entre les mâles fécondant cette ponte. Par exemple, une ponte fécondée par le mâle nidificateur, un mâle satellite et trois mâles parasites se répartit en 1/5e pour le mâle nidificateur, 1/5e pour le mâle satellite et 1/5e pour chacun des mâles parasites. En additionnant les fractions obtenues par les mâles des différentes classes, on obtient le succès reproducteur moyen de chaque classe.

Le succès reproducteur moyen des mâles de chaque classe, exprimé en nombre de pontes fécondées par heure d'observation, se répartit comme suit : 41.3 FEC/H pour la classe des mâles nidificateurs, 11.6 FEC/H pour la classe des mâles satellites et 5.7 FEC/H pour la classe des mâles parasites. Toutes les différences sont significatives par ANOVA ($p \leq 0.0001$; $n = 101$ pontes).

Si l'on tient compte des mâles nidificateurs qui ne sont pas en phase d'activité sexuelle (soit parce qu'ils construisent un nid, soit parce qu'ils ventilent leurs œufs, soit parce qu'ils sont entre deux cycles de nidification), les données montrent la même progression que celle que nous venons de montrer : 0.02 ± 0.01 FEC/MIN pour la classe des mâles parasites, 0.08 ± 0.02 FEC/MIN pour la classe des mâles satellites et 0.17 ± 0.10 FEC/MIN pour la classe des mâles nidificateurs. Cependant, ces différences n'atteignent pas le seuil significatif par test de Kruskal-Wallis ($H = 2.16$, $p > 0.70$) (WARNER et LEJEUNE, 1985).

RESUME III.2 : Si l'on ne tient pas compte des périodes d'inactivité sexuelle, le succès reproducteur (FEC/H) varie significativement entre les classes sociales.

1.1b. Changements naturels de succès reproducteur

La mesure du succès reproducteur effectuée au paragraphe précédent semble compatible avec l'existence d'un choix du partenaire de reproduction qui serait effectué par les femelles. Si ce choix existe, il peut être orienté en fonction d'une qualité propre du mâle ou en fonction d'une qualité de son nid ou du site qu'il défend ou encore d'une combinaison de caractères (voir chapitre I, p. 137). Si ce choix existe et est fonction d'une qualité intrinsèque du mâle, un même mâle devrait obtenir le même succès reproducteur quel que soit le site sur lequel il construit son nid. Par contre, si ce choix hypothétique est orienté par une qualité du site, des mâles différents se succédant sur un même site devront présenter le même succès reproducteur. Dans cette même optique, un même mâle doit présenter le même succès reproducteur tout au long d'un même cycle.

Dans ce paragraphe-ci, le succès reproducteur des mâles sera exprimé en fonction du nombre de mâles satellites et parasites se trouvant autour du nid. Nous avons souvent pu suivre nos mâles marqués tout au long de la saison de reproduction. Nous avons ainsi pu mesurer à 13 reprises des mâles effectuant un cycle de nidification complet successivement à deux endroits différents. Nous avons pu constater que 69 % des mâles mesurés (soit plus de deux mâles sur trois) changent de succès reproducteur en changeant de site (**tabl. 9**). Ces changements concernent aussi bien des augmentations de succès reproducteur que des diminutions puisque nous constatons au **tableau 10** que 55.5 % des mâles dont le succès reproducteur varie passent d'un succès reproducteur faible à un succès reproducteur plus élevé tandis que les 45.5 % restants passent d'un succès reproducteur élevé à un succès reproducteur plus faible.

Parallèlement, nous avons mesuré sur dix sites de notre zone de travail plusieurs mâles différents s'y succédant. Une fois sur deux, le succès reproducteur des mâles occupant successivement un même site change de catégorie (**tabl. 9**). De nouveau, ces changements se font aussi bien dans le sens d'une augmentation du succès reproducteur que d'une diminution de ce succès puisque sur 60 % des sites le deuxième mâle présente un succès reproducteur plus élevé que le premier, tandis que les autres sites montrent la situation inverse (**tabl. 10**).

Enfin, nous avons mesuré le succès reproducteur de 76 mâles, jour après jour tout au long d'un même cycle de nidification. Nous avons constaté que ces mâles peuvent changer de succès reproducteur au cours du même cycle puisque 70 % des mâles mesurés n'acquièrent un succès reproducteur élevé qu'après une moyenne de 2.1 jours d'activité sexuelle sans aucun succès (écart-type = 1.6, min. = 1 jour, max. = 9 jours). Notons que cette moyenne est pratiquement égale à la durée moyenne de la phase d'activité sexuelle qui est de 2.3 jours \pm 1.2 (LEJEUNE, 1985).

RESUME III.3 : Deux mâles sur trois changent de succès reproducteur en changeant de site de nidification tandis que deux mâles occupant successivement un même site changent de succès une fois sur deux. 70 % des mâles changent de succès au cours d'un même cycle de nidification.

1.1.c. Evolution spatio-temporelle du succès reproducteur.

Suite aux constatations récapitulées dans les résumés III.1, III.2 et III.3 nous avons voulu caractériser spatialement et temporellement le succès reproducteur dans notre zone de travail. Dans un premier temps, nous avons comparé les environnements des nids présentant un succès reproducteur élevé et des nids montrant un succès reproducteur faible. Nous avons déterminé 10 zones de 5 m de rayon centrées sur 5 nids présentant un succès élevé (4 satellites et plus) et sur 5 nids présentant un succès reproducteur faible ou moyen (3 satellites maximum). Dans ces zones, nous avons compté, d'une part, le nombre total de nids et, d'autre part, le nombre de nids à succès élevé (4 satellites et plus).

Les résultats de ces mesures sont analysés au **tableau 11**. Nous y constatons significativement plus de nids dans l'environnement immédiat d'un nid présentant un succès élevé que dans l'environnement d'un nid présentant un succès faible ($p \leq 0.01$ par test t de STUDENT). De même, nous voyons qu'il y a significativement plus de nids à succès élevé autour des nids montrant un succès élevé qu'autour des nids montrant un succès faible ($p \leq 0.01$ par test t de STUDENT).

Ensuite, nous avons divisé notre zone de travail en 8 secteurs de surface à peu près égale et qui respectent le découpage naturel du site (voir **fig. 12**). De même, nous avons subdivisé la saison de reproduction en 7 périodes de 6 jours (soit un peu moins que la durée moyenne d'un cycle de nidification qui est de 7.8 jours \pm 2.7, LEJEUNE, 1985). Pour chaque combinaison secteur/période, nous avons mesuré le succès reproducteur moyen (exprimé en fonction du nombre moyen de mâles satellites et parasites par nid). Le **tableau 12** ainsi que les **figures 13 et 14** donnent le résultat de ces mesures. Nous avons ensuite comparé les secteurs entre eux et les périodes entre elles afin de déterminer si des différences significatives pouvaient être mises en évidence.

Nous constatons au **tableau 13** que l'analyse par secteur ne détecte aucune différence significative du succès reproducteur ($p = 0.72$, par ANOVA). Par contre, l'analyse par période semble juste atteindre le seuil significatif de 0.05 ($p = 0.04$ par ANOVA). Cependant, un test de TUKEY appliqué a posteriori sur cette analyse montre au **tableau 13** qu'en fait seule la première période est significativement différente des autres qui sont toutes semblables entre elles. Cette différence ne reflète donc que le faible taux d'activité des tout premiers jours de la saison de reproduction (notre première période commence le jour de l'apparition des premiers nids).

RESUME III.4 : L'analyse spatio-temporelle du succès reproducteur montre 1) qu'il y a, d'une part, plus de nids et, d'autre part, plus de nids à succès élevé autour des nids à succès élevé qu'autour des nids à faible succès; 2) que le succès reproducteur se répartit uniformément entre les secteurs de notre zone de travail et entre les périodes de la saison de reproduction.

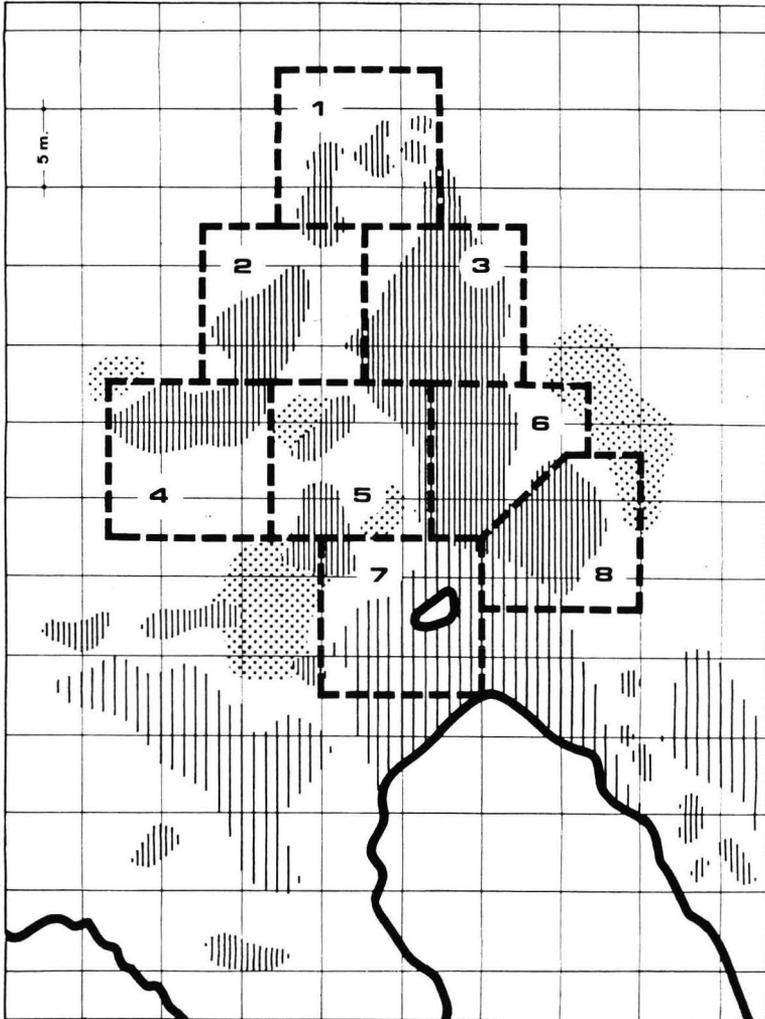


Fig. 12. *Symphodus ocellatus*. Découpage de la zone de travail en huit secteurs.

SUCCES REPRODUCTEUR MOYEN PAR SECTEUR

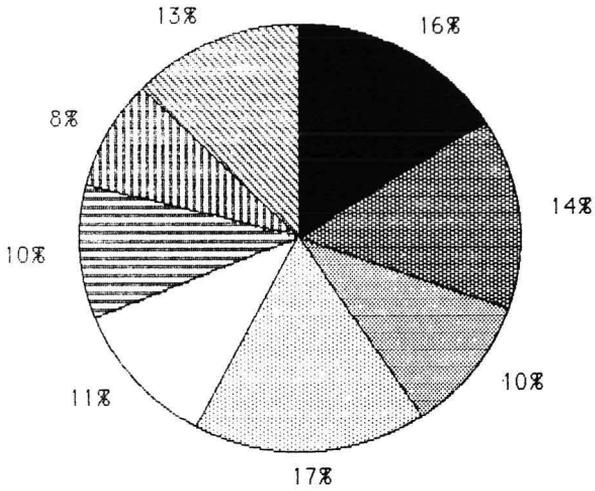


Fig. 13. *Symphodus ocellatus*. Répartition du succès reproducteur global de la saison de reproduction entre les 8 secteurs de la zone de travail. Les différences de succès reproducteur entre les secteurs sont non significatives par ANOVA.

SUCCES REPRODUCTEUR PAR PERIODE

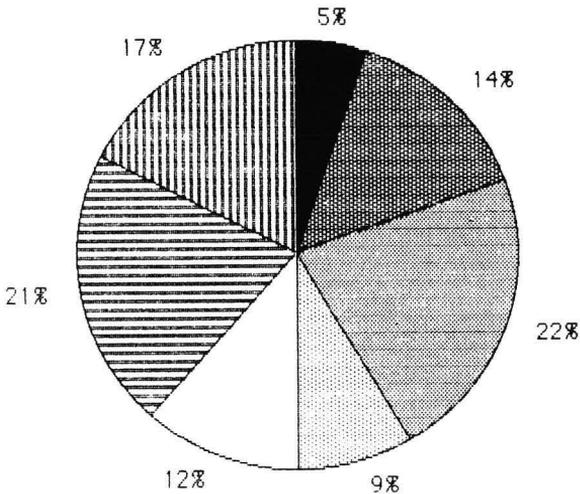


Fig. 14. *Symphodus ocellatus*. Répartition du succès reproducteur global de la zone de travail entre les 7 périodes de la saison de reproduction. Seule la première période est significativement inférieure aux six autres qui sont toutes semblables entre elles par ANOVA.

1.2. MESURE DES PARAMETRES CARACTERISANT LES MALES, LES SITES ET LES NIDS

En mesurant le plus grand nombre possible de paramètres caractérisant les mâles ainsi que les sites et les nids qu'ils défendent, nous avons voulu voir si l'un d'eux pouvait être corrélé au succès reproducteur des mâles. Comme pour les autres espèces que nous avons étudiées, nous avons orienté notre choix sur des paramètres essentiellement visuels (sens qui semble prépondérant chez les labridés, BAUCHOT, 1984; MICHEL, LEJEUNE et VOSS, 1987; MICHEL et VOSS, 1988).

1.2a. Les mâles

Pour caractériser les mâles, nous avons choisi trois paramètres : leur taille, leurs patrons de coloration et leurs patrons comportementaux (voir chapitre II, page 160).

Les **tableaux 14 et 15** donnent les résultats de nos mesures exprimés en fonction du succès reproducteur (nombre de satellites et de parasites). **La taille moyenne des mâles** que nous avons mesurés est, en 1985, de $74.6 \text{ mm} \pm 2.9 \text{ mm}$ (min. = 69 mm, max. = 82 mm, $n = 85$). Sur le **tableau 14** nous constatons qu'il n'y a pas de différence de taille significative entre les trois classes de succès reproducteur définies au **tableau 8** ($0.10 < p \leq 0.25$ par ANOVA). Nous avons déterminé quatre combinaisons formant quatre **patrons de coloration** différents suivant la teinte générale du corps (tirant sur le vert ou tirant sur le jaune) et la teinte de l'ocelle operculaire (orange-vert ou bleu). La combinaison la plus couramment rencontrée est la robe à dominante verte associée à l'ocelle orange-vert (69.5 % des mâles). Ensuite vient la robe à dominante jaune avec ocelle orange-vert (18.1 % des mâles). Puis c'est la robe à dominante jaune avec ocelle bleue (7.6 % des mâles). Enfin, la combinaison la plus rare est la robe à dominante verte avec ocelle bleue (4.8 % des mâles, soit 5 mâles sur 105). Le **tableau 15** montre que les patrons de coloration que nous avons déterminés se répartissent uniformément entre les classes de taille ($0.05 < p \leq 0.10$ par ANOVA). En ce qui concerne notre analyse des **patrons comportementaux** montrés par les mâles nidificateurs, nous avons constaté que les mâles qui paraissent le plus étaient ceux qui avaient le moins de succès reproducteur. Nous avons même souvent vu ces mâles, lorsqu'une femelle passe à proximité de leur nid, simuler la fécondation de pontes dans leur nid. Par contre, les mâles qui montrent un succès reproducteur élevé paraissent peu, voire pas du tout dans certains cas extrêmes. Le comportement de ces mâles se limite alors à féconder les pontes des femelles qui se présentent spontanément au nid, souvent en groupes de deux ou trois femelles, et à chasser les mâles satellites et parasites.

RESUME III.5 : Aucun des trois paramètres utilisés pour caractériser les mâles ne semble varier entre les catégories de succès (taille et couleur des mâles). Le comportement des mâles varie mais ne semble pas déterminer leur succès reproducteur, les femelles se présentent spontanément au nid des mâles qui montrent le succès reproducteur le plus élevé.

1.2b. Les nids

Comme pour les mâles, nous avons utilisé trois paramètres pour caractériser les nids construits par ces mâles. Nous avons mesuré la profondeur à laquelle étaient construits les nids, le diamètre de chaque nid et l'exposition du nid à la vue, que nous

avons estimée sur une échelle de visibilité de 0 à 5 (voir chapitre II, p. 160 et **fig. 9**). Les **tableaux 16, 17 et 18** donnent les résultats de nos mesures exprimés en fonction du succès reproducteur des mâles (nombre de mâles satellites et parasites) selon les trois catégories définies au **tableau 8**. La **profondeur moyenne** à laquelle les mâles construisent leur nid est de $7.1 \text{ m} \pm 2.0 \text{ m}$ (min. = 2.5 m; max. = 10.5 m; n = 128) en 1985 dans notre zone de travail. Le **tableau 16** montre qu'aucune différence significative ne peut être constatée entre les différentes catégories de succès reproducteur ($p > 0.25$ par ANOVA). Le **diamètre moyen des nids** mesurés en 1985 dans notre zone de travail est de $163 \text{ mm} \pm 34 \text{ mm}$ (min. = 100 mm; max. = 240 mm; n = 128). Sur le **tableau 17**, on constate qu'il n'y a pas de différence significative entre les trois catégories de succès ($0.10 < p \leq 0.25$ par ANOVA). L'**exposition des nids** à la vue montre que ces nids sont en moyenne visibles de trois côtés à la fois puisque la moyenne des mesures effectuées en 1985 donne une exposition de 3.1 ± 1.2 faces (min. = 0; max. = 5; n = 78, sur une échelle de 0 à 5). On constate sur le **tableau 18** qu'une analyse de variance ne détecte aucune différence significative entre les trois catégories de succès ($p > 0.25$).

RESUME III.6 : Aucun des paramètres mesurés caractérisant les nids (profondeur de construction, diamètre, visibilité) ne varie significativement avec le succès reproducteur des mâles (par ANOVA).

1.2.c. Les sites

Nous avons de nouveau utilisé trois paramètres pour caractériser les sites sur lesquels sont construits les nids. Nous avons mesuré l'inclinaison du substrat sous-jacent par rapport à l'horizontale, la largeur de ce substrat ainsi que l'orientation du nid (pour les nids construits dans une faille ou adossés à une ou plusieurs parois rocheuses).

Les **tableaux 19, 20 et 21** donnent les résultats de nos mesures en fonction du succès reproducteur des mâles classés selon les trois catégories de succès définies au **tableau 8**. L'**inclinaison du substrat** sur lequel est construit le nid est donnée par le **tableau 19**. L'inclinaison moyenne, pour l'année 1985, est de $26.4^\circ \pm 27.9^\circ$ par rapport à l'horizontale (min. = 0° ; max. = 90° ; n = 70). On constate sur le **tableau 19** qu'il n'y a pas de différence significative de l'inclinaison de ce substrat en fonction du succès reproducteur des mâles ($0.05 < p \leq 0.10$ par ANOVA). La **largeur du substrat** sous-jacent est donnée par le **tableau 20**. La moyenne des mesures effectuées en 1985 indique une largeur de $137 \text{ mm} \pm 67 \text{ mm}$ dans notre zone de travail (min. = 70 mm; max. = 340 mm; n = 95). On constate sur le **tableau 20** qu'il n'y a pas de différence significatives de la largeur du substrat entre les trois catégories de succès ($p > 0.25$). L'**orientation du nid**, exprimée en degrés par rapport au Nord-Est, est donnée au **tableau 21**. En 1985, l'orientation moyenne des nids dans notre zone de travail est de $201.4^\circ \pm 17.6^\circ$ (min. = 0° ; max. = 355° ; n = 122). Sur le **tableau 21** on constate qu'il n'y a pas de différence significative de ce paramètre entre les catégories de succès ($0.10 < p \leq 0.25$ par ANOVA).

RESUME III.7. : Aucun des paramètres mesurés caractérisant les sites sur lesquels sont construits les nids ne varie de façon significative par ANOVA (inclinaison, largeur et orientation du substrat).

1.3. COMPORTEMENT DES FEMELLES

Dans les paragraphes précédents, nous avons successivement exposé nos résultats concernant le succès reproducteur des mâles (résumés III.1 à III.4) et les paramètres par lesquels nous avons caractérisé ces mâles (résumé III.5), leur nid (résumé III.6) et le site qu'ils défendent (résumé III.7). Nous abordons maintenant les résultats que nous avons obtenus lors de notre étude du comportement des femelles. Nous dirigerons notre attention sur leurs possibilités d'investigation, les sites de pontes qu'elles visitent durant la journée et les sites de pontes qu'elles visitent successivement d'un jour à l'autre.

1.3a. Possibilités d'investigation

Avant de discuter de l'existence ou de l'absence d'un choix du partenaire de reproduction effectué par les femelles, il est primordial de savoir si ces femelles ont la possibilité physique d'effectuer ce choix. Pour cela, nous devons déterminer si les distances couramment parcourues par les femelles de *Symphodus ocellatus* leur permettent, le cas échéant, de passer en revue un nombre suffisant de mâles différents.

En suivant des femelles pendant des périodes de 10 à 15 minutes, nous avons pu constater que celles-ci parcouraient des distances largement suffisantes pour leur permettre de visiter tous les mâles de notre zone de travail (jusqu'à 100 m parcourus en quelques minutes). Trois exemples sont donnés par la **figure 15**. Après avoir pondu au centre de notre zone de travail, ces femelles se sont dirigées plus ou moins directement vers des zones où elles ont commencé à se nourrir (distances relevées : 45 m, 80 m et 100 m).

1.3b. Fidélité à un site de ponte

TABORSKY, HUDDE et WIRTZ (1987) signalent que les femelles paraissent fidèles à un site de ponte durant la même journée (rarement à deux sites). En suivant des femelles marquées, nous avons pu constater les faits suivants :

- 1) Les femelles semblent effectivement fidèles à un ou des sites de ponte durant une même journée. En effet, 100 % des femelles suivies visitent régulièrement et successivement le ou les mêmes sites (de 1 à 3).
- 2) Lors des trajets qu'elles effectuent entre les nids qu'elles visitent, ces femelles passent régulièrement à proximité d'autres nids auxquels elles semblent ne prêter aucune attention.
- 3) Cette fidélité au site de ponte s'étend même sur plusieurs jours puisque 74 % des femelles suivies sont fidèles au même site de ponte 2.6 ± 0.6 jours en moyenne (min. = 2 jours; max. = 8 jours; n = 19). En fait, les femelles semblent fidèles à un site de ponte tant que le mâle qui le défend est en phase d'activité sexuelle puisque la durée moyenne de cette phase est de 2.3 ± 1.2 jours (LEJEUNE, 1985) (pour les différentes phases des cycles de nidification, voir chapitre II, p. 153).
- 4) Nous avons constaté que les femelles semblent vouloir éviter le contact avec les mâles parasites et satellites, au point de parfois faire demi-tour devant la ruée de ces mâles lors de leur approche et cela avant même d'aborder le nid. Nous avons observé que ces femelles pouvaient alors déposer une ponte dans un nid voisin de « leur » nid. Cette tendance montrée par les femelles pourrait notamment signifier que la présence des mâles satellites et des mâles parasites autour des nids est la conséquence de la présence des femelles autour de ces nids et non sa cause (voir les corrélations mises en évidence, cf. p. 170 et suivantes).

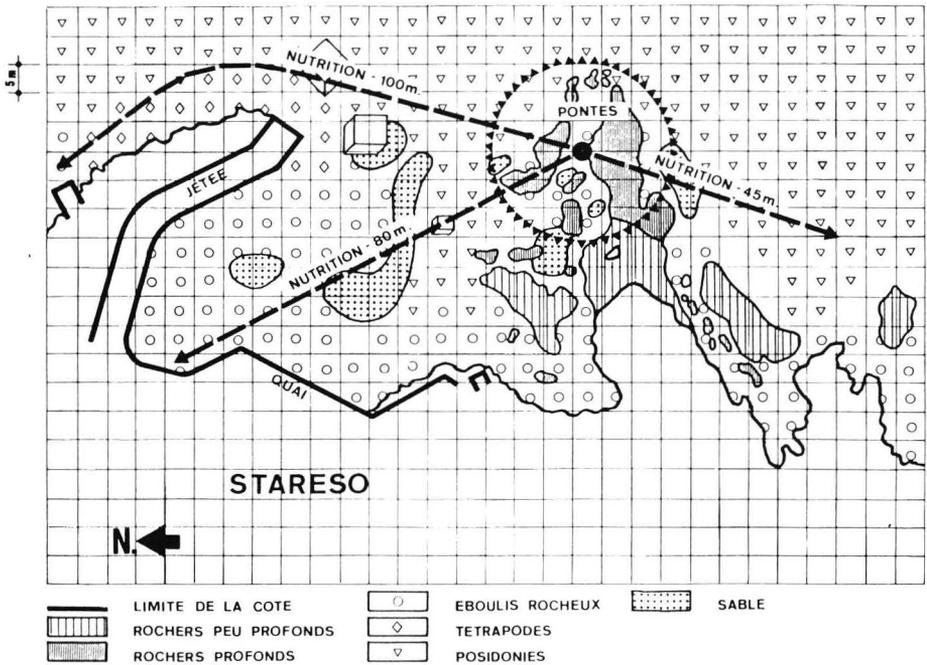


Fig. 15. *Symphodus ocellatus*. Distances parcourues par trois femelles.

1.3c. Passage des femelles de nids voisins en nids voisins

Nous avons également essayé de déterminer vers quels sites de ponte se dirigent préférentiellement les femelles quand elles changent de site. En relevant systématiquement de jour en jour l'identité des femelles marquées qui visitent chacun des nids de notre zone de travail, nous constatons que, lorsqu'elles changent de site de ponte, les femelles semblent choisir pour nouveau site le nid le plus proche du leur et dont le mâle est en phase d'activité sexuelle, quel que soit le succès reproducteur de ce mâle. En effet, la distance moyenne séparant deux sites de ponte choisis successivement par les femelles est significativement inférieure à la distance moyenne entre deux nids à succès sur notre zone de travail (respectivement 7.1 ± 0.6 m; $n = 34$ et 10.2 ± 0.7 m; $n = 57$; différence significative par test t de STUDENT, $0.0005 < p \leq 0.005$).

RESUME III.8 : Les possibilités d'investigation des femelles semblent leur permettre de visiter tous les mâles de la zone de travail. Les femelles semblent fidèles à un site de ponte tant que le mâle est sexuellement actif. Quand elles changent de site, les femelles semblent choisir le site le plus proche dont le mâle est sexuellement actif.

1.4. MECANISME PROPOSE POUR LE SYSTEME D'APPARIEMENT

Nous venons d'exposer, dans les pages qui précèdent, les résultats obtenus lors de notre étude du système d'appariement de *Symphodus ocellatus*. Nous avons successivement passé en revue le succès reproducteur des mâles (résumés III.1 à III.4), les paramètres par lesquels nous avons caractérisé ces mâles, leur nid et le site qu'ils défendent (résumés III.5 à III.7) et le comportement des femelles (résumé III.8). Sans nous lancer dans une discussion de ces résultats, celle-ci faisant l'objet de la dernière partie de ce chapitre, nous proposons dans ce paragraphe un mécanisme pour le système d'appariement de *Symphodus ocellatus*.

Dans ce système, les fortes différences de succès reproducteur mesurées entre les mâles proviendraient simplement du fait que les femelles restent fidèles à leur site de ponte tant que le mâle qui l'occupe est sexuellement actif. Quand cette activité sexuelle cesse, les femelles s'orienteraient vers les sites les plus proches occupés par un mâle sexuellement actif. Le succès reproducteur d'un mâle pourrait donc n'être conditionné que par sa proximité avec un mâle ayant un succès reproducteur élevé. L'accession à un succès reproducteur élevé pourrait en plus être facilitée par la présence d'œufs dans le nid des mâles proches de mâles montrant un succès reproducteur élevé (les femelles pondent occasionnellement dans les nids voisins de « leur » site) ainsi que le suggèrent WERNERUS, LEJEUNE et VAN DEN BERGHE (1989). C'est cette hypothèse que nous allons tester expérimentalement dans la deuxième partie de ce chapitre.

2. PARTIE EXPERIMENTALE

Nous avons effectué trois expériences différentes avec *Symphodus ocellatus*. Nous les présentons ci-dessous l'une après l'autre en développant successivement pour chacune d'elle les méthodes suivies, les solutions envisagées et les résultats obtenus.

2.1. DEPLACEMENT DES MALES NIDIFICATEURS

Cette expérience consiste à déplacer ensemble tous les mâles nidificateurs de notre zone de travail.

2.1a. Méthodes

Déjà présentée par WERNERUS (1985), cette expérience a été effectuée à deux reprises au cours des saisons de reproduction 1985 et 1986. Elle comporte trois temps (voir chapitre II, p. 163).

Dans un premier temps, nous mesurons le succès reproducteur de tous les mâles nidificateurs de notre zone de travail (succès reproducteur exprimé en fonction du nombre de mâles parasites et satellites se trouvant autour du nid).

Dans un second temps, nous capturons tous les mâles nidificateurs se trouvant dans cette zone et nous gardons ces mâles deux jours en aquarium en leur donnant la possibilité de se nourrir. Durant cette période, nous enlevons de notre zone de travail tous les nids qui s'y trouvaient, rendant ainsi le site vierge.

Dans un troisième temps, enfin, nous relâchons tous les mâles au milieu de notre zone de travail. Une grande partie de ceux-ci va immédiatement commencer un nouveau cycle de nidification en construisant un nid à un emplacement différent du précédent, mais qui peut en être proche (voir **fig. 16**). Nous remesurons alors le succès reproducteur de ces mâles sur leur nouveau site.

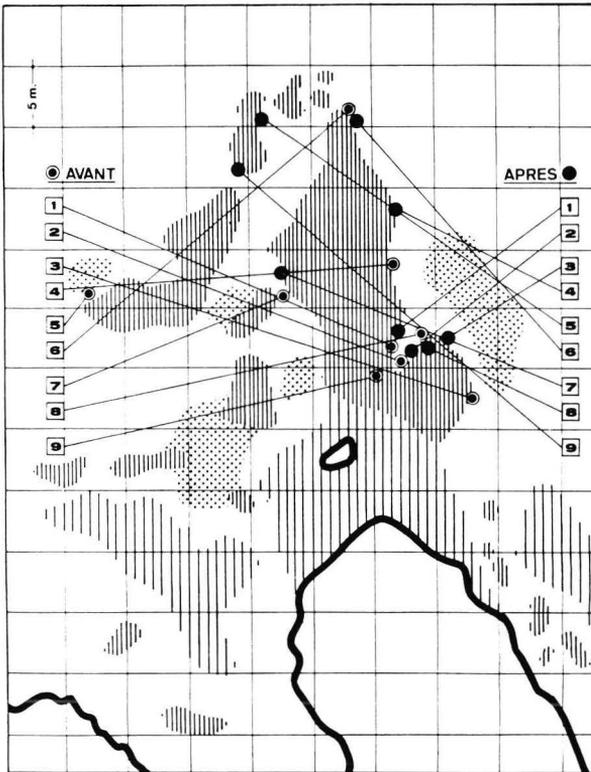


Fig. 16. *Symphodus ocellatus*. Expérience d'enlèvement des mâles.

2.1b. Solutions envisagées

Il semble que nous puissions envisager deux solutions à cette expérience. Soit tous les mâles auront le même succès reproducteur après l'expérience, soit certains mâles changeront de succès reproducteur alors que d'autres montreront un succès reproducteur inchangé.

Si l'hypothèse que nous avons présentée au point 1.4 est exacte, le succès reproducteur des mâles devrait pouvoir changer après l'expérience, mais pas de façon systématique. Certains mâles devraient changer de succès reproducteur alors que d'autres devraient montrer le même succès avant et après l'expérience. Cette solution semble également compatible avec un système dans lequel les femelles privilégieraient certains sites de reproduction par rapport à d'autres. Par contre, si nous constatons, après l'expérience, que tous les mâles montrent le même succès reproducteur qu'avant l'expérience, c'est que les femelles choisissent certains mâles comme partenaires de reproduction et en rejettent certains autres.

2.1c. Résultats

Nous avons réalisé cette expérience à deux reprises. Les résultats que nous avons obtenus sont présentés par les **tableaux 22 et 23**. Lors de la première expérience, nous avons retrouvé 60 % des mâles que nous avons relâchés (soit 18 mâles sur les 30 qui occupaient la zone de travail avant l'expérience). Sur le **tableau 23**, nous voyons que 33.3 % des mâles changent de succès reproducteur lors de l'expérience. Parmi ces mâles dont le succès reproducteur change, on constate que ce changement est synonyme d'augmentation du succès reproducteur dans 66.7 % des cas et synonyme de diminution dans les 33.3 % restants. Lors de la deuxième expérience, 75 % des mâles relâchés ont reconstruit un nid dans notre zone de travail (9 mâles sur 12, **fig. 16**). Cette fois, 66.7 % de ces mâles obtiennent un succès reproducteur différent de celui qu'ils avaient avant l'expérience. Parmi ces 66.7 %, un mâle sur deux voit son succès reproducteur augmenter et un mâle sur deux le voit diminuer. Nous constatons donc qu'en moyenne, lors des deux expériences, environ un mâle sur deux (44.4 %) obtient un succès reproducteur différent et que, parmi ces mâles, environ un changement sur deux concerne une augmentation du succès reproducteur (58.3 %).

<p>RESUME III.9 : Quand tous les mâles de la zone de travail changent ensemble de site de nidification, un mâle sur deux voit son succès reproducteur changer (50.0 %, moyenne sur deux expériences). Parmi les mâles dont le succès reproducteur change, un mâle sur deux obtient un succès reproducteur plus élevé et un sur deux un succès reproducteur plus faible (66.7 % des mâles obtiennent un succès reproducteur plus élevé lors de la première expérience et 58.3 % lors de la seconde).</p>
--

2.2. MANIPULATION DU NOMBRE DE MALES SATELLITES ET PARASITES

Cette expérience consiste à modifier le nombre de mâles parasites et satellites gravitant autour des nids, en capturant une partie.

2.2a. Méthodes

Réalisée à onze reprises, cette expérience comporte les trois phases classiques présentées au chapitre II (p. 163). Lors de la première phase, le succès reproducteur du mâle nidificateur est mesuré de façon la plus précise possible au cours d'une période de 30 minutes précédant immédiatement l'expérience. N'ayant à traiter qu'un seul nid par expérience, nous pourrions caractériser le succès reproducteur des mâles nidificateurs par un nombre important de paramètres :

- le nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation;
- le nombre de pontes fécondées par heure d'observation par le mâle nidificateur et par les mâles parasites et satellites;
- le nombre de pontes déposées en moyenne par chaque femelle;
- la proportion de femelles entrant dans le nid et y pondant effectivement;
- le nombre de femelles passant à proximité du nid sans y entrer (s'approchant à moins de 50 cm du nid).

Lors de la deuxième phase, la moitié environ des mâles parasites et satellites est capturée ou chassée loin du nid. Dans chaque cas, nous avons évité d'inquiéter le mâle satellite dominant. En effet, il semble qu'en son absence le mâle nidificateur soit incapable de maintenir à l'écart les mâles satellites et parasites restant autour du nid. En n'agissant pas sur le mâle satellite dominant, nous conservons la hiérarchie « naturelle » existant autour du nid. Cette phase dure environ 5 minutes.

La troisième phase de l'expérience dure 30 minutes et se déroule immédiatement après la deuxième. Elle consiste en la mesure du succès reproducteur du mâle nidificateur et des mâles parasites et satellites selon les mêmes paramètres que ceux utilisés lors de la première phase.

2.2b. Solutions envisagées

Nous envisageons trois solutions différentes à cette expérience. Si les femelles évitent effectivement le contact avec les satellites et les mâles parasites, la diminution de leur nombre devrait permettre aux femelles d'entrer plus souvent dans le nid et d'y pondre plus. Le succès reproducteur du mâle nidificateur devrait donc augmenter. Si, par contre, le comportement des femelles n'est pas affecté par les mâles satellites et parasites, les différents paramètres mesurés ne devraient pas varier au cours de l'expérience. Enfin, si c'est la présence des mâles satellites et parasites qui attire les femelles, alors le succès reproducteur du mâle nidificateur devrait diminuer avec la diminution du nombre de ces mâles.

2.2c. Résultats

Présentés par VAN DEN BERGHE, WERNERUS et WARNER (1989), les résultats des onze expériences sont repris par les **tableaux 24 et 25**. On constate à la lecture de ces tableaux que chacun des paramètres mesurés varie fortement au cours de l'expérience. Le **tableau 26** montre que toutes ces différences sont significatives par ANOVA sauf le nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation et le succès reproducteur des mâles satellites et parasites. On constate, en particulier, que le nombre de femelles entrant dans le nid et ne le quittant qu'après avoir pondu (FEM.PON/H) passe de 30.2 femelles à 64.7 femelles ($0.025 < p \leq 0.05$). De même, le nombre de pontes effectuées par ces femelles avant de quitter le nid (PON/FEM) passe de 1.3 pontes à 2.0 pontes ($0.0001 < p \leq 0.005$). De cette façon, le nombre de pontes effectuées dans les nids par heure d'observation (PON/H) augmente spectaculairement en passant de 43.0 pontes à 128.4,

soit environ le triple ($0.0001 < p \leq 0.005$). Le succès reproducteur du mâle nidificateur (FEC/H MALE N) augmente de façon tout aussi spectaculaire puisqu'il quadruple en passant de 25.2 FEC/H à 102.1 FEC/H ($0.0001 < p \leq 0.005$).

Ces résultats semblent montrer que la présence d'un grand nombre de mâles satellites et parasites autour d'un nid limite fortement le succès reproducteur du mâle nidificateur. Cette constatation peut sembler en contradiction avec les corrélations que nous avons mentionnées au début de ce chapitre (corrélation positive entre le nombre de femelles entrant dans les nids et le nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour de celui-ci, et corrélation positive entre le nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur et ce même nombre de petits mâles : p.170).

L'explication de ce phénomène est simple. Reportons-nous au **tableau 8** où est donnée l'attractivité du mâle et du nid exprimée en fonction du nombre de pontes fécondées par le mâle et du nombre de satellites. Nous y avons déterminé trois catégories de succès reproducteur : la catégorie « 0 satellites » (3.2 FEC/H), la catégorie « 1-3 satellites » (20.6 FEC/H), et la catégorie « > 3 satellites » (42.0 FEC/H). Les résultats de l'expérience montrent que quatre à cinq satellites présents autour des nids ne semblent avoir aucun effet négatif sur le comportement des femelles puisque le nombre de satellites présents autour des nids après l'expérience est de 4.5 en moyenne. Si le succès reproducteur des mâles nidificateurs est limité par un trop grand nombre de satellites présents autour de leur nid, ce succès « limité » est en fait le succès reproducteur maximum rencontré dans les situations naturelles. Cette limitation n'intervient que pour la tranche de succès reproducteur la plus élevée (voir **fig. 17**).

<p>RESUME III.10 : Quand on enlève une grande partie des mâles satellites et parasites présents autour d'un nid, on constate que les femelles pondent plus (80 % des femelles quittent le nid sans y pondre avant l'expérience, 39 % après; le nombre moyen de pontes déposées par femelle passe de 1.3 à 2.0 pontes après l'expérience). Un grand nombre de mâles parasites et satellites autour d'un nid semble donc limiter très fortement le succès reproducteur du mâle nidificateur puisqu'il quadruple après l'expérience (de 25.2 FEC/H avant à 102.1 FEC/H après l'enlèvement des mâles).</p>

2.3. ECHANGE DE NIDS

Cette troisième expérience consiste à échanger deux nids de succès reproducteur différent en remplaçant le nid d'un mâle montrant un succès reproducteur élevé par le nid d'un mâle montrant un succès reproducteur faible et vice-versa.

2.3a. Méthodes

Cette expérience a été réalisée à quinze reprises et comporte les trois étapes classiques. Dans un premier temps, nous mesurons le succès reproducteur des deux mâles dont nous allons échanger les nids. Nous mesurons ces succès pendant 30 minutes simultanément chez les deux mâles en tenant compte des trois paramètres suivants : nombre de pontes effectuées dans le nid par heure d'observation (PON/H), nombre de

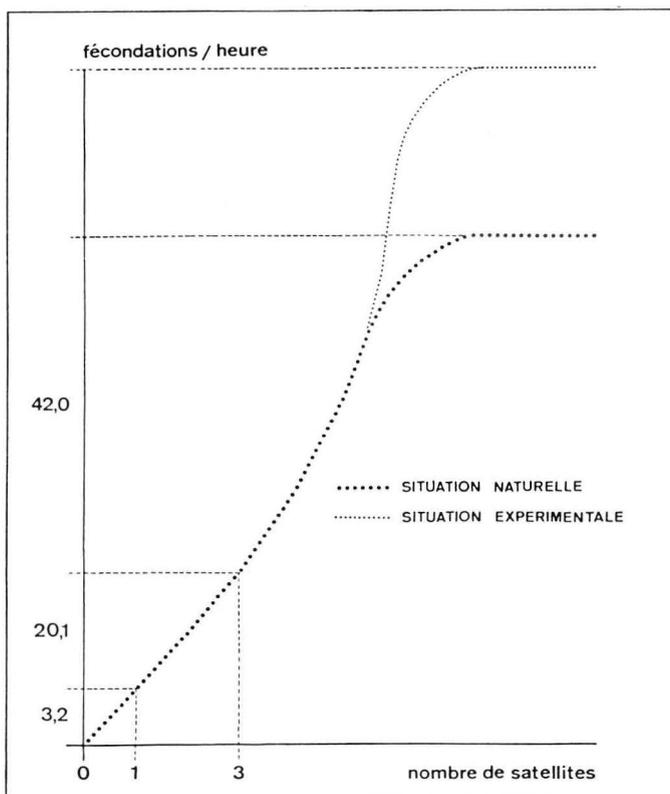


Fig. 17. *Symphodus ocellatus*. Attractivité du mâle et du nid exprimée schématiquement en fonction du nombre de mâles satellites et du nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur.

On retrouve les trois catégories de succès définies au tableau 8 (0 satellites = 3.2 FEC/H; 1-3 satellites = 20.1 FEC/H; > 3 satellites = 42.0 FEC/H). La courbe en gros pointillés représente les valeurs du succès reproducteur pouvant être mesurées en situation naturelle, la courbe en petits pointillés représente l'augmentation du succès reproducteur obtenue par la diminution expérimentale du nombre de mâles satellites gravitant autour du nid.

On constate que la limitation imposée au mâle nidificateur par un trop grand nombre de mâles satellites ne concerne que les mâles nidificateurs qui présentent un succès élevé. L'influence négative exercée par les mâles satellites sur le comportement des femelles a pour effet de limiter le succès reproducteur des mâles nidificateurs de succès élevé aux valeurs qu'on observe en situation naturelle.

femelles entrant dans les nids par heure d'observation (FEM.ENT/H) et nombre de pontes incluant la participation de mâles parasites et satellites par heure d'observation (PARASIT). Ensuite, nous procédons à l'échange des nids. Les mâles nidificateurs restent sur leur propre site, acceptant le nouveau nid et continuant à parader les femelles. Les mâles parasites et les mâles satellites restent sur le même site. Cette opération

demande environ 2 à 3 minutes. Enfin, nous remesurons immédiatement après l'échange, durant une même période de 30 minutes et simultanément le succès reproducteur des deux mâles. Nous utilisons bien entendu les mêmes paramètres pour caractériser ce succès reproducteur.

Afin de déterminer si la manipulation elle-même ne modifiait pas le succès reproducteur des mâles nidificateurs, nous avons procédé, parallèlement à ces échanges, à dix manipulations test. Lors de ces manipulations, nous avons mesuré pendant 30 minutes le succès reproducteur du mâle testé (en utilisant les mêmes paramètres que pour l'échange des nids), puis nous avons enlevé le nid, nous l'avons soulevé en pleine eau en le faisant tourner entre nos mains et nous l'avons remis à sa place. Immédiatement après, nous avons remesuré le succès reproducteur du mâle nidificateur pendant une même période de 30 minutes. Si le test ne provoque pas de changement significatif du succès reproducteur des mâles nidificateurs, nous admettons que la perturbation due à la manipulation est suffisamment faible pour ne pas affecter les résultats.

2.3b. Solutions envisagées

Nous envisageons quatre solutions à cette expérience. Si le nid ou la présence d'œufs dans ce nid n'influe pas sur le comportement des femelles, le succès reproducteur des mâles devrait rester le même après l'échange.

La deuxième solution est que le succès reproducteur des deux mâles change après l'échange des nids (d'une part, le succès reproducteur du mâle montrant un succès élevé avant l'expérience diminue après l'échange des nids et, d'autre part, celui du mâle montrant un succès reproducteur faible avant l'expérience augmente après l'échange des nids). Alors, c'est que la quantité d'œufs présents dans le nid influence le comportement des femelles.

Enfin, les deux dernières solutions seraient qu'un seul des mâles montre un changement de succès reproducteur après l'échange des nids. Si le changement concerne le mâle qui montrait un succès reproducteur élevé avant l'expérience, c'est que la présence d'œufs dans le nid est une condition nécessaire mais non suffisante au succès reproducteur d'un mâle nidificateur. Si le changement concerne le mâle qui montrait un succès reproducteur faible avant l'expérience, c'est que la présence d'œufs dans le nid est une condition suffisante au succès reproducteur d'un mâle nidificateur.

2.3c. Résultats

Les résultats du test sont donnés par le **tableau 27** et analysés au **tableau 28**. Nous constatons à la lecture du tableau 51 qu'aucune différence significative du succès reproducteur des mâles testés ne peut être détectée par ANOVA ($p > 0.25$ pour chacun des paramètres). Les résultats obtenus lors de l'échange des nids sont donnés dans le **tableau 29** pour les mâles présentant un succès reproducteur élevé avant l'échange et au **tableau 31** pour les mâles présentant un succès reproducteur faible avant l'échange. Ces résultats sont analysés respectivement aux **tableaux 30 et 32**.

Nous constatons, d'une part, que le succès reproducteur des mâles présentant avant l'expérience un succès reproducteur élevé diminue de façon significative par ANOVA après l'échange. En effet, le nombre de femelles entrant dans les nids passe de 101.8 femelles avant l'échange à 48.8 femelles après ($0.0001 < p \leq 0.005$). Le nombre de pontes effectuées dans le nid par heure d'observation passe de 68.3 pontes avant l'échange à 21.3 pontes après l'échange ($0.0001 < p \leq 0.005$). Enfin, le nombre de pontes incluant la participation de mâles parasites et satellites suit la même tendance et

passant de 41.5 pontes à 15.4 pontes ($0.005 < p \leq 0.01$). D'autre part, il faut remarquer que le succès reproducteur des mâles qui présentent un succès reproducteur faible avant l'échange ne varie pas de façon significative par ANOVA (pour tous les paramètres mesurés : $p > 0.25$).

RESUME III.11 : En échangeant les nids de deux mâles montrant des succès reproducteurs différents, on constate qu'un seul des mâles change de succès : le mâle qui montrait un succès reproducteur élevé avant l'expérience. Le succès reproducteur du deuxième mâle, faible avant l'expérience, reste faible après. La présence d'une certaine quantité d'œufs dans le nid semble donc être une condition nécessaire mais non suffisante à l'obtention d'un succès reproducteur élevé par le mâle nidificateur.

3. DISCUSSION

Dans ce chapitre consacré à l'étude du système d'appariement de *Symphodus ocellatus*, nous avons dans un premier temps abordé la mesure du succès reproducteur des mâles (résumés III.1 à III.4), la mesure d'un certain nombre de paramètres caractérisant ces mâles, leur nid et le site qu'ils défendent (résumés III.5 à III.7) et l'étude du comportement des femelles (p. 180). Nous basant sur ces résultats, nous avons proposé un mécanisme pour le système d'appariement. Dans un second temps, nous avons testé ce mécanisme par la voie de l'expérimentation, en tentant, par exemple, de mettre en évidence certaines de ses conséquences (déplacement des mâles, p. 182; manipulation du nombre de mâles satellites et parasites, p. 184; échange de nids). Nous allons maintenant, dans la dernière partie de ce chapitre, discuter ce mécanisme en tenant compte de l'ensemble de nos résultats.

Parmi nos résultats, nous constatons que seules les différences de succès reproducteur observées entre les mâles, les possibilités d'investigation des femelles et l'augmentation de succès reproducteur du mâle nidificateur lors de l'expérience de manipulation du nombre de mâles parasites et satellites semblent compatibles avec l'existence d'un choix du partenaire de reproduction. Les autres résultats paraissent exclure un semblable phénomène. Nous résumons ci-dessous la plupart des résultats les plus marquants que nous avons obtenus.

3.1. REVUE SUCCINCTE DES POINTS IMPORTANTS

3.1a. Mesure du succès reproducteur des mâles

- 1) Il existe d'importantes différences de succès reproducteur entre les mâles qui peuvent être rassemblés en trois groupes (succès reproducteur moyen de chacun des groupes : 3.2 FEC/H, 20.6 FEC/H, 42.0 FEC/H).

- 2) Un même mâle occupant successivement deux sites différents peut voir son succès reproducteur augmenter, diminuer ou rester identique.
- 3) Deux mâles occupant successivement le même site peuvent obtenir, ou non, des succès reproducteurs différents (aussi bien plus élevé que plus faible pour le deuxième mâle).
- 4) Un même mâle, au cours d'un même cycle de nidification, peut changer de succès, mais uniquement en voyant celui-ci augmenter.
- 5) Il y a davantage de nids dans l'environnement des nids montrant un succès élevé que dans l'environnement de nids montrant un succès faible.

De même, il y a davantage de nids montrant un succès élevé dans l'environnement immédiat des nids montrant un succès élevé.

- 6) Il n'y a pas de secteur privilégié dans notre zone de travail au niveau du succès reproducteur pour l'ensemble de la saison de reproduction. De même, il n'y a pas de périodes privilégiées au cours de la saison de reproduction pour l'ensemble de la zone.

3.1b. Mesure des paramètres caractérisant les mâles, les nids et les sites

Aucun des 9 paramètres par lesquels nous avons caractérisé les mâles, leur nid et le site qu'ils défendent ne varie en fonction du succès reproducteur montré par le mâle. Il reste cependant la possibilité que ce succès reproducteur dépende d'une combinaison de critères (voir paragraphe 3.2.).

3.1c. Comportement des femelles

- 1) Les déplacements que peuvent effectuer les femelles semblent leur permettre de visiter tous les mâles de la zone de travail.
- 2) La majorité des femelles semble fidèle à un site de ponte tant que le mâle qui le défend est sexuellement actif.
- 3) Quand elles changent de site de ponte, les femelles montrent une certaine tendance à diriger leur activité vers le site le plus proche dont le mâle est sexuellement actif.

3.1d. Expériences

- 1) Quand tous les mâles de la zone de travail changent ensemble de site de nidification, un mâle sur deux voit son succès reproducteur changer. Parmi les mâles dont le succès reproducteur change, un mâle sur deux obtient un succès reproducteur plus élevé et un sur deux un succès reproducteur plus faible.
- 2) Les femelles semblent éviter le contact avec les mâles satellites et parasites quand ceux-ci se trouvent autour d'un nid. Un grand nombre de mâles parasites et satellites autour d'un nid semble limiter très fortement le succès reproducteur du mâle nidificateur qui le défend.

- 3) La présence d'une certaine quantité d'œufs dans le nid semble être une condition nécessaire mais non suffisante à l'obtention d'un succès reproducteur élevé par le mâle nidificateur.

3.2. LE SYSTEME D'APPARIEMENT DE *SYMPHODUS OCELLATUS*

En commençant ce travail, nous nous posons la question de savoir quel était le système d'appariement des espèces que nous avons choisi d'étudier (Introduction). En particulier, nous nous demandons si le choix du partenaire de reproduction intervenait dans ces systèmes ou si ceux-ci fonctionnaient suivant d'autres stratégies.

Chez *Symphodus ocellatus*, en plus du fait que les femelles semblent avoir la possibilité physique d'exercer un tel choix, le principal argument en faveur de l'existence d'un choix du partenaire de reproduction est l'existence de fortes différences de succès reproducteur entre les mâles nidificateurs. Ces différences constituent en principe un bon indice. En effet, si le choix du partenaire porte sur une certaine catégorie de mâles, en fonction d'un critère les caractérisant ou caractérisant leur territoire, le groupe des mâles présentant ce critère obtiendra un succès reproducteur élevé tandis que le groupe des mâles ne présentant pas ces caractères n'obtiendra qu'un succès reproducteur faible. La population des mâles nidificateurs de *Symphodus ocellatus* montre un phénomène de ce type : en une heure d'observation, certains mâles n'obtiennent aucune ponte alors que, dans le même temps, d'autres mâles (parfois distants d'à peine un mètre) peuvent en obtenir jusqu'à 170 (en situation naturelle) et jusqu'à plus de 350 lors de l'expérience d'enlèvement des mâles satellites et parasites.

Remarquons à ce propos que chez *Symphodus ocellatus*, il existe des mâles qui obtiennent un succès reproducteur « intermédiaire », pas tout à fait nul, mais ne les classant pas dans le groupe des « bons » mâles. Si le choix du partenaire existe chez *Symphodus ocellatus*, il faudrait nécessairement qu'il soit basé sur une combinaison de critères, et que ces critères ne soient pas liés entre eux. Cependant, nous constatons à la lecture de nos résultats que plusieurs arguments semblent montrer que les différences de succès reproducteur observées ne sont pas dues à un choix du partenaire de reproduction. Ces arguments se placent à trois niveaux :

- Tout d'abord, la mesure « non-instantanée » du succès reproducteur des mâles nidificateurs, tout au long de la saison de reproduction, montre clairement qu'un même mâle peut changer de succès reproducteur en changeant de site de nidification (en situation naturelle comme lors de l'expérience d'enlèvement des mâles nidificateurs). Cette mesure semble exclure tout choix du partenaire basé sur une qualité intrinsèque du mâle. Bien entendu, le choix des femelles pourrait être orienté par une qualité propre au site, les mâles ne faisant que « bénéficié » de la situation. Nous constatons que cet argument ne semble pas pouvoir être retenu non plus puisque des mâles différents occupant successivement un même site au cours de la saison de reproduction ne montrent pas nécessairement le même succès reproducteur. Cependant, on pourrait quand même retenir l'hypothèse du choix du partenaire de reproduction en suggérant que les différences de succès reproducteur observées proviennent de fluctuations générales du succès reproducteur au cours de la saison. Deux de nos résultats montrent que ce n'est probablement pas le cas :
- 1) Nous constatons d'abord, aussi bien en situation naturelle qu'en situation expérimentale, que ces changements concernent autant des augmentations de succès reproducteur que des diminutions, cette observation est particulièrement claire pour notre expérience d'enlèvement des mâles nidificateurs.

- 2) Nos mesures montrent de plus qu'à l'exception des tout premiers jours de la saison de reproduction, le succès reproducteur de l'ensemble des mâles nidificateurs reste constant dans notre zone de travail tout au long de la saison.
- Ensuite, les paramètres que nous avons utilisés pour caractériser les mâles et leur nid ainsi que le site sur lequel celui-ci est construit ne semblent pas varier en fonction du succès reproducteur des mâles. Bien entendu, nous n'avons tenu compte que de 9 paramètres (taille, couleur et comportement des mâles; diamètre, visibilité et profondeur de construction du nid; largeur, inclinaison et orientation du substrat) et un paramètre important peut nous avoir échappé. Cependant, si un tel paramètre existait, il faudrait qu'il puisse changer pour un même mâle d'un cycle à l'autre ou pour un même site au cours de la saison de reproduction. Mieux, il devrait pouvoir changer pour un même mâle ou un même site d'un jour à l'autre au cours d'un même cycle de nidification.
 - Enfin, le comportement des femelles semble peu compatible avec l'exercice d'un choix du partenaire de reproduction. En effet, bien que l'ampleur de leurs déplacements leur permettent en principe de visiter tous les mâles de notre zone de travail (jusqu'à 50 ou 60 nids), elles semblent ne pondre que dans un ou deux nids à la fois, ne changeant de nid que lorsque le mâle qui l'occupe arrive à la fin de sa période d'activité sexuelle. Evidemment, ce comportement n'est pas vraiment incompatible avec l'existence d'un choix du partenaire. On peut parfaitement imaginer qu'ayant choisi un site de ponte suivant des critères bien précis, les femelles y restent fidèles jusqu'à l'arrêt de l'activité sexuelle du mâle qui le défend. Nous constatons cependant que le nouveau site « choisi » semble en général être simplement le site le plus proche du précédent et dont le mâle soit sexuellement actif (1. nombre de mâles montrant un succès reproducteur élevé dans l'environnement des mâles à succès reproducteur élevé et 2. distance entre deux nids choisis successivement).

Ce comportement des femelles pourrait se comprendre autrement encore. En effet, il pourrait être le reflet d'un choix ou d'une attraction passive orientés par une « agrégation » de mâles présentant tous un succès élevé. Cette agrégation constituerait une sorte de stimulus supranormal, comme la taille de l'œuf du goéland argenté *Larus argentatus* lors des expériences de BAERENDS (1962) (voir aussi RUWET, 1969). Bien que cette hypothèse semble permettre de comprendre les changements d'orientation des femelles vers un mâle voisin ou les changements de succès reproducteur dans l'espace et dans le temps, deux remarques viennent la nuancer. Tout d'abord, la mise en évidence de ces agrégations est le résultat d'une mesure instantanée qui ne tient donc pas compte du temps. En fait, la « durée de vie » de telles « agrégations » est très courte puisque nous avons vu que le succès reproducteur ne variait pas significativement entre les différents secteurs de notre zone de travail au cours de la saison de reproduction (**tabl 12 et 13**). Ensuite, si l'on consulte attentivement le **tableau 21**, on constate qu'il y a 1 nid présentant un succès élevé (parfois 2) dans une surface d'environ 80 m² centrée sur les nids de succès élevé. Ceci nous semble peu pour parler de réelle agrégation capable d'attirer, activement ou passivement, les femelles. Cependant, la question reste posée.

Si le choix du partenaire n'intervient pas, comment fonctionne le système d'appariement de *Symphodus ocellatus* ? Ainsi que nous l'avons proposé p. 180 (WERNERUS, LEJEUNE et VAN DEN BERGHE, 1989), le système d'appariement fonctionne vraisemblablement par transfert du succès reproducteur entre mâles voisins, d'une part, et par le système socio-reproducteur, d'autre part. Dans ce système, le critère dont dépendrait le succès reproducteur d'un mâle serait la proximité d'un nid dont le mâle présente un succès reproducteur élevé qui favoriserait le dépôt des premiers œufs dans le nid (comportement des femelles, expérience de manipulation du nombre de mâles satellites et de mâles parasites).

Chez d'autres espèces de poissons nidificateurs, il semble que la présence d'œufs dans le nid constitue un facteur attractif pour les femelles (RIDLEY et RECHTEN, 1981 pour l'épinoche *Gasterosteus aculeatus*; MARCONATO et BISAZZA, 1986 pour le chabot *Cottus gobio*). Cette attraction paraît se retrouver chez les labridés (expérience d'échange des nids; de même, voir chapitre IV *Symphodus tinca*). Remarquons cependant que si la présence d'œufs dans le nid semble être un facteur nécessaire au succès reproducteur d'un mâle, il semble que ce ne soit pas un facteur suffisant (aucun des mâles ayant reçu un nid plein d'œufs n'a vu son succès reproducteur augmenter).

D'autre part, il semble y avoir plus de chance pour qu'un nid reçoive ses premières pontes s'il se trouve proche d'un nid montrant un succès élevé que s'il s'en trouve éloigné. En effet, l'expérience de manipulation du nombre de mâles parasites et satellites se trouvant autour des nids à succès élevé montre que la présence de ces mâles empêche souvent les femelles d'y pondre (la proportion de femelles quittant le nid sans y pondre passe de 80 % des femelles avant l'expérience à 39 % des femelles après l'expérience, **tabl. 24 à 26**). Dans ces circonstances, nous avons remarqué que les femelles poussaient occasionnellement dans un nid voisin. Ces pontes, associées à l'habitude de visiter fidèlement un site pour y pondre, assureraient un surcroît d'attractivité pour les nids construits à proximité des nids à succès. Notons que l'habitude d'un site de reproduction ou d'un partenaire constitue un facteur d'attraction fréquent chez les animaux. SHAPIRO, AUSTIN, WARD et DAWSBURY (1986) montrent que les femelles du rongeur *Microtus ochrogaster* préfèrent s'apparier avec un mâle avec lequel elles se sont déjà accouplées plutôt qu'avec un mâle « inconnu ». Chez la souris *Mus musculus*, les femelles « naïves » de souche SEC1Re/J(SEC) préfèrent s'accoupler avec des mâles de la souche C57BL6J(C57) alors que les femelles qui se sont déjà appariées avec des mâles de leur propre souche préfèrent ces mâles quand on leur donne le choix entre les deux souches (ALBONETTI et D'UDINE, 1986). Enfin, WARNER (1985, 1986 et 1987) montre que les femelles du poisson labridé tropical *Thalassoma bifasciatum* restent fidèles à certains sites de pontes déterminés apparemment arbitrairement, quel que soit le mâle qui s'y trouve, même si celui-ci abandonne son site de ponte pour un site voisin ou s'il est remplacé par un autre mâle. A l'appui de ce mécanisme, notons qu'il permet de comprendre :

- 1) les changements de succès reproducteur montrés par des mâles qui changent de site ou qui occupent successivement un même site;
- 2) les changements de succès reproducteur intervenant au cours d'un même cycle de nidification;
- 3) le fait qu'il y ait plus de nids montrant un succès reproducteur élevé dans l'entourage immédiat des nids à succès reproducteur élevé que dans l'entourage des nids montrant un succès reproducteur faible;
- 4) la fidélité des femelles à un site de ponte, l'orientation de l'activité des femelles, quand elles changent de site de ponte, vers des nids proches du site qu'elles visitaient précédemment.

Enfin, nous pensons que l'action du système socio-reproducteur est sélective. En effet, les pontes n'ont lieu que dans les nids, à l'exclusion de tout autre substrat. Or, seuls les mâles les plus grands, les plus âgés construisent des nids (*Symphodus ocellatus* vit trois ans et seuls les mâles de trois ans sont nidificateurs, LEJEUNE, 1985). De plus, au sein du groupe des mâles parasites et satellites gravitant autour du nid, la hiérarchie sociale fait que ce sont les mâles satellites, plus grands et plus vieux que les mâles parasites, qui montrent à leur tour le succès reproducteur le plus élevé. Le système sélectionne donc

naturellement les mâles les plus grands, les plus âgés. Dans ces circonstances, il est possible qu'il soit inutilement « coûteux » que les femelles opèrent une sélection supplémentaire par un choix orienté (DUNBAR, 1983; TURNER, 1986).

Remarquons cependant, comme pour *Symphodus melanocercus*, que cette sélection opérée par le système socio-reproducteur semble fortement « tamponnée » par l'action des mâles parasites et satellites. En effet, si ceux-ci obtiennent un succès reproducteur significativement plus faible que celui des mâles nidificateurs, leur contribution semble quand même relativement importante. Les mâles nidificateurs ne sont sexuellement actifs que durant de courtes périodes (quelques jours de phase d'activité sexuelle par cycle de nidification) alors que les mâles parasites et satellites semblent sexuellement actifs beaucoup plus longtemps (les mâles satellites changent de nid quand « leur » mâle arrive à la fin de sa phase d'activité sexuelle et les mâles parasites suivent les femelles de nid en nid). Quand on tient compte de cette disproportion, les différences de succès reproducteur mesurées entre les classes sociales ne sont plus significatives (LEJEUNE, 1985; WARNER et LEJEUNE, 1985). Enfin, le rapport gonado-somatique est très nettement en faveur des mâles non nidificateurs (en % du poids du corps : 9.73 ± 0.52 pour les mâles parasites, 6.43 ± 0.42 pour les mâles satellites et 2.23 ± 0.31 pour les mâles nidificateurs; LEJEUNE, 1985; WARNER et LEJEUNE, 1985).

En conclusion, nous suggérons donc que le système d'appariement de *Symphodus ocellatus* fonctionne, d'une part, par le biais d'un transfert du succès reproducteur entre mâles voisins et, d'autre part, par une sélection opérée par le système socio-reproducteur en faveur des mâles les plus âgés de la population. Cette sélection serait tempérée par la part non négligeable jouée par les petits mâles dans la reproduction.

Remarquons que ce système pourrait être la conséquence évolutive d'un choix très sélectif exercé par les femelles dans le passé. En effet, on peut raisonnablement imaginer un système originel dans lequel, tous les mâles construisant des nids, les femelles soient préférentiellement attirées par les mâles nidificateurs les plus gros. Un tel système pourrait tendre évolutivement vers la disparition des petits mâles en tant que mâles nidificateurs.

CHAPITRE IV

Symphodus tinca

Pour mener à bien notre étude des systèmes d'appariement des quatre espèces de labridés méditerranéens que nous avons choisies pour ce travail, nous avons suivi trois étapes successives (introduction).

Au cours de la première étape, nous nous sommes familiarisé avec les comportements sociaux et reproducteurs de ces espèces. Cette étape a été présentée au chapitre II (p. 154). Pour *Symphodus tinca*, nous présenterons les deux étapes suivantes dans ce chapitre, qui comportera trois parties.

- Une première partie sera consacrée d'abord à l'exposé des résultats que nous avons obtenus lors de la mesure du succès reproducteur des mâles nidificateurs et des mâles non nidificateurs (*Symphodus tinca* est une espèce nidificatrice dont les femelles peuvent pondre aussi bien en dehors des nids que dans ceux-ci, chapitre II, p. 154). Ensuite, nous présenterons les résultats que nous avons obtenus lors de la mesure des paramètres par lesquels nous avons caractérisé les mâles et les sites qu'ils défendent. Enfin, nous dirigerons notre attention sur l'étude du comportement des femelles. A l'issue de cette première partie, nous proposerons un mécanisme pour le système d'appariement de *Symphodus tinca* qui soit compatible avec ces résultats.
- Dans la deuxième partie de ce chapitre, nous présenterons la dernière étape de notre démarche en testant expérimentalement le mécanisme que nous proposons. Pour chaque expérience, nous détaillerons les méthodes que nous avons suivies, les différentes solutions envisageables pour cette expérience et les résultats obtenus.
- Dans la dernière partie de ce chapitre, nous discuterons le système d'appariement de *Symphodus tinca* en nous basant sur l'ensemble de nos résultats. Nous verrons si le mécanisme que nous avons proposé doit être modifié pour tenir compte des résultats de nos expériences.

1. SUCCES REPRODUCTEUR - PARAMETRES - COMPORTEMENT DES FEMELLES

1.1. MESURE DU SUCCES REPRODUCTEUR

1.1a. Résultats globaux

Le succès reproducteur étant un facteur primordial de l'étude des systèmes d'appariement, nous le caractériserons à l'aide de cinq paramètres différents. Nous mesurerons d'abord le succès reproducteur global des mâles par le nombre de pontes que ces mâles fécondent par heure d'observation (FEC/H). C'est évidemment le paramètre essentiel. Ensuite, nous affinerons cette mesure en tenant compte des quatre paramètres suivants : le nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation (pour les mâles nidificateurs) ou le nombre de femelles paradées par heure d'observation (pour les mâles non nidificateurs) (FEM/H); le nombre moyen de pontes fécondées par les mâles avec chaque femelle (FEC/F); le temps moyen pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (TG/F); et le nombre de mâles parasites* chassés par les mâles par heure d'observation (CHA/H).

Le **tableau 33** donne le succès reproducteur moyen des mâles nidificateurs (N) et des mâles non nidificateurs (NN) pour les saisons de reproduction 1986 et 1987. Nous constatons que l'année 1987 semble avoir été une année plus « active » que l'année 1986 tant pour les mâles nidificateurs et pour les mâles non nidificateurs. En effet, le succès reproducteur des mâles nidificateurs passe de 43.4 ± 8.1 FEC/H en 1986 à 85.0 ± 13.4 FEC/H en 1987, soit près du double. La même situation se retrouve pour les mâles non nidificateurs dont le succès reproducteur passe de 9.3 ± 3.8 FEC/H en 1986 à 41.6 ± 6.4 FEC/H en 1987. Cette observation est confirmée par l'augmentation du nombre de femelles entrant dans les nids, ou paradées hors des nids, en 1987 (FEM/H). De même, le nombre de mâles parasites chassés par heure d'observation augmente pour les deux catégories de mâles de 1986 à 1987 (CHA/H). Le nombre de pontes fécondées par femelle (FEC/F) n'augmente pas pour les mâles nidificateurs mais il augmente pour les mâles non nidificateurs (de 0.7 ± 0.3 FEC/F en 1986 à 2.5 ± 0.4 en 1987). Le temps moyen passé par les femelles dans les nids semble identique d'une année à l'autre.

Remarquons que l'augmentation du succès reproducteur donne aux mâles non nidificateurs, en 1987, un succès reproducteur équivalent à celui obtenu en 1986 par les mâles nidificateurs.

Les **tableaux 34 et 35** donnent les résultats de la mesure du succès reproducteur des mâles nidificateurs respectivement en 1986 et 1987. Ces résultats sont analysés par les **tableaux 38 et 39**. On y constate que les différences de succès reproducteur observées (de 20.3 FEC/H à 71.3 FEC/H en 1986 et de 47.6 FEC/H à 169.7 FEC/H en 1987) ne sont pas significatives par ANOVA ($0.10 < p \leq 0.25$ en 1986 et $p > 0.25$ en 1987) (voir chapitre II, p. 165). De même, sur le **tableau 38**, on constate que les autres paramètres varient de façon non significative par ANOVA en 1986. Par contre, le **tableau 39** montre que le nombre de femelles entrant dans les nids atteint le seuil significatif en variant de 12.0 FEM/H à 62.0 FEM/H ($0.025 < p \leq 0.05$). De même, le nombre de pontes fécondées par femelle varie significativement de 0.7 FEC/F à 4.6 FEC/F ($p \leq 0.0001$). La même constatation s'applique au temps passé par les femelles dans les nids qui varie significativement de 23.1 sec à 73.7 sec ($p \leq 0.0001$). Enfin, le nombre de mâles parasites et satellites* chassés par les mâles nidificateurs atteint un niveau significatif en variant de 60.0 CHA/H à 144.0 CHA/H ($0.01 < p \leq 0.025$).

Les **tableaux 36 et 37** présentent les résultats que nous avons obtenus en mesurant le succès reproducteur des mâles non nidificateurs en 1986 et 1987. Ces résultats sont analysés par les **tableaux 40** pour la saison 1986 et **41** pour la saison 1987. On constate en 1986 et en 1987 que le succès reproducteur ne varie pas de façon significative par ANOVA (de 0.0 FEC/H à 29.1 FEC/H en 1986, $0.10 < p \leq 0.25$ et de 3.4 FEC/H à 80.3 FEC/H en 1987, $0.10 < p \leq 0.25$). De même, aucun des autres paramètres mesurés ne varie significativement, ni en 1986, ni en 1987, par ANOVA.

RESUME IV.1 : Les mesures du succès reproducteur montrent qu'il n'y a pas de différences significatives, d'une part, entre les mâles nidificateurs et, d'autre part, entre les mâles non nidificateurs.

Dans le **tableau 42**, nous avons regroupé les mâles en trois classes de taille : taille inférieure à 200 mm, taille comprise entre 200 mm et 250 mm, et taille supérieure ou égale à 250 mm en Longueur Standard* (LS). On constate qu'une analyse de variance ne détecte pas de différence significative du succès reproducteur (FEC/H : $0.05 < p \leq 0.10$). Par contre, le nombre de femelles paradées par heure d'observation ou entrant dans le nid par heure d'observation (FEM/H), le temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (TG/F) ainsi que le nombre de mâles parasites et/ou satellites chassés par heure d'observation (CHA/H) varient de façon significative par ANOVA ($p \leq 0.0001$). Le nombre de pontes fécondées par femelle ne varie pas de façon significative ($p > 0.25$).

Une différence significative du succès reproducteur entre classes de taille n'apparaît que si l'on regroupe les deux classes de tailles supérieures. Sur le **tableau 43**, nous constatons que le succès reproducteur des mâles dont la taille (LS) n'excède pas 200 mm est de 21.8 ± 11.4 FEC/H tandis que celui des mâles d'une taille supérieure à 200 mm (LS) est de 77.5 ± 12.4 FEC/H ($0.01 < p \leq 0.025$ par ANOVA). Les autres paramètres se comportent de la même façon que précédemment (mâles regroupés en trois classes de taille).

RESUME IV.2 : La mesure du succès reproducteur (FEC/H) n'indique pas de différence significative quand on range les mâles en trois classes de taille. Une différence significative n'apparaît que lorsqu'on compare les deux plus grandes classes de taille, regroupées, avec la plus petite (par ANOVA).

1.1b. Période de latence

Alors que la durée moyenne de nidification est relativement longue chez *Symphodus tinca* (31.4 jours \pm 9.6 jours, LEJEUNE, 1985), nous avons souvent constaté que des mâles terminaux* commençaient l'élaboration d'un nid (avec défense territoriale, activité de construction et pontes) pour l'abandonner très rapidement (après deux ou trois jours). La **figure 18** indique toutes les durées de nidification relevées en 1987 dans notre zone de travail (WARNER, communication personnelle). Nous pouvons constater la présence d'un pic pour la période 25-30 jours comme l'avait signalé LEJEUNE. Cependant, la **figure 18** montre également un très important pic pour la période 1-5 jours (13 observations en 1987).

SYMPHODUS TINCA : DUREE DE NIDIFICATION

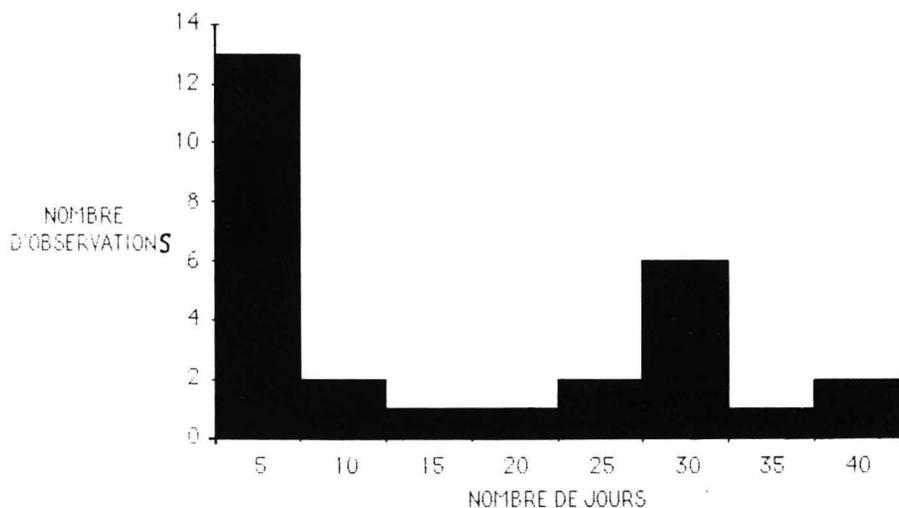


Fig. 18. *Symphodus tinca*. Durées de nidification observées durant la saison de reproduction 1987. Les durées les plus fréquemment rencontrées sont de 0 à 5 jours et de 25 à 30 jours de nidification.

Il semble qu'il y aie donc comme une « période de latence » d'environ 5 jours en deçà de laquelle les mâles montrent une forte tendance à abandonner leur nid et au delà de laquelle il est plus probable qu'ils le gardent longtemps. Les **tableaux 44 et 45** donnent, au cours des 5 premiers jours de nidification, les succès reproducteurs des mâles qui garderont leur nid 5 jours au plus et des mâles qui le garderont plus de 5 jours. Les deux séries de mâles sont comparées dans le **tableau 46**. Nous constatons que le succès reproducteur (FEC/H) des mâles qui garderont leur nid 5 jours maximum n'est pas significativement différent de celui des mâles qui garderont leur nid plus de 5 jours ($0.10 < p \leq 0.375$ par test t de STUDENT, voir chapitre II, p. 163). Le nombre de visites de femelles par heure d'observation, le nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle et le temps passé par les femelles dans les nids ne varient pas non plus par test t de STUDENT (FEM/H : $0.10 < p \leq 0.375$; FEC/F : $p > 0.40$; TG/F : $0.10 < p \leq 0.375$). Par contre, le nombre de mâles parasites et de mâles satellites chassés hors du nid par le mâle nidificateur varie de façon significative en passant de 67.7 ± 8.9 CHA/H pour les mâles qui garderont leur nid plus de 5 jours à 154.4 ± 32.9 CHA/H pour les mâles qui garderont leur nid au plus 5 jours, soit 2.5 fois plus ($p \leq 0.0005$ par test t de STUDENT).

Les **figures 19, 22 et 26 à 28** montrent l'évolution au cours du temps du succès reproducteur des deux groupes de mâles repris par les **tableaux 44 et 45**. Nous pouvons constater, sur la **figure 19**, que l'évolution du nombre de pontes fécondées par heure d'observation par les mâles qui gardent leur nid 5 jours maximum et par les mâles qui le garderont plus de 5 jours semble suivre deux courbes opposées : descendante pour les premiers et ascendante pour les autres. La même configuration se retrouve sur la **figure 22** pour le nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation. Le nombre de pontes fécondées par femelle semble suivre, par contre, la même évolution dans les deux groupes (à l'exception du jour 5, **fig. 26**) de même que le temps passé par les femelles dans les nids (**fig. 27**). Enfin, nous voyons sur la **figure 28** que le nombre

de mâles parasites et de mâles satellites chassés du nid par heure d'observation reste systématiquement plus élevé tout au long de la période de 5 jours pour les mâles qui garderont leur nid 5 jours maximum.

RESUME IV.3 : La mesure de la durée de nidification montre que beaucoup de nids sont abandonnés dans les tout premiers jours de nidification (période de latence de 5 jours). Le succès reproducteur des mâles qui abandonnent leur nid après moins de 5 jours de nidification n'est pas significativement inférieur au succès reproducteur des mâles qui garderont leur nid plus longtemps, succès mesuré pendant cette même période de 5 jours. Les nids abandonnés sont caractérisés par une très forte pression des mâles satellites et parasites.

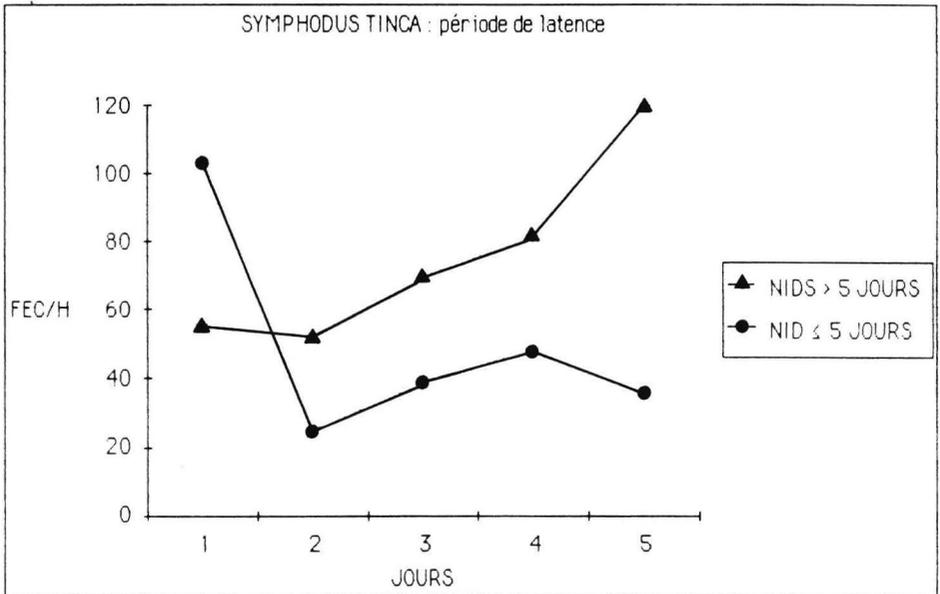


Fig. 19. *Symphodus tinca*. Nombre de pontes fécondées par heure d'observation par les mâles nidificateurs qui garderont leur nid plus de cinq jours et les mâles nidificateurs qui ne le garderont que cinq jours maximum.

1.2. MESURE DES PARAMETRES CARACTERISANT LES MALES ET LE SITE DE PONTE QU'ILS DEFENDENT

Dans le paragraphe précédent, nous avons analysé le succès reproducteur des mâles nidificateurs, des mâles non nidificateurs et nous avons comparé ces mâles entre eux en les rangeant par classe de taille. Nous allons maintenant passer en revue les paramètres par lesquels nous avons caractérisé les mâles.

Nous avons utilisé quatre paramètres pour caractériser les mâles et le site qu'ils défendent pour la saison de reproduction 1986 et trois pour la saison 1987. Nous avons mesuré la taille des mâles (Longueur Standard), leur agressivité (nombre de mâles parasites et satellites chassés du nid par heure d'observation), l'efficacité de leurs soins parentaux (pourcentage de survie des œufs dans le nid, mesuré seulement au cours de la saison 1986) et la profondeur à laquelle est construit le nid.

Les **tableaux 47 et 48** donnent les résultats de ces mesures respectivement pour les années 1986 et 1987. La taille moyenne des mâles nidificateurs est de $264.3 \text{ mm} \pm 8.0$ (min. = 232 mm; max. = 282 mm; n = 6) en 1986 et de $248 \text{ mm} \pm 9.5$ (min. = 218 mm; max. = 277 mm; n = 5) en 1987.

L'agressivité moyenne des mâles, exprimée en fonction du nombre de mâles parasites et satellites chassés du nid, est de $33.7 \pm 4.5 \text{ CHA/H}$ (min. = 18.4 CHA/H, max. = 52.3 CHA/H, n = 7 mâles) en 1986 et de $81.0 \pm 10.3 \text{ CHA/H}$ (min. = 60.0 CHA/H; max. = 144.0 CHA/H; n = 8 mâles) en 1987. L'efficacité moyenne des soins parentaux, exprimée en fonction du pourcentage de survie des œufs dans les nids, est de 61.9 % (min. = 45.5 %; max. = 74.5 %; n = 7 mâles). La profondeur moyenne à laquelle sont construits les nids est de 5.5 m (min. = 3.5 m, max. = 7.0 m, n = 7) en 1986 et de 3.8 m (min. = 2.5 m, max. = 7.0 m, n = 8) en 1987. On constate sur les **tableaux 49 et 50** qu'on ne peut établir de corrélation entre un des paramètres mesurés et le succès reproducteur des mâles qu'ils caractérisent ($p > 0.25$ par ANOVA) ni en 1986, ni en 1987.

Sur la **figure 20**, nous avons indiqué l'emplacement des sites de nidification utilisés par les mâles au cours des saisons de reproduction 1985, 1986 et 1987. Au total, 24 sites **différents** ont été utilisés dans notre zone de travail durant les trois années, dont certains ont été réutilisés d'une année à l'autre, mais pas nécessairement deux années de suite (6 sites, soit 25 %). Seuls trois sites ont été utilisés les trois années (12.5 %). Sur ces 24 sites potentiels, 13 ont été utilisés en 1985 (54.2 %), 9 en 1986 (37.5 %) et 14 en 1987 (58.3 %). A peine la moitié des sites disponibles, voire moins, a donc été utilisée chaque année.

RESUME IV.4 : La mesure des paramètres par lesquels nous avons caractérisé les mâles et le site qu'ils défendent montre qu'on ne peut les corrélérer avec le succès reproducteur de ces mâles (taille, agressivité et efficacité des soins parentaux des mâles, profondeur de nidification). A peine la moitié des sites potentiels de nidification est utilisée chaque année.

1.3. COMPORTEMENT DES FEMELLES

Après avoir mesuré le succès reproducteur des mâles (résumé IV.1) et avoir comparé entre eux les mâles rangés par classe de taille (résumé IV.2), nous avons exposé les résultats que nous avons obtenus en mesurant les paramètres par lesquels nous avons caractérisé les mâles (résumé IV.3). Nous pouvons donc aborder l'étude du comportement des femelles. Nous nous occuperons successivement de leurs possibilités d'investigation, de leur choix pour l'une ou l'autre stratégie de reproduction, de leur comportement vis-à-vis de nids « jeunes » et de l'influence que peuvent avoir les mâles parasites et les mâles satellites sur leur comportement.

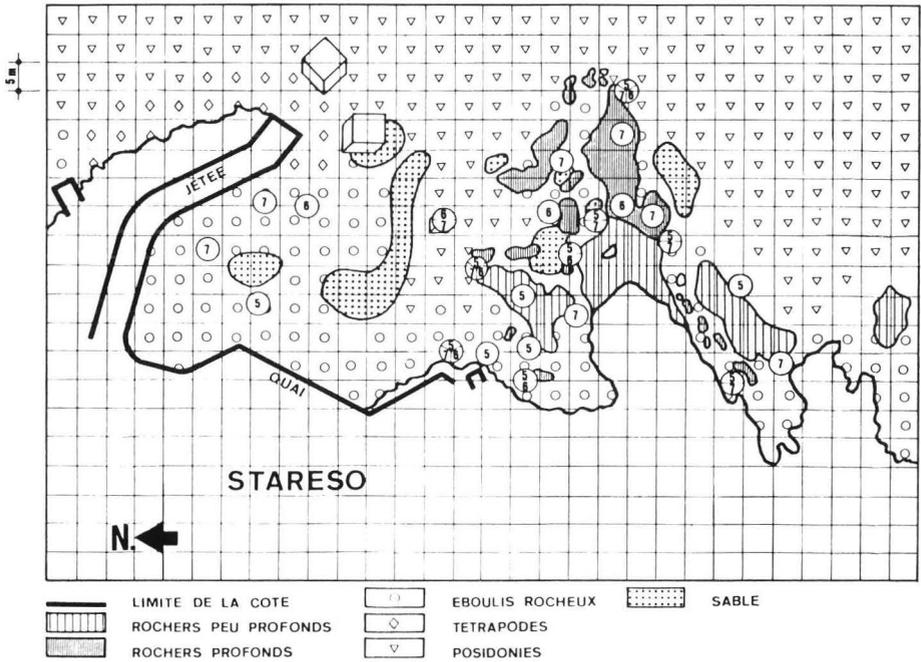


Fig. 20. Localisation des nids de *Symphodus tinca* en 1985-86-87.

1.3a. Possibilités d'investigation

En suivant les femelles de *Symphodus tinca*, nous avons constaté que celles-ci pouvaient effectuer des déplacements très importants, largement supérieurs à ceux qui semblent nécessaires pour passer en revue les mâles de notre zone de travail. En effet, la **figure 21** indique, à titre d'exemple, les déplacements de trois femelles suivies chacune pendant 10 minutes dans le courant de la journée. Nous avons mesuré à cette occasion deux trajets de 85 m et un trajet de 110 m. De plus, chaque matin à l'aube, les femelles de *Symphodus tinca* se rendent de leur aire de repos nocturne*, qui se situe sur l'herbier de posidonies, vers leurs aires de nutrition diurne et les territoires des mâles le long de la côte rocheuse. A cette occasion, ces femelles suivent le même chemin de migration que les femelles de *Symphodus melanocercus* (voir chapitre V). Nous avons figuré sur la **figure 21** le tracé de ce chemin de migration matinale. Nous estimons la longueur de ce chemin à 350 m au moins. Enfin, des femelles de *Symphodus tinca* ont été suivies alors qu'elles effectuaient des déplacements entre des nids. L'ampleur de ces déplacements peut dépasser 2000 m (LEJEUNE, 1985). Cependant, les femelles de *Symphodus tinca* sont sédentaires et reviennent en principe toujours dans leur aire de nutrition « habituelle » (LEJEUNE, 1985). Nos propres observations nous ont permis de constater que nos femelles marquées sont revues de jour en jour dans une même région dont nous estimons la surface à 50 m².

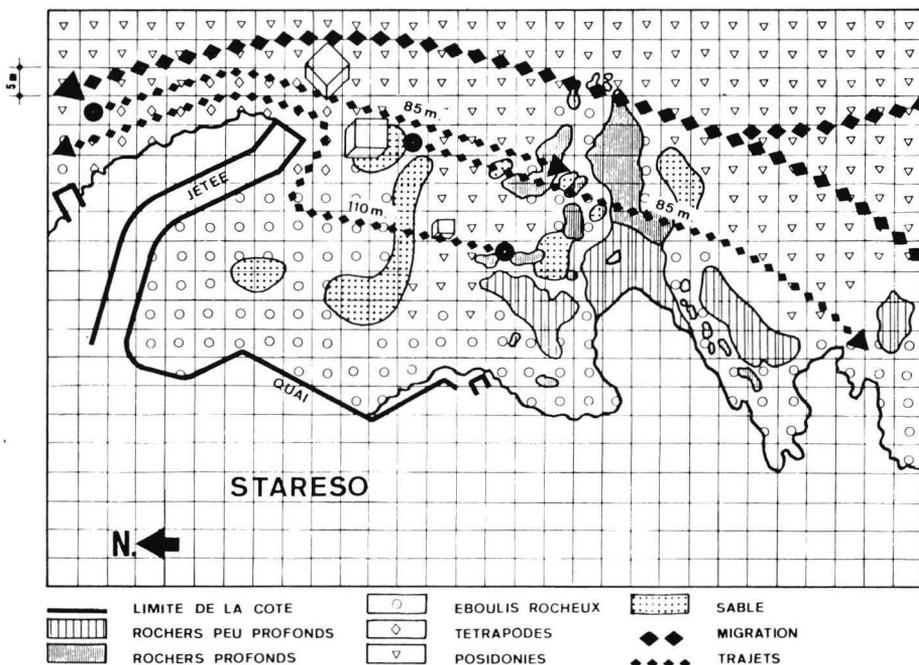


Fig. 21. *Symphodus tinca*. Chemin de migration matinale et trajets de trois femelles dans le courant de la journée.

1.3b. Choix de la stratégie de reproduction

Les femelles peuvent pondre en suivant deux stratégies différentes (chapitre II, p. 154). Elles peuvent pondre soit à l'intérieur d'un nid soit en dehors des nids en dispersant leurs pontes au hasard de leurs déplacements. En recensant les femelles marquées pondant dans les nids et hors des nids, nous avons constaté qu'une même femelle pouvait pondre dans un nid et hors des nids au cours d'une même journée. Une même femelle peut même pondre suivant les deux stratégies au cours d'une même période d'observation de 30 minutes (WARNER, communication personnelle).

Si on range les femelles observées en train de pondre par classe de taille, on constate que les tailles des femelles qui pondent en dehors des nids suivent les mêmes proportions que celles rencontrées au sein de la population totale des femelles. En effet, WARNER & LEJEUNE (1985) indiquent que les femelles de petite taille représentent 73.0 % de la population tandis que les femelles de plus grande taille (> 120 mm) forment les 27.0 % restants. Or, au cours de la saison de reproduction 1987, nous constatons que 81.0 % des femelles qui pondent en dehors des nids sont des femelles de petite taille (tableau 51), les 19.0 % restants étant des femelles de plus grande taille (n = 105). Par contre, la même mesure avec les femelles observées en train de pondre dans les nids montre que les tailles se répartissent de façon tout à fait différente.

Cette fois, ce sont les femelles de grande taille qui forment la majorité des femelles qui pondent (55 %), les femelles de petite taille ne représentent plus que 45 % des femelles qui pondent (n = 253). La taille moyenne des femelles qui pondent dans les nids

semble donc supérieure à la taille moyenne des femelles qui pondent en dehors des nids, la taille moyenne de ces dernières étant simplement la taille moyenne de la population des femelles de *Symphodus tinca*.

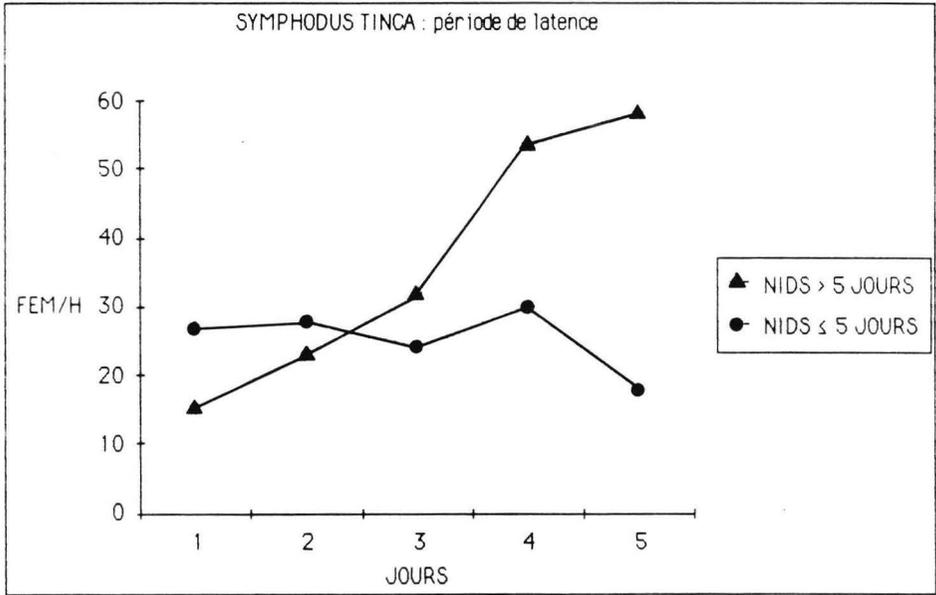


Fig. 22. *Symphodus tinca*. Nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation pour les mâles nidificateurs qui garderont leur nid plus de cinq jours et les mâles nidificateurs qui ne le garderont que cinq jours maximum. L'évolution des deux courbes semble suivre celle de la fig. 19.

Enfin, la stratégie de reproduction adoptée par les femelles semble varier au cours de la saison de reproduction. En effet, le nombre de pontes déposées en dehors des nids passe par trois pics au cours des saisons de reproduction 1986 et 1987 (tabl. 52). La figure 23 donne les résultats que nous avons obtenus en 1986 et la figure 24 ceux obtenus en 1987. Le nombre moyen de pontes déposées en dehors des nids est présenté en fonction de 9 périodes de 7 jours, ce qui permet de couvrir toute la saison de reproduction. Pour chacune de ces 9 périodes, le nombre de nids âgés de plus de 5 jours et ne devant pas être abandonnés avant une même période de 5 jours est indiqué. La même évolution est de toutes façons obtenue en utilisant le nombre total de nids.

Nous constatons sur chacune des deux figures l'existence d'un pic d'activité au début de la saison de reproduction. Ce pic, bien contrasté en 1986, l'est moins en 1987; ceci recoupe l'observation que nous avons effectuée au tableau 33 concernant l'intensité de l'activité sexuelle de la saison 1987 par rapport à la saison 1986. Un deuxième pic d'activité se situe logiquement au moment du pic d'activité sexuelle de la saison de reproduction. A ce moment, le nombre de nids atteint, lui aussi, son maximum. Enfin, le troisième et dernier pic se situe à la fin de la saison de reproduction et est aussi bien marqué en 1986 qu'en 1987.

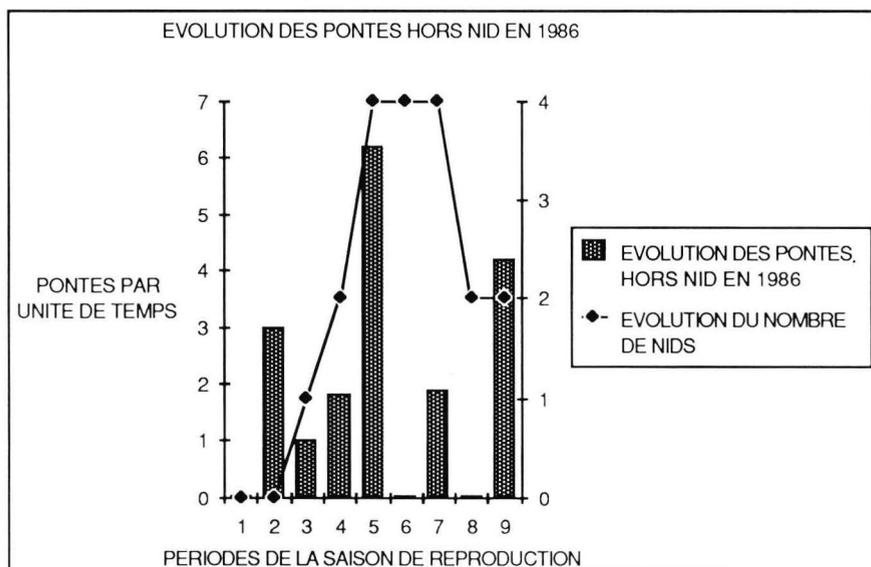


Fig. 23. *Symphodus tinca*. Le nombre global de pontes effectuées par les femelles en dehors des nids en 1986 semble montrer trois pics : un premier au début et un deuxième à la fin de la saison de reproduction, alors que le nombre de nids disponibles est faible, et un troisième au moment du pic d'activité sexuelle de la saison de sept jours; les nids pris en compte sont ceux défendus depuis plus de cinq jours et ne devant pas être abandonnés avant cinq jours.

1.3c. Comportement vis-à-vis des « nouveaux » nids : le comportement « d'essai »

En entrant dans un nid, les femelles peuvent montrer un comportement particulier, que nous appellerons « d'essai » (WARNER, communication personnelle). Nous pourrions imaginer ce comportement anthropomorphiquement en disant que les femelles de *Symphodus tinca* « examinent attentivement le nid ». En effet, les femelles inclinent leur corps vers le bas et se déplacent doucement de gauche à droite, le museau au ras des algues, pendant que le mâle parade autour d'elles. Souvent, elles quitteront le nid sans y pondre.

Nous avons constaté que ce comportement apparaissait plus fréquemment au début du cycle de nidification. En effet, durant les cinq premiers jours de nidification, 11 % des femelles exhibent ce comportement. Après cette période, seulement 3 % des femelles le montrent encore. L'interprétation de ce comportement pourrait être que les femelles « testent » les nids qui ne sont défendus que depuis quelques jours.

1.3d. Influence des satellites sur le comportement des femelles

En se précipitant dans le nid pour y parasiter* une ponte, les mâles satellites et parasites provoquent généralement le départ de la femelle hors du nid. Souvent, même, en se précipitant vers une femelle qui aborde le nid, ces mâles provoquent la fuite de la femelle, qui fait demi-tour avant d'entrer dans le nid.

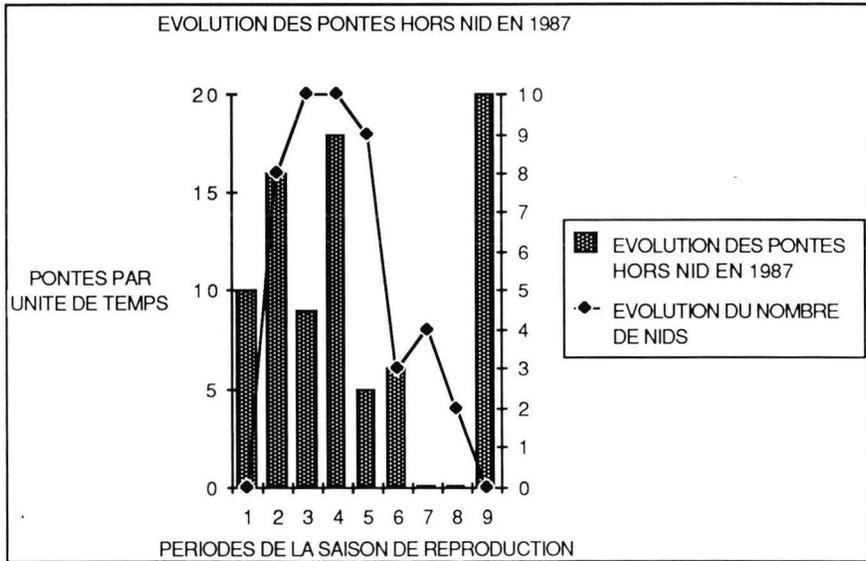


Fig. 24. *Symphodus tinca*. Comme en 1986, le nombre global de pontes effectuées par les femelles en dehors des nids en 1987 semble montrer trois pics : un premier au début et un deuxième à la fin de la saison de reproduction, alors que le nombre de nids disponibles est faible, et un troisième au moment du pic d'activité sexuelle de la saison de reproduction. La saison de reproduction est divisée en neuf périodes de sept jours; les nids pris en compte sont ceux défendus depuis plus de cinq jours et ne devant pas être abandonnés avant cinq jours.

Comme l'indique la **figure 25**, le nombre de départs provoqués par les mâles satellites et les mâles parasites augmente au cours du temps pour atteindre la proportion de 80 % à 100 % des départs après 7 jours de nidification.

RESUME IV.5 : L'étude du comportement des femelles montre que 1) leurs déplacements leur permettent de visiter tous les mâles de la zone de travail, 2) la taille moyenne des femelles pondant dans les nids est supérieure à la taille moyenne des femelles pondant hors des nids, 3) la stratégie de ponte adoptée par les femelles change au cours de la saison de reproduction, 4) les femelles semblent « tester » les nids jeunes, 5) autour des nids, les femelles semblent éviter le contact avec les mâles parasites et satellites.

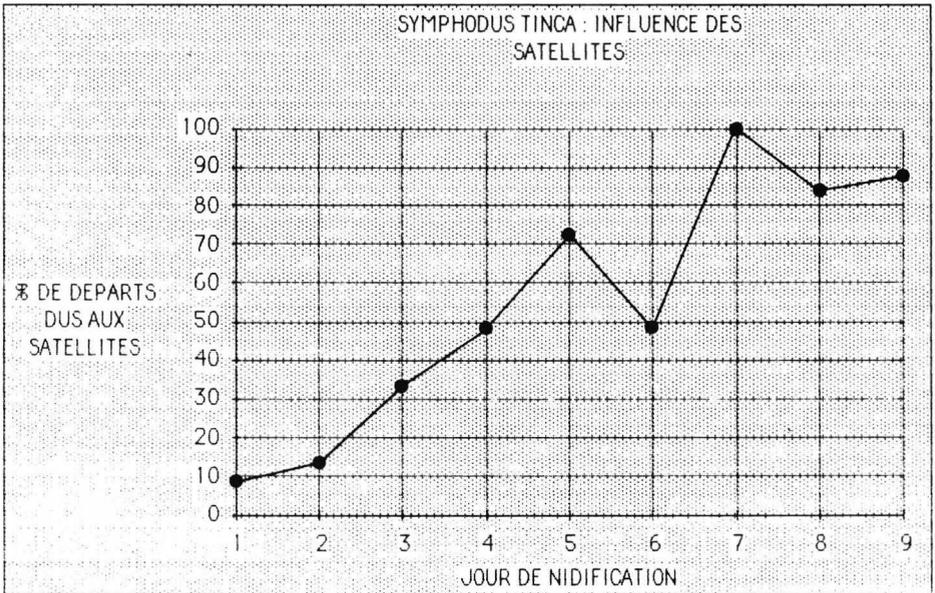


Fig. 25. *Symphodus tinca*. Proportion des femelles qui quittent le nid à cause des satellites qui gravitent autour de celui-ci, durant les neuf premiers jours de nidification.

1.4. MECANISME PROPOSE POUR LE SYSTEME D'APPARIEMENT

Nous avons commencé ce chapitre en exposant les résultats que nous avons obtenus lors de la mesure du succès reproducteur des mâles nidificateurs et non nidificateurs (résumé IV.1). Nous avons comparé ces mâles entre eux, en fonction de leur succès reproducteur, en les rangeant par classe de taille (résumé IV.2). Nous avons constaté l'existence d'une période de latence d'environ 5 jours en-deçà de laquelle beaucoup de nids sont abandonnés (résumé IV.3). Ensuite, nous avons présenté les résultats de la mesure des paramètres par lesquels nous avons caractérisé les mâles et le site qu'ils défendent (résumé IV.4). Enfin, nous nous sommes attachés à l'étude du comportement des femelles (résumé IV.5). Nous pouvons donc maintenant proposer un mécanisme pour le système d'appariement de *Symphodus tinca* qui soit compatible avec ces résultats. Dans la partie suivante de ce chapitre, nous testerons le mécanisme proposé par la voie de l'expérimentation.

L'hypothèse de travail que nous proposons se base, principalement, sur les faits suivants :

- 1) Les femelles ne semblent pas exercer de discrimination, ni entre les mâles nidificateurs, ni entre les mâles non nidificateurs, ni entre les gros mâles non nidificateurs et les mâles nidificateurs.
- 2) Par contre, la stratégie de reproduction qu'elles suivent semble varier en fonction de la période de la saison de reproduction et de la taille des femelles considérées.
- 3) Les femelles semblent vouloir éviter la présence des mâles satellites dans les nids. Cette tendance pourrait leur faire éviter les nids trop entourés de satellites.

Nous proposons le mécanisme d'appariement suivant : une certaine sélection serait exercée par le système socio-reproducteur plutôt que par le choix du partenaire de reproduction. Ce système, en effet, semble défavoriser les petits mâles par rapport aux plus gros (seuls les plus gros mâles sont nidificateurs et, en dehors des nids, la dominance s'établit par la taille). De plus, les femelles adapteraient leur stratégie de reproduction en fonction des circonstances en pondant hors des nids quand ceux-ci sont jeunes, ou trop vieux, et donc fortement susceptibles d'être abandonnés. L'action des mâles parasites et satellites, en engendrant une certaine perturbation autour des nids, effrayerait les femelles, les empêchant d'accéder au nid (phénomène d'autant plus marqué que les femelles seraient plus petites).

2. PARTIE EXPERIMENTALE

Nous exposerons dans cette partie trois expériences différentes, par lesquelles nous avons testé le mécanisme que nous proposons ci-dessus.

La première expérience concerne le fait que les femelles semblent pondre davantage hors des nids quand les nids disponibles sont fortement susceptibles d'être abandonnés. Une explication de ce phénomène pourrait être que le taux de survie des œufs déposés hors des nids est plus élevé que celui des œufs déposés dans un nid abandonné. Au cours de cette première expérience, nous mesurerons donc le taux de survie des œufs dans les différents milieux dans lesquels ils sont susceptibles d'être déposés.

La deuxième expérience servira à tester l'influence des mâles satellites et parasites sur le comportement des femelles. Selon notre hypothèse, un grand nombre de ces mâles gravitant autour d'un nid empêche les femelles d'y pondre. L'expérience consistera donc à modifier, en capturant une partie, le nombre de mâles parasites et satellites gravitant autour des nids.

La troisième expérience visera à tester si le comportement des femelles est influencé par la quantité d'œufs présents dans le nid. En effet, le mécanisme d'appariement proposé page 204 suppose que les femelles sont capables d'évaluer l'âge d'un nid. Un moyen de datation simple serait d'évaluer la quantité d'œufs présents dans ce nid.

Pour chaque expérience, nous détaillerons les méthodes suivies, les différentes solutions que nous pouvons envisager et les résultats que nous avons obtenus.

2.1. EXPERIENCE DE MORTALITE DES ŒUFS

2.1a. Méthodes

Présentée une première fois par LEJEUNE (1985), cette expérience comporte les trois étapes classiques (chapitre II, p. 163).

Dans un premier temps, nous récoltons dans les nids un certain nombre de brins d'algue portant des œufs (les œufs adhèrent aux algues constituant le nid). Nous ramè-nons ces échantillons d'algue au laboratoire, nous colorons les œufs puis nous comptons le nombre d'œufs qui y adhèrent et nous fixons un numéro sur chaque brin (petit morceau de plomb qui sert aussi de lest).

Dans un second temps, nous déposons, pour une durée de 24 heures, ces brins d'algue numérotés dans les milieux que nous voulons tester : soit dans les nids de chaque mâle nidificateur de notre zone de travail, soit dispersés hors des nids à travers notre zone de travail, ou encore dans des nids venant d'être abandonnés par le mâle nidificateur (en tout une quarantaine de points). Dans chaque cas, une dizaine de brins d'algues numérotés sont déposés dans un cercle d'un rayon de 1 m.

Dans un troisième temps, enfin, nous récupérons nos échantillons et nous comptons pour chacun d'eux le nombre d'œufs qui y adhèrent encore.

Parallèlement, des tests sont effectués pour évaluer la mortalité naturelle des œufs (échantillons gardés en laboratoire) et les pertes occasionnées par la manipulation (les échantillons sont traités exactement de la même façon que lors de l'expérience réelle sauf qu'ils sont repris immédiatement).

2.1b. Solutions envisagées

Le taux de survie des œufs devrait être maximum dans les nids défendus activement par le mâle nidificateur. Par contre, ce taux devrait être minimum dans les nids abandonnés, qui ne sont donc plus défendus par le mâle. Pour les œufs déposés hors des nids, le taux de survie des œufs devrait se situer à un niveau intermédiaire aux deux précédents. Enfin, tous les nids défendus activement devraient montrer un taux de survie comparable. En effet, le mécanisme proposé implique que le comportement des femelles soit influencé par le taux de survie des œufs, et nous avons constaté (p. 194) qu'il ne semblait pas y avoir de différence significative de succès reproducteur (FEC/H) entre les mâles nidificateurs de notre zone de travail.

2.1c. Résultats

Les **tableaux 53 et 54** donnent les résultats que nous avons obtenus au cours de la saison de reproduction 1986. Nous constatons que le taux moyen de survie des œufs hors des nids est de 26 %, soit la valeur donnée par LEJEUNE (1985). Par contre, le taux de survie des œufs dans les nids semble inférieur à la valeur donnée par LEJEUNE puisque nous retrouvons 59 % des œufs après l'expérience contre environ 95 % pour LEJEUNE. Cependant, la différence mesurée reste largement significative ($p \leq 0.0001$ par ANOVA). Nos expériences ont été réalisées au cours de deux périodes séparées dans le temps, la première du 5 au 7 mai 1986 (dans les nids et hors des nids) et la seconde du 15 au 24 mai 1986 (dans les nids) et du 20 au 24 mai 1986 (hors des nids). Nous avons donc comparé ces deux périodes. Le taux moyen de survie des œufs dans les nids semble ne pas changer entre les deux périodes (**tabl. 53**). Par contre, il change de façon significative pour les œufs abandonnés hors des nids puisqu'il passe de 35 % d'œufs survivants pour la première période à 17 % d'œufs survivants pour la deuxième période ($0.0001 < p \leq 0.005$ par ANOVA).

Si on compare les mâles entre eux suivant le pourcentage d'œufs qui survivent 24 heures, on constate qu'au cours de la première période il n'y a pas de différence significative entre les mâles par ANOVA ($0.10 < p \leq 0.25$). Par contre, les différences mesurées entre les mâles au cours de la deuxième période atteignent un seuil significatif ($0.025 < p \leq 0.05$ par ANOVA).

Dans les nids abandonnés depuis moins de 48 heures, le taux de survie des œufs semble proche de zéro après 24 heures et apparaît donc nettement inférieur à ce qu'il est pour les œufs déposés hors des nids (VAN DEN BERGHE, communication personnelle).

RESUME IV.6 : La mesure expérimentale du taux de survie des œufs montre que ce taux est maximum pour les œufs déposés dans des nids activement défendus, nettement plus faible quand les œufs sont déposés hors des nids et presque nul quand les œufs sont déposés dans des nids abandonnés. Cette observation expliquerait que les femelles pondent plus hors des nids quand les nids disponibles sont très jeunes (et donc fortement susceptibles d'être abandonnés).

2.2. EXPERIENCE DE MANIPULATION DU NOMBRE DE MALES SATELLITES ET PARASITES

2.2.a. Méthodes

Réalisée à onze reprises, cette expérience comporte les trois phases suivantes :

- Lors de la première phase, le succès reproducteur du mâle nidificateur est mesuré de façon la plus précise possible au cours d'une période de 10 minutes précédant immédiatement l'expérience. Nous tiendrons compte du nombre de femelles entrant dans le nid (FEM/10 min), du nombre de pontes déposées dans le nid (PON/10 min), du nombre de pontes déposées en moyenne par chaque femelle (PON/F), de la proportion de femelles entrant dans le nid et y pondant effectivement (% FEM PONDENT) ainsi que du nombre de femelles qui quittent le nid sans y pondre (FEM QUITTE). Le succès reproducteur du mâle nidificateur et des mâles satellites et parasites sera calculé comme dans le cas de *Symphodus ocellatus* (chapitre III, p. 172) en fractionnant chaque ponte par le nombre de mâles qui la fécondent (FEC/H -MALE N- pour le mâle nidificateur et FEC/H -MALE S- pour les mâles satellites et parasites) selon la méthode adoptée par WARNER et LEJEUNE (1985).
- Lors de la deuxième phase, les mâles parasites et satellites sont capturés ou chassés loin du nid. Les mâles capturés sont gardés à proximité dans un filet flottant. Cette phase dure environ 5 minutes.
- La troisième phase de l'expérience a lieu immédiatement après la capture des mâles. Elle consiste en la mesure du succès reproducteur du mâle nidificateur et des mâles parasites et satellites selon les mêmes paramètres que ceux utilisés lors de la première phase. Ensuite, le succès reproducteur est également mesuré durant une période de 10 min, 24 heures après l'expérience. A ce moment, soit les mâles parasites et satellites sont de retour, soit ils sont toujours absents.

2.2.b. Solutions envisagées

Nous envisageons trois solutions différentes à cette expérience. Si les femelles évitent effectivement le contact avec les satellites et les mâles parasites, la diminution de leur nombre devrait permettre aux femelles d'entrer plus souvent dans le nid et d'y pondre plus. Le succès reproducteur du mâle nidificateur devrait donc augmenter et rester élevé après 24 heures dans le cas où les mâles satellites et les mâles parasites sont toujours absents, ou être revenu au même niveau qu'avant l'expérience dans le cas où les mâles satellites et les mâles parasites sont revenus autour du nid.

Si, par contre, le comportement des femelles n'est pas affecté par les mâles satellites et parasites, les différents paramètres mesurés ne devraient pas varier au cours de l'expérience.

Enfin, si c'est la présence des mâles satellites et parasites qui attire les femelles, alors le succès reproducteur du mâle nidificateur devrait diminuer avec la diminution du nombre de ces mâles.

2.2c. Résultats

Présentés par VAN DEN BERGHE, WERNERUS et WARNER (1989), les résultats des onze expériences sont repris par le **tableau 55**. On constate à la lecture de ce tableau que chacun des paramètres mesurés varie fortement au cours de l'expérience.

Le **tableau 55** montre que toutes ces différences sont significatives par ANOVA ($p < 0.05$) sauf primo quand on compare le nombre de femelles entrant dans le nid après l'enlèvement des mâles satellites et ce même nombre mesuré après le retour des mâles satellites et parasites, et secundo quand on compare le succès reproducteur des mâles satellites et parasites après l'enlèvement des mâles avec le succès reproducteur de ces mâles après leur retour.

On constate, en particulier, que le nombre de femelles entrant dans le nid et le quittant sans avoir pondu (**FEM QUITTE**) passe de 9.0 femelles à 1.0 femelles après l'enlèvement des mâles. De plus, ce nombre revient à 7.8 femelles si les satellites et les parasites sont de retour le lendemain alors qu'il est de 0.0 femelles dans le cas où les satellites et les parasites sont toujours absents après 24 heures. De même, le nombre de pontes effectuées par ces femelles avant de quitter le nid (**PON/F**) passe de 2.3 pontes à 6.0 pontes après l'enlèvement des mâles. Le lendemain, ce même nombre retombe à 1.3 pontes si les satellites et les parasites sont revenus alors qu'il reste de 6.3 PON/F si ces mâles sont toujours absents.

De cette façon, le nombre de pontes effectuées dans le nid (**PON/10 min**) augmente spectaculairement avec l'enlèvement des mâles parasites et des mâles satellites puisqu'il passe de 6.8 pontes à 40.7 pontes. Le lendemain, si les mâles sont de retour, ce nombre revient à 2.7 pontes, mais il reste de 38.3 pontes si les mâles satellites et parasites ne sont pas revenus.

Le nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur (**FEC/H MALE N**) augmente tout aussi spectaculairement en passant de 1.5 fécondations à 40.7 fécondation après l'enlèvement des mâles parasites et satellites. Dans le cas où ces mâles sont de retour le lendemain, le succès reproducteur du mâle nidificateur retombe à 2.6 FEC/H tandis que dans le cas contraire, il se maintient à 38.2 FEC/H.

<p>RESUME IV.7 : Le nombre de pontes déposées par les femelles dans les nids semble négativement influencé par le nombre de mâles parasites et satellites autour des nids. En effet, la diminution expérimentale de ce dernier nombre augmente fortement le succès reproducteur des mâles nidificateurs.</p>

2.3. EXPERIENCE DE MANIPULATION DU NOMBRE D'ŒUFS PRESENTS DANS LE NID

2.3a. Méthodes

Cette expérience se déroule de la façon suivante :

- Dans un premier temps, le succès reproducteur du mâle nidificateur est mesuré (nombre de pontes fécondées par heure d'observation, nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation, nombre de pontes déposées par chaque femelle).
- Dans un second temps, une grande partie des algues constituant la couche superficielle du nid est enlevée et remplacée par une quantité équivalente d'algues « vierges » (prélevées aux alentours du nid et ne portant pas d'œufs).
- Dans un troisième temps, le succès reproducteur du mâle nidificateur est remesuré (immédiatement après la manipulation, durant une période équivalente à la première et selon les mêmes paramètres).

Parallèlement, une série de tests est effectuée afin de déterminer si la manipulation elle-même n'induit aucun changement comportemental de la part des femelles ou du mâle nidificateur. Ces tests se déroulent exactement de la même façon que l'expérience réelle, mais les algues retirées du nid ne sont pas remplacées par des algues vierges, elles sont simplement remises en place, dans le nid. Si ces tests n'affectent pas le comportement des partenaires de façon significative, nous considérons que les résultats de nos expériences ne sont pas influencés par la manipulation.

2.3b. Solutions envisagées

Il ne semble y avoir que deux solutions à cette expérience. Soit le succès reproducteur du mâle nidificateur reste inchangé, les femelles continuant d'entrer dans le nid et d'y pondre de la même façon qu'avant l'expérience. Soit les femelles cessent de pondre ou pondent moins dans les nids dont le nombre d'œufs a diminué suite à la manipulation.

2.3c. Résultats

Réalisées dans le cadre de notre collaboration avec WARNER et VAN DEN BERGHE (données non publiées), ces expériences ont montré, d'une part, que le comportement des femelles n'était pas modifié par la manipulation elle-même. En effet, dans les nids dont les algues ont été simplement manipulées, sans être remplacées par des algues vierges, les femelles continuent à pondre de la même façon, le succès reproducteur du mâle restant inchangé. Par contre, dans les nids dont une grande partie des algues a été remplacée par une quantité équivalente d'algues vierges prélevées autour du nid, les femelles cessent de pondre et le succès reproducteur du mâle tend vers zéro. Souvent, même, le mâle abandonnera le nid.

<p>RESUME IV.8 : La diminution expérimentale du nombre d'œufs se trouvant dans un nid montre que ce nombre influence le comportement des femelles, qui cessent de pondre dans les nids qui ne contiennent presque plus d'œufs. Les femelles semblent donc capables d'évaluer la quantité d'œufs présente dans un nid.</p>
--

3. DISCUSSION

Nous avons étudié, dans ce chapitre, le système d'appariement de *Symphodus tinca*. Dans un premier temps, nous avons successivement présenté les résultats obtenus lors de la mesure du succès reproducteur des mâles nidificateurs et des mâles non nidificateurs (résumé IV.1), les résultats de la comparaison des mâles entre eux, rangés par classe de taille (résumé IV.2), les résultats de la mesure de la durée du cycle de nidification (résumé IV.3), les résultats de la mesure des paramètres par lesquels nous avons caractérisé les mâles et les sites qu'ils défendent (résumé IV.4) et les résultats que nous avons obtenus lors de l'étude du comportement des femelles (résumé IV.5). Toutes ces données nous ont permis de proposer alors un mécanisme concernant le fonctionnement du mode d'appariement de *Symphodus tinca*. Dans un second temps, nous avons testé expérimentalement ce mécanisme en mesurant le taux de survie des œufs dans différentes situations (résumé IV. 6), en manipulant le nombre de mâles satellites et parasites présents autour du nid (résumé IV. 7) et en manipulant le nombre d'œufs présents dans les nids (résumé IV. 8). Nous allons maintenant, dans cette dernière partie, discuter ce mécanisme en tenant compte de l'ensemble de nos résultats.

Hormis les capacités de déplacement des femelles, nous constatons qu'aucun de nos résultats ne semble traduire l'existence d'un choix du partenaire de reproduction. Nous présentons ci-dessous un résumé de nos principaux résultats.

3.1. REVUE SUCCINCTE DES POINTS IMPORTANTS

3.1.a. Mesure du succès reproducteur des mâles

- 1) On ne constate aucune différence significative de succès reproducteur entre les mâles nidificateurs (FEC/H), en 1986 et en 1987.
- 2) On ne constate aucune différence significative de succès reproducteur entre les mâles non nidificateurs (pour les 5 paramètres utilisés), en 1986 et en 1987.
- 3) En 1987, le nombre de femelles entrant dans les nids, le temps passé par les femelles dans les nids et le nombre de mâles parasites et satellites chassés du nid varient significativement entre les mâles.
- 4) Des différences de succès reproducteur entre mâles n'apparaissent que quand on compare les plus petits mâles (c'est-à-dire les jeunes individus) avec les mâles plus grands (c'est-à-dire plus âgés).
- 5) Les mâles montrent une forte tendance à abandonner leur nid pendant les cinq premiers jours du cycle de nidification.
- 6) Les nids abandonnés sont caractérisés par une forte pression des mâles parasites.

3.1.b. Mesure des paramètres caractérisant les mâles et les sites

Aucun des paramètres mesurés ne peut être corrélé au succès reproducteur des mâles (taille, agressivité, efficacité des soins parentaux, profondeur du site de nidification).

3.1c. Comportement des femelles

- 1) Les déplacements effectués par les femelles leur permettent de visiter tous les mâles de la zone de travail.
- 2) La taille moyenne des femelles pondant dans les nids est supérieure à la taille moyenne des femelles pondant hors des nids.
- 3) La stratégie de ponte adoptée par les femelles change au cours de la saison de reproduction.
- 4) Les femelles ont tendance à montrer un comportement de « test » en abordant les nids âgés de moins de 5 jours.
- 5) Autour des nids, les femelles semblent éviter le contact avec les mâles parasites et satellites.

3.1d. Expériences

- 1) Le taux de survie des œufs suit la progression décroissante : nids défendus activement, hors des nids, nids abandonnés.
- 2) La présence d'un grand nombre de mâles parasites et satellites autour d'un nid semble empêcher les femelles d'y pondre.
- 3) La quantité d'œufs présents dans les nids semble influencer le comportement des femelles.

3.2. LE SYSTEME D'APPARIEMENT DE *SYMPHODUS TINCA*

Notre première question en commençant l'étude des systèmes d'appariement de quatre espèces de labridés méditerranéens concernait l'existence même du choix du partenaire de reproduction chez ces espèces (introduction).

Parmi nos résultats, seules les capacités de déplacement des femelles, qui leur permettent de visiter tous les mâles de notre zone de travail, semblent indiquer que ces femelles ont la possibilité d'effectuer ce choix.

Cependant, pour la plupart des auteurs, le principal indice de l'existence d'un choix du partenaire est la présence de différences de succès reproducteur entre les mâles. Nous constatons que de telles différences ne semblent pas exister chez *Symphodus tinca* (sauf quand on compare les mâles regroupés en deux catégories de taille, voir ci-dessous).

Cependant, les **tableaux 38 et 39** montrent quand même des variations importantes du succès reproducteur entre les mâles nidificateurs. Ces variations, bien que non significatives, pourraient refléter un choix exercé par les femelles, par exemple en fonction du nombre d'œufs contenus par le nid (ce nombre pouvant refléter une qualité du mâle, telle que l'efficacité des soins parentaux). Le fait que les mâles nidificateurs abandonnent les nids qui ne contiennent plus beaucoup d'œufs semble conforter cette hypothèse. Deux de nos résultats viennent cependant la contredire. D'abord, si l'on examine attentivement les **figures 22 et 26 à 28**, qui comparent le succès reproducteur des mâles qui garderont leur nid plus de cinq jours avec celui des mâles qui le garderont cinq jours maximum, on constate que le nombre total d'œufs déposés dans ces nids après trois jours est comparable alors que la **figure 22** montre clairement que les femelles abandon-

nent dès le quatrième jour les nids qui seront gardés au plus cinq jours. Ce comportement ne semble donc pas reposer sur le nombre d'œufs contenus dans le nid. Ensuite, le **tableau 49** montre qu'il ne semble y avoir aucune corrélation entre l'efficacité des soins parentaux (mesurée d'après le taux de survie des œufs dans les nids) et le succès reproducteur des mâles nidificateurs.

Nous avons proposé p. 205 un autre mécanisme pour le système d'appariement de *Symphodus tinca*. Ce mécanisme repose sur deux constatations.

- Le système socio-reproducteur de cette espèce favorise les plus grands mâles de la population par rapport aux plus petits. En effet, le succès reproducteur des petits mâles (c'est-à-dire les individus les plus jeunes de la population) est significativement inférieur au succès reproducteur des grands mâles (satellites et nidificateurs) (**tabl. 43** : le succès reproducteur des petits mâles est près de quatre fois plus faible que celui des grands mâles). Cette différence proviendrait, d'une part, de la hiérarchisation des mâles par la taille (les petits mâles n'arrivent à garder les femelles qu'ils parquent que 1.6 sec en moyenne, soit vingt fois moins longtemps que les grands mâles) et, d'autre part, du fait que seuls les plus grands mâles de la population construisent des nids (quand elles pondent dans les nids, les femelles évitent le contact avec les mâles parasites et satellites comme on peut le constater sur la **figure 25** et à la lecture des résultats de l'expérience de manipulation du nombre de mâles parasites et satellites). Dans ces conditions, DUNBAR (1983) et TURNER (1986) suggèrent que l'exercice d'un choix du partenaire peut ne pas apporter suffisamment de bénéfices par rapport à l'investissement consenti (en temps, en énergie, en risques de prédation, ...).
- La deuxième constatation est que la stratégie de ponte adoptée par les femelles de *Symphodus tinca* peut être modifiée en fonction des circonstances. Il semble, en effet, que les femelles pondent plus volontiers hors des nids quand les nids sont jeunes ou trop vieux. La raison en serait que plus un nid est jeune, ou trop vieux, plus le risque qu'il soit abandonné par son mâle est élevé. Or, si le taux de survie des œufs dans les nids défendus activement est très élevé par rapport au taux de survie des œufs déposés hors des nids, les chances de survie des œufs dans les nids abandonnés sont pratiquement nulles et donc inférieures à celles des œufs déposés hors des nids. A l'appui de cette hypothèse, notons :
 - 1) Qu'en plus du pic d'activité sexuelle de la saison de reproduction, il existe deux autres pics d'activité sexuelle en dehors des nids, l'un tout au début de la saison de reproduction, quand la plupart des nids disponibles sont jeunes, l'autre tout à la fin, quand les nids encore existants sont proches de la fin de leur cycle (**fig. 23 et 24**; **tabl. 52**).
 - 2) Nous constatons également que le comportement des femelles qui abordent un nid jeune, âgé de 5 jours au plus, est différent du comportement montré par les femelles qui approchent un nid plus âgé (11 % des femelles qui abordent les nids montrent le comportement « d'essai » quand les nids ont moins de 5 jours et seulement 3 % quand les nids ont plus de 5 jours).
 - 3) L'existence d'une période de latence de 5 jours au cours de laquelle les chances d'abandon du nid sont plus élevées que quand le nid est plus âgé peut être constatée sur la **figure 18**. Au delà de cette période critique, la durée de nidification la plus couramment observée est de 25 à 30 jours (près de trois nids sur quatre seront gardés plus de 20 jours).
 - 4) Sur les **tableaux 44 à 45 et 46** et les **figures 19, 22 et 26 à 28**, on remarque que ce qui distingue les nids abandonnés dans les 5 premiers jours de nidification des nids qui seront gardés plus longtemps est une pression très forte des mâles satellites et des mâles parasites (**fig. 28**). Cette pression des mâles

satellites et des mâles parasites aurait pour effet de limiter l'accès du nid aux femelles; la désertion des femelles entraînant l'abandon du nid par le mâle nidificateur. Ce raisonnement se base sur trois observations. La première est l'importance du nombre de femelles qui quittent le nid dans lequel elles sont occupées à pondre, au moment de la ruée des mâles satellites et des mâles parasites qui tentent de parasiter les pontes (fig. 25). La seconde concerne les résultats que nous avons obtenus lors de l'expérience de manipulation du nombre de mâles satellites et de mâles parasites qui montre qu'un grand nombre de ces mâles présents autour du nid limite fortement le nombre de pontes déposées par les femelles dans ces nids (tabl. 55). Et enfin, l'expérience de manipulation du nombre d'œufs présents dans les nids montre que les mâles nidificateurs sont susceptibles d'abandonner leur nid quand celui-ci ne contient qu'un faible nombre d'œufs.

- 5) L'expérience de manipulation du nombre d'œufs présents dans les nids montre que les femelles semblent capables d'évaluer cette quantité. Le comportement que nous avons qualifié « d'essai » pourrait être le reflet d'une telle évaluation effectuée par les femelles dans les nids âgés de moins de 5 jours. Cette capacité pourrait leur permettre d'évaluer l'âge des nids.

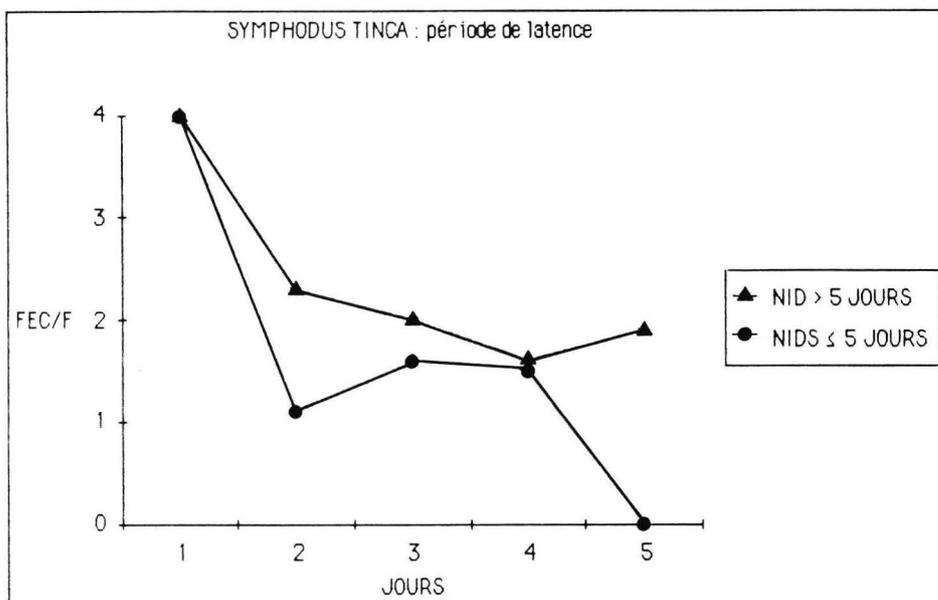


Fig. 26. *Symphodus tinca*. Nombre de pontes fécondées par femelle par les mâles nidificateurs qui garderont leur nid plus de cinq jours et les mâles nidificateurs qui ne le garderont que cinq jours maximum.

Le système d'appariement fonctionnerait donc, primo, par le biais du système socio-reproducteur qui semble défavoriser les petits mâles par rapport aux plus gros, secundo, par la compétition entre mâles (sélection intrasexuelle) et, tertio, par la capacité montrée par les femelles d'adapter leur stratégie de reproduction en fonction des circonstances en pondant hors des nids quand ceux-ci sont jeunes ou trop vieux, et donc fortement susceptibles d'être abandonnés. L'action des mâles parasites et satellites, en engendrant une certaine agitation autour des nids (ruée des mâles satellites et parasites dans le nid pour féconder la ponte des femelles, combat entre ces mâles, violentes attaques du

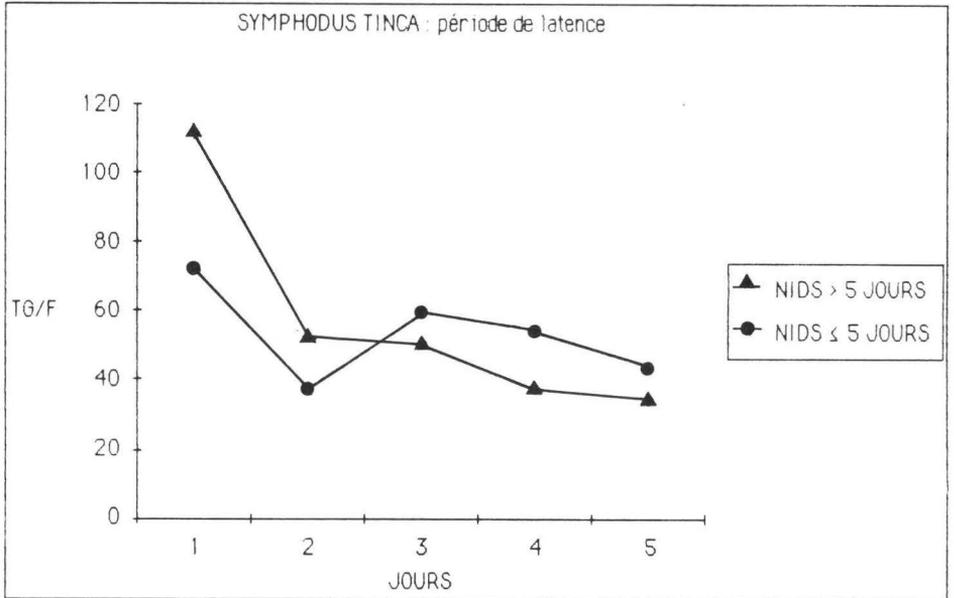


Fig. 27. *Symphodus tinca*. « Temps de garde » par femelle pour les mâles nidificateurs qui garderont leur nid plus de cinq jours et les mâles nidificateurs qui ne le garderont que cinq jours maximum. L'évolution des deux courbes semble plus ou moins similaire et ressemble à celle de la figure 26.

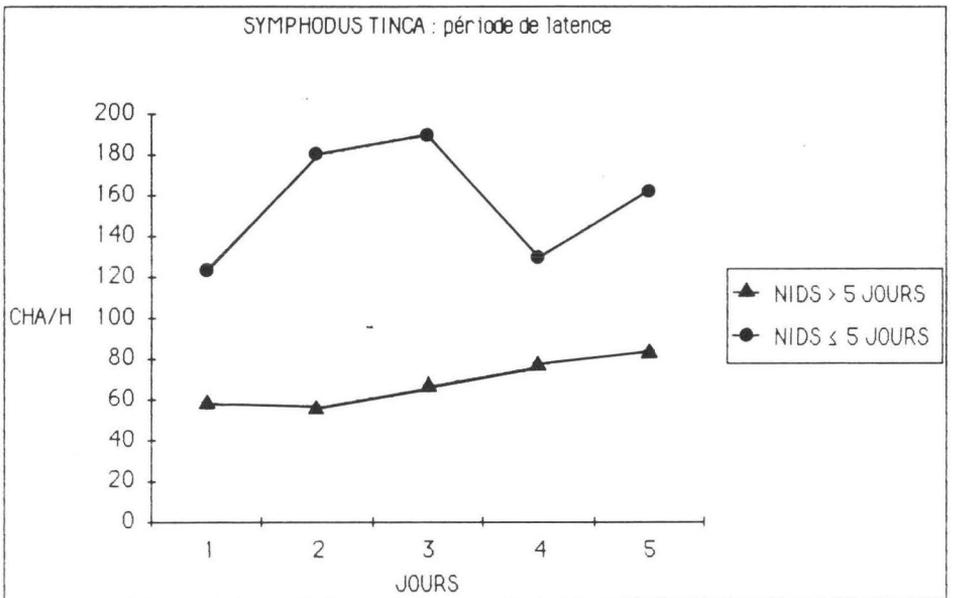


Fig. 28. *Symphodus tinca*. Nombre de mâles satellites chassés par heure d'observation par les mâles nidificateurs qui garderont leur nid plus de cinq jours et les mâles nidificateurs qui ne le garderont que cinq jours maximum. Ce nombre semble nettement plus élevé pour les mâles nidificateurs qui ne garderont leur nid que cinq jours maximum.

mâle nidificateur, particulièrement en cas de parasitage des pontes), effrayerait les femelles, les empêchant d'accéder au nid et serait une des principales causes de l'existence de cette période critique que nous évaluons à 5 jours environ.

Bien sûr, il est possible que le comportement des femelles et leur stratégie de reproduction soient uniquement influencés par l'action des mâles parasites et des mâles satellites et non en fonction de l'état des nids qu'elles rencontrent. Le système d'appariement de *Symphodus tinca* ne dépendrait alors que du système socio-reproducteur et de la compétition mâle-mâle (hiérarchie des mâles et action des mâles satellites et parasites). Cependant, cette interprétation ne permet pas d'expliquer les pics de reproduction observés hors des nids au début et à la fin de la saison, ni les résultats de l'expérience de manipulation du nombre d'œufs dans les nids qui semble effectivement influencer le comportement des femelles puisque celles-ci cessent de pondre dans les nids qui ne contiennent presque plus d'œufs.

Enfin, le fait que la présence des mâles satellites et des mâles parasites limite fortement le nombre de pontes que les femelles déposent dans les nids (expérience de manipulation du nombre de mâles parasites et satellites) pourrait être interprété dans un autre sens que celui que nous lui avons donné. En effet, ainsi que l'envisagent VAN DEN BERGHE, WERNERUS et WARNER (1989), cette observation pourrait être le reflet d'un rejet actif des mâles satellites et parasites et donc d'un choix exercé par les femelles en faveur des mâles nidificateurs. Ce raisonnement postule que les mâles nidificateurs, en ayant vécu plus longtemps que les autres mâles, ont fait preuve de bonnes capacités de survie et qu'ils représentent les « meilleurs » mâles de la population. Les femelles effectueraient donc un choix pour des « bons gènes ».

Cependant, l'hypothèse très sociobiologique d'un choix pour des bons gènes reste actuellement très controversée. En particulier, la question de la transmission des caractères phénotypiques d'un mâle à sa descendance se pose avec acuité, les caractères phénotypiques étant très fortement influencés par les conditions environnementales rencontrées par l'animal. Nous préférons l'hypothèse plus simple de la perturbation. A l'appui de cette dernière interprétation, nous constatons que la taille des femelles qui pondent dans les nids est très nettement supérieure à la taille des femelles qui pondent hors des nids. Si c'est la perturbation et l'agitation engendrée par les mâles satellites et parasites qui effraient les femelles, il semble logique que les femelles les plus grosses soient les moins influencées.

Pour conclure ce chapitre consacré à l'étude du système d'appariement de *Symphodus tinca*, remarquons le rôle « tampon » exercé au niveau des nids par les mâles satellites et les mâles parasites face à la sélection opérée par le système socio-reproducteur (succès reproducteur par classe de taille p. 195, expérience de manipulation du nombre de mâles parasites et satellites gravitant autour des nids p. 207). Nous avons mis en évidence un phénomène semblable pour *Symphodus ocellatus*.



Photo 5. *Thalassoma pavo* : individu initial.

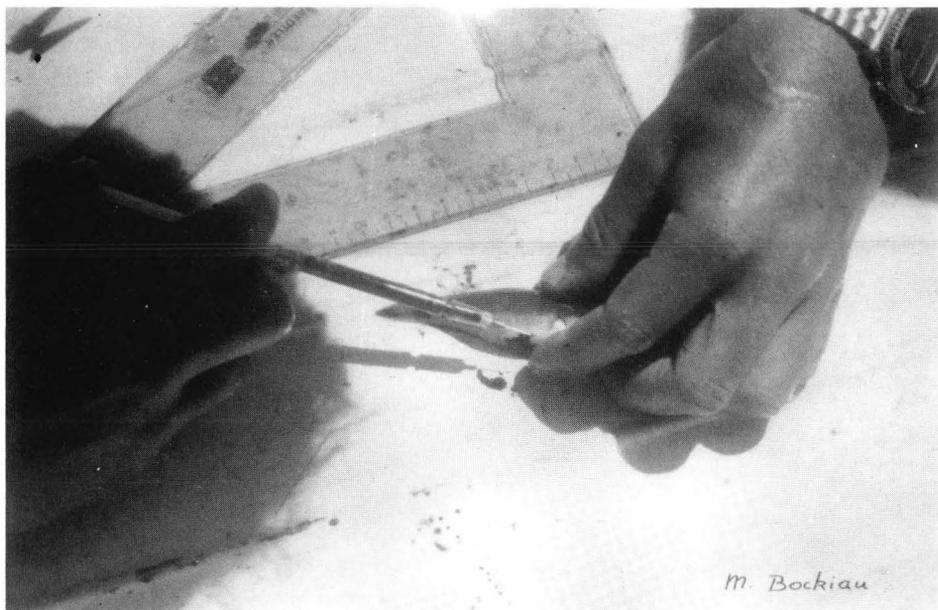


Photo 6. Marquage des poissons par injection sous-cutanée de bleu alcyan.

CHAPITRE V

Symphodus melanocercus

Pour mener à bien notre travail, dont le but est l'étude et la comparaison des systèmes d'appariement présentés par quatre espèces de labridés méditerranéens, notre démarche a suivi trois étapes successives (introduction, p. 125). La première consistait à nous familiariser avec les systèmes socio-reproducteurs des espèces concernées (chapitre II, p. 152). Les deux étapes suivantes seront présentées dans les deux premiers volets de ce chapitre qui en comportera trois :

- Dans le premier, nous présenterons et analyserons d'abord les résultats obtenus en mesurant le succès reproducteur des mâles territoriaux et des mâles parasites*. Nous aborderons ensuite la mesure des paramètres par lesquels nous avons caractérisé les mâles et les territoires qu'ils défendent. Enfin, nous nous occuperons du comportement des femelles (déplacements, répartition spatiale, sites de ponte, ...). A la fin de ce premier volet, nous présenterons notre hypothèse concernant le mode d'appariement montré par cette espèce.
- Dans le deuxième volet, nous présenterons les expériences que nous avons effectuées sur base de cette hypothèse (description de la méthode, solutions envisagées, résultats).
- Enfin, dans le troisième volet, nous discuterons de ces résultats et nous verrons comment notre hypothèse résiste aux expériences, ou comment elle doit être modifiée.

1. SUCCES REPRODUCTEUR - PARAMETRES - COMPORTEMENT DES FEMELLES

1.1. MESURE DU SUCCES REPRODUCTEUR

1.1a. Les mâles territoriaux

Le succès reproducteur des mâles constitue un des indices les plus importants dans la recherche d'un éventuel choix du partenaire de reproduction exercé par les femelles. Le succès reproducteur* d'un mâle est mesuré par le nombre de pontes que ce mâle féconde par heure d'observation (chapitre II, p. 157). Cependant, afin d'obtenir une mesure plus fine de ce succès reproducteur, nous avons également tenu compte de quatre autres paramètres susceptibles de l'influencer ou de traduire un choix exercé par la femelle : le nombre de femelles paradées par heure d'observation, le nombre de pontes fécondées par femelles, le temps passé par chaque femelle avec le mâle et le nombre de mâles parasites chassés par le mâle territorial par heure d'observation.

Le **tableau 56** présente la moyenne du succès reproducteur de l'ensemble des mâles, année par année. On constate que l'année 1987 semble avoir été une année moins active que les deux précédentes. Le nombre moyen de pontes fécondées par heure d'observation par l'ensemble des mâles, en 1985, est de 77.5 ± 23.1 fécondations et de 69.9 ± 28.8 fécondations par heure en 1986 alors qu'en 1987 ce même nombre n'est plus que de 56.4 ± 22.0 fécondations par heure. Nous aurons l'occasion de revenir ci-dessous sur cette observation. Cependant, le nombre de femelles visitant les territoires par heure d'observation et surtout le nombre de fécondation par femelle et le temps passé par les femelles avec les mâles semblent relativement constants. Le nombre de mâles parasites chassés par heure d'observation semble nettement plus faible en 1987 qu'en 1986 (18.0 ± 1.7 CHA/H en 1987 contre 39.1 ± 11.3 CHA/H en 1986).

Les **tableaux 57, 58 et 59** présentent les succès reproducteurs des mâles territoriaux que nous avons étudiés au cours des saisons 1985, 1986 et 1987. Puisque nous avons travaillé successivement trois années dans la même zone, nous avons choisi de désigner les mêmes sites par les mêmes lettres, étant entendu que les territoires qui recouvrent ces sites peuvent fluctuer quelque peu d'une année à l'autre (voir **fig. 29, 30 et 31**). D'autre part, le même territoire n'est pas nécessairement occupé par le même mâle d'une année à l'autre. Pour rendre compte aisément du changement ou de la pérennité des mâles, nous avons associé un chiffre à chaque lettre. Ainsi, la combinaison D1 reprise sur les **tableaux 57, 58 et 59** indique que le même mâle a occupé le territoire D (**fig. 29 à 31**) durant les trois années de notre étude; par contre, les combinaisons G1 et G2 respectivement des **tableaux 57 et 58**, reflètent le changement de mâle territorial sur le territoire G entre l'année 1985 et l'année 1986.

En analysant sommairement ces trois tableaux, nous pouvons d'ores et déjà effectuer quelques constatations. Le **tableau 57**, ainsi que le soulignaient WERNERUS (1985) et WERNERUS, MICHEL et VOSS (1987), montre qu'il semble exister des différences de succès reproducteur entre les mâles territoriaux. En effet, le nombre de pontes fécondées par heure d'observation va de 40.5 ± 42.6 FEC/H pour le mâle D1 à 111.6 ± 57.2 FEC/H pour le mâle F1. Le nombre de femelles paradées par heure d'observation va de 4.1 ± 3.0 FEM/H pour le mâle D1 à 11.5 ± 6.5 FEM/H pour le mâle G1. Le nombre de pontes fécondées en moyenne avec chaque femelle est maximum pour le mâle E1 avec 11.2 ± 13.9 FEC/F et minimum pour le mâle D1 qui n'obtient que 2.2 ± 2.6 FEC/F.

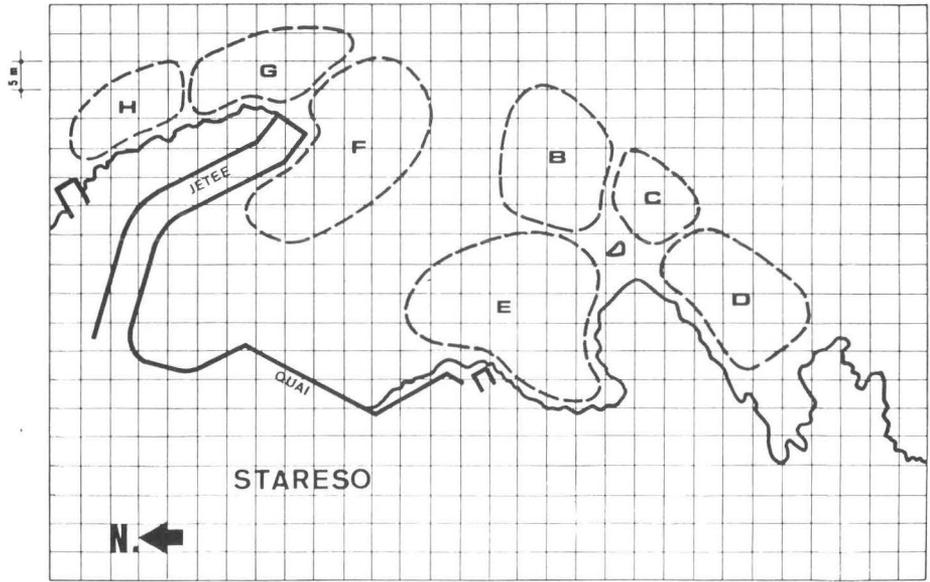


Fig. 29. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1985.

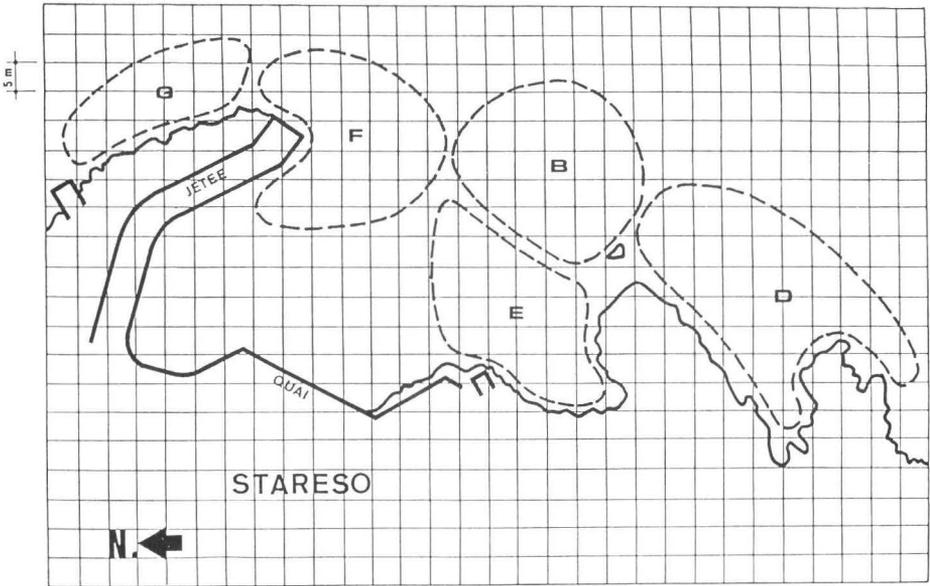


Fig. 30. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1986.

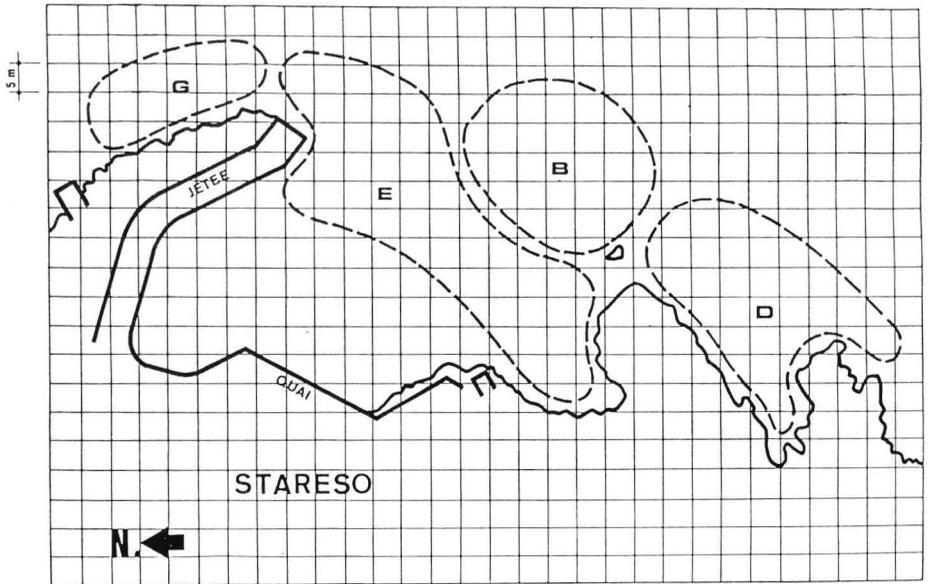


Fig. 31. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1987.

C'est également le mâle E1 qui garde ses femelles le plus longtemps avec un TG/F de 330 secondes (± 400 sec) et ce sont les mâles D1 et G1 qui les gardent le moins longtemps avec un TG/F de 140 secondes (± 102 sec pour D1 et ± 186 sec pour G1). Enfin, la proportion de paires mâle territorial - femelle qui se séparent suite à l'interférence d'un autre mâle va de 82 % des séparations pour le mâle C1 à 44 % des séparations pour le mâle D1.

Remarquons que, si des différences existent, elles ne vont pas toutes dans le même sens. Nous entendons par là que les paramètres utilisés pour caractériser le succès reproducteur des mâles semblent favoriser des mâles ou des territoires différents suivant le paramètre considéré. WERNERUS, MICHEL et VOSS (1987) prenaient l'exemple des mâles G1 et H1. C'est G1 qui reçoit nettement le plus de visites de femelles par heure d'observation (11.5 FEM/H pour G1 contre 4.8 FEM/H pour H1) alors que le paramètre « nombre moyen de pontes fécondées par femelle » semble, tout aussi nettement, favoriser le mâle H1 (7.4 FEC/F pour H1 contre 2.9 FEC/F pour G1). Ceci souligne l'importance d'affiner la mesure du succès reproducteur au moyen de plusieurs paramètres complémentaires.

Le **tableau 58** (succès reproducteur des mâles territoriaux en 1986) confirme les données du **tableau 57**. Cette confirmation est renforcée par une analyse de variance (ANOVA) effectuée sur l'ensemble des mâles, paramètre par paramètre et dont les résultats sont indiqués sur le tableau 8. Sur ce **tableau 60**, nous voyons que le nombre de pontes fécondées par heure d'observation atteint le seuil significatif de 0.05 (voir chapitre II, p. 165). Le maximum étant obtenu par le mâle E2 (113.2 FEC/H) et le minimum par le mâle D1 (36.3 FEC/H). Le nombre de femelles visitant les différents mâles atteint très largement le seuil de 0.05 par ANOVA ($p \leq 0.005$). C'est le mâle E2 qui reçoit le moins de visites par heure d'observation (10.1 FEM/H) et c'est le mâle G2 qui en reçoit le plus (22.6 FEM/H). Le temps moyen pendant lequel les mâles gardent leurs femelles est tout aussi largement sous le seuil de 0.05 ($p \leq 0.005$) avec un maximum de 320 sec pour le

mâle E2 et un minimum de 100 sec pour le mâle G2. La situation est la même si l'on considère le nombre de pontes fécondées par femelle (maximum pour E2 avec 13.8 FEC/F et minimum pour G2 avec 3.0 FEC/F). Enfin, le nombre de fois qu'un mâle territorial chasse un autre mâle par heure d'observation (un mâle parasite ou un autre mâle territorial) diffère de façon très significative également ($p \leq 0.0005$ par ANOVA). La valeur maximale est atteinte par le mâle B1 avec 64.2 CHA/H tandis que c'est le mâle E2 qui présente la valeur minimale (12.9 CHA/H).

Ainsi que nous l'avons montré pour les résultats que nous avons obtenus en 1985 (**tabl. 57**), ces différences de succès reproducteur entre mâles territoriaux montrées par les **tableaux 58 et 60** semblent favoriser des mâles différents selon le paramètre envisagé. Prenons l'exemple des mâles B1 et E2. Si l'on considère le nombre de femelles visitant ces mâles par heure d'observation, le mâle B1 devance nettement le mâle E2 avec 17.5 FEM/H contre seulement 10.1 FEM/H pour le mâle E2 (différence significative par test t de STUDENT : pour 21 DDL(1), $t = 2.444$, $0.01 < p < 0.025$, voir chapitre II, p. 163). Par contre, si l'on considère le nombre de pontes fécondées par femelle par ces mêmes mâles, la situation s'inverse. En effet, avec 13.8 FEC/F, c'est le mâle E2 qui devance le mâle B1 (3.7 FEC/F) de façon tout à fait significative (test t de STUDENT : pour 63 DDL, $t = -3.229$, $0.0005 < p < 0.005$).

Enfin, le **tableau 59** expose les résultats que nous avons obtenus lors de la mesure du succès reproducteur en 1987. Si nous reprenons le cas des mâles B2 et E2, nous constatons de nouveau que le mâle B2 reçoit significativement plus de visites de femelles que le mâle E2 (18.8 FEM/H contre 8.4 FEM/H, test t de STUDENT : 19 DDL, $t = 3.007$, $0.0005 < p \leq 0.005$) tandis que c'est avec le mâle E2 que les femelles restent le plus longtemps (244.2 sec contre 116.1 sec, test t de STUDENT : 52 DDL, $t = -2.212$, $0.01 < p \leq 0.025$). Cependant, les résultats de l'analyse de variance effectuée entre tous ces mâles, paramètre par paramètre (**tabl. 61**), montre que, si l'on considère l'ensemble des mâles, seul le nombre de visites de femelles par heure d'observation diffère de façon significative (minimum = 8.4 FEM/H pour le mâle E2, maximum = 18.8 FEM/H pour le mâle B2, $0.005 < p \leq 0.01$). Les autres paramètres se situent au-dessus du seuil significatif de 0.05.

RESUME V.1 : La mesure du succès reproducteur des mâles, par cinq paramètres complémentaires, montre qu'il existe des différences significatives pour chacun des paramètres utilisés. Cependant, ces différences ne vont pas toujours dans le même sens et ne « favorisent » pas toujours le ou les mêmes mâles. Le succès reproducteur peut être très différent, voire inversé, selon le paramètre considéré.

Pour terminer cette revue du succès reproducteur des mâles territoriaux, il nous reste à présenter un paramètre supplémentaire que nous avons utilisé au cours de la saison de reproduction 1986. Ce paramètre a été choisi afin de pouvoir comparer le succès reproducteur des mâles territoriaux en supprimant l'influence des facteurs « temps de garde par femelle » et « nombre de chasses par heure d'observation » (qui varient fortement d'un mâle à l'autre, voir plus haut). Nous avons mesuré, minute par minute, l'évolution du nombre moyen de pontes fécondées par chaque mâle pendant qu'il se trouvait effectivement en train de parader avec une femelle (FEC/MIN.F). Ceci devrait nous permettre, d'une part, de comparer les mâles « sur un pied d'égalité » et, d'autre part, de nous rendre compte si le nombre de pontes fécondées est plus élevé en début ou en fin de parade ou encore, si ce nombre est relativement constant tout au long du temps de parade. Nous at-

tendions donc deux résultats distincts et complémentaires de la mesure de ce paramètre, à savoir : pouvons-nous comparer, sur base de ce paramètre, les mâles qui gardent peu leurs femelles avec ceux qui les gardent longtemps ? Et, si cette comparaison est permise, existe-t-il des différences entre les mâles ? Si les femelles choisissent leur partenaire de reproduction, nous devrions pouvoir mettre en évidence de telles différences.

Les figures 32 à 35 présentent l'évolution du nombre de pontes fécondées par minute de parade par chacun des mâles. Nous avons cumulé les fécondations, de minute en minute, afin, d'une part, de mettre en évidence la linéarité de la fréquence de ponte au cours de la parade et, d'autre part, de pouvoir comparer les pentes des droites de régression. Si certains mâles fécondent plus de pontes par minute de parade, les pentes des droites de régression doivent être significativement différentes. Le tableau 65 présente les équations de ces droites ainsi que les résultats des tests effectués entre ces droites. Nous voyons que toutes les droites peuvent être considérées comme identiques (test t de STUDENT, $0.20 < p < 0.80$). De même, les coefficients de corrélation sont tous supérieurs à 0.9, ce qui montre que la fréquence de ponte reste constante au long de la parade, que celle-ci dure 10 minutes ou seulement 2 minutes.

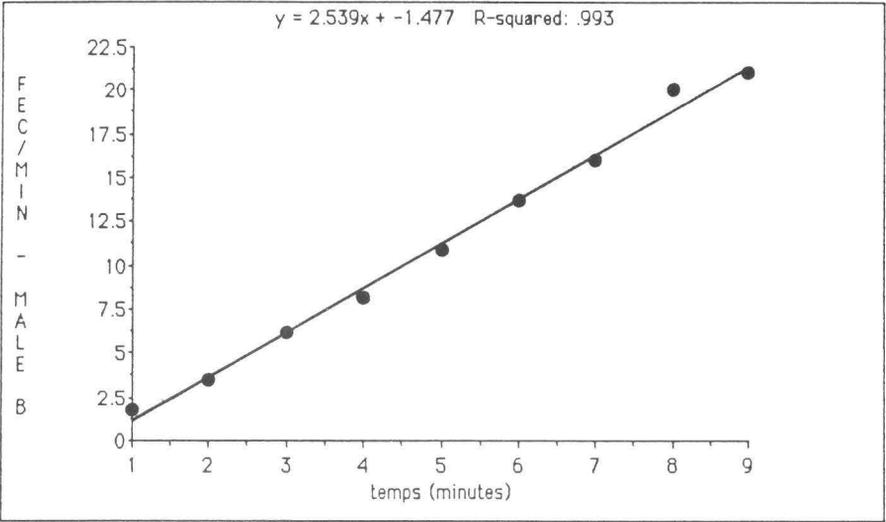


Fig. 32. *Symphodus melanocercus*. Nombre de pontes fécondées par minute par le mâle territorial B pendant qu'il se trouve réellement avec une femelle (les pontes sont cumulées). La fréquence de ponte reste constante tout au long de la parade.

Autrement dit, le fait d'avoir déjà pondu ou non ne semble pas modifier la réceptivité des femelles aux stimulations des mâles. Nous pouvons donc comparer entre eux les mâles qui gardent longtemps leurs femelles avec les mâles qui les gardent peu.

RESUME V.2 : La mesure du nombre de pontes fécondées par les mâles ramenée au temps réellement passé par chaque mâle avec une femelle montre qu'en fait les femelles pondent de la même façon et à la même fréquence avec tous les mâles territoriaux.

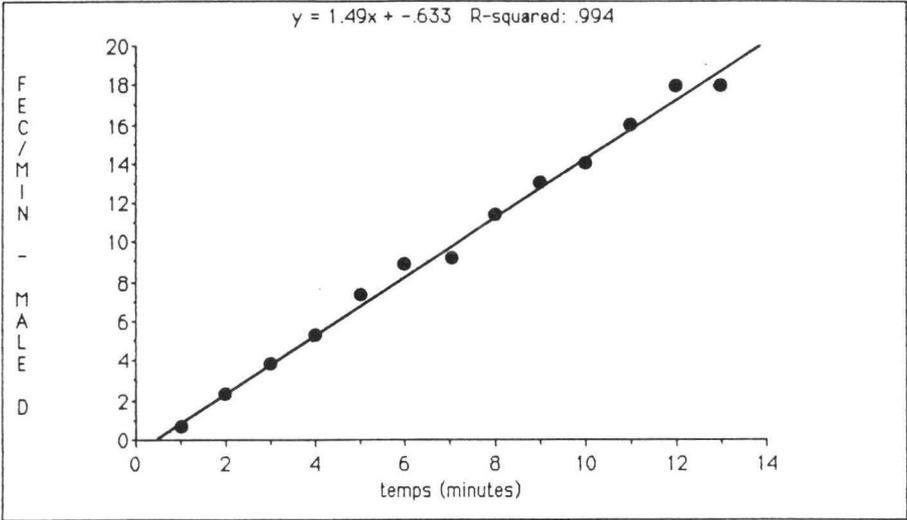


Fig. 33. *Symphodus melanocercus*. Nombre de pontes fécondées par minute par le mâle territorial D pendant qu'il se trouve réellement avec une femelle (les pontes sont cumulées). La fréquence de ponte reste constante tout au long de la parade.

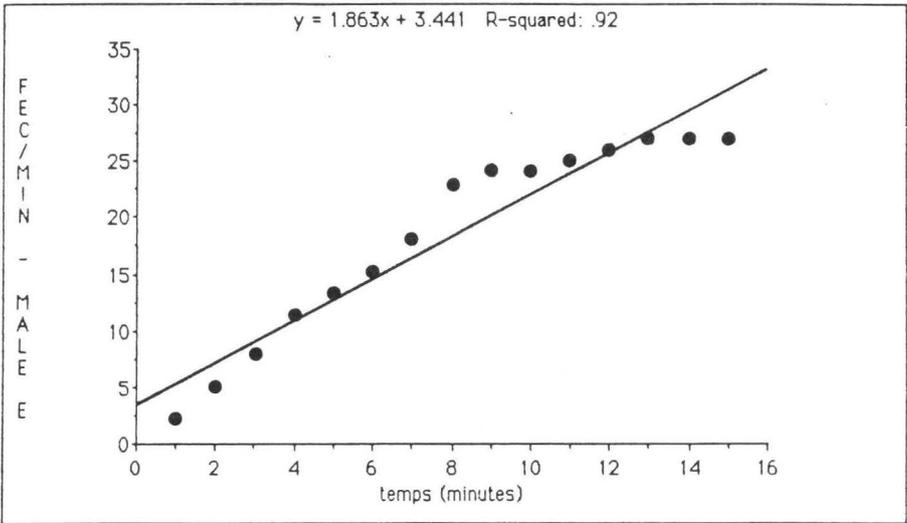


Fig. 34. *Symphodus melanocercus*. Nombre de pontes fécondées par minute par le mâle territorial E pendant qu'il se trouve réellement avec une femelle (les pontes sont cumulées). La fréquence de ponte reste constante tout au long de la parade.

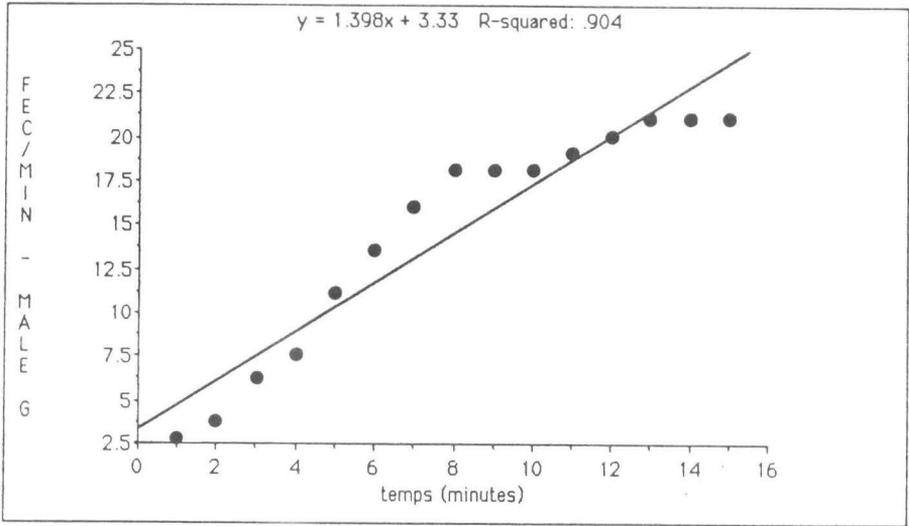


Fig. 35. *Symphodus melanocercus*. Nombre de pontes fécondées par minute par le mâle territorial G pendant qu'il se trouve réellement avec une femelle (les pontes sont cumulées). La fréquence de ponte reste constante tout au long de la parade.

1.1b. Les mâles non territoriaux

Au cours de la saison de reproduction 1986, en plus de nos cinq mâles territoriaux, nous avons également mesuré le **succès reproducteur de sept mâles parasites***. Ces mesures ont été faites selon le même principe et avec les mêmes paramètres que ceux utilisés pour caractériser les mâles territoriaux.

Le **tableau 62** présente les résultats que nous avons obtenus pour ces mâles tandis que le **tableau 63** présente l'ANOVA que nous avons effectuée sur ces résultats. L'analyse de ces tableaux montre qu'il existe des différences significatives de succès reproducteur entre ces mâles parasites. Ainsi, le nombre de femelles paradées par heure d'observation atteint le seuil significatif de 0.05 avec un maximum de 22.8 FEM/H pour le mâle S7 et un minimum de 9.7 FEM/H pour le mâle S2. Le temps durant lequel chaque mâle garde ses femelles varie aussi de façon significative puisque ce paramètre atteint le seuil de 0.005. C'est cette fois le mâle S2 qui présente la valeur maximum avec 228 sec tandis que la valeur minimum, 42 sec, est obtenue par le mâle S6. Cependant, ni le nombre de pontes fécondées par femelle, ni, surtout, le nombre de pontes fécondées par heure d'observation ne varient de façon significative par ANOVA. Les valeurs moyennes de ces paramètres sont de 3.2 ± 1.0 FEC/F et 45.8 ± 22.3 FEC/H.

Ainsi que nous l'avons fait pour les mâles territoriaux, nous avons mesuré pour un mâle parasite le nombre de pontes que ce mâle féconde en moyenne, minute par minute, au cours de la parade. Ceci nous permettra, comme dans le cas des mâles territoriaux, d'effectuer une comparaison plus rigoureuse entre ce mâle parasite et les mâles territoriaux. La **figure 36** montre, ainsi que nous l'avons déjà constaté pour les mâles territoriaux, que la fréquence de ponte reste relativement constante tout au long de la parade. Les femelles ne semblent donc montrer aucune tendance à pondre plus, ou moins, en début ou en fin de parade. De plus, la comparaison des pentes de la droite de

régression de ce mâle parasite avec celle du mâle territorial G2 (territoire au niveau duquel le mâle parasite a été mesuré) ne montre aucune différence significative par test t de STUDENT. Les femelles ne semblent donc pas privilégier le mâle territorial par rapport au mâle parasite en ce qui concerne la fréquence de ponte au long de la parade.

RESUME V.3 : La mesure du succès reproducteur des mâles parasites montre les mêmes résultats que pour les mâles territoriaux (voir R.V.1). La mesure du nombre de pontes fécondées par un mâle parasite pendant qu'il se trouve effectivement avec une femelle montre que les femelles pondent à la même fréquence avec les mâles parasites et les mâles territoriaux.

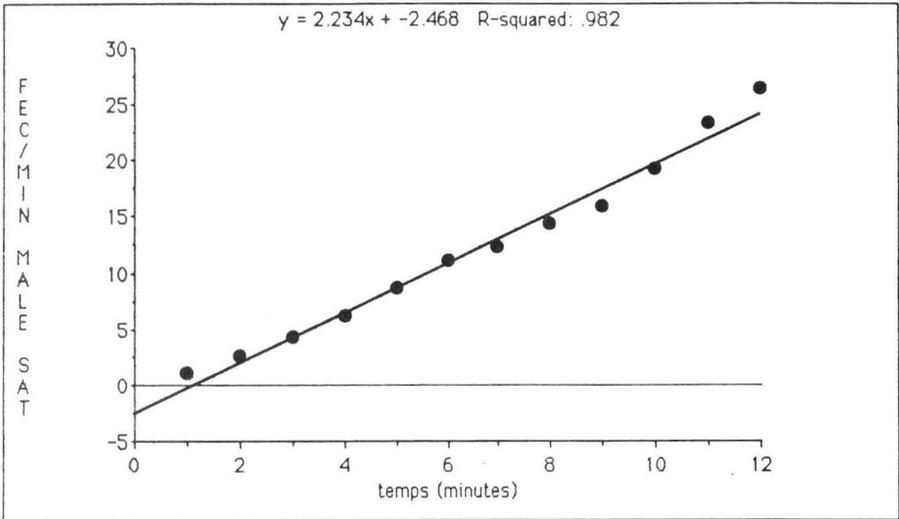


Fig. 36. *Symphodus melanocercus*. Nombre de pontes fécondées par minute par un mâle parasite pendant qu'il se trouve réellement avec une femelle (les pontes sont cumulées). La fréquence de ponte reste constante tout au long de la parade.

1.1.c. Comparaison des mâles territoriaux et des mâles non territoriaux

Enfin, nous avons comparé ces mâles entre eux en les répartissant par classe de taille. Nous avons ainsi formé trois classes de taille : taille supérieure ou égale à 75 mm, taille comprise entre 75 mm et 65 mm, taille inférieure à 65 mm. La plus grande de ces classes regroupe tous les mâles territoriaux ainsi que les deux plus grands mâles parasites de notre zone de travail (taille moyenne : $77.6 \text{ mm} \pm 3.4 \text{ mm}$). La classe moyenne ne regroupe que des mâles parasites, de taille relativement importante mais n'atteignant pas la taille minimale rencontrée chez les mâles territoriaux (moyenne = $67.3 \text{ mm} \pm 2.5 \text{ mm}$). Enfin, la dernière classe de taille (moyenne = $54.5 \text{ mm} \pm 0.7 \text{ mm}$) rassemble des mâles parasites dont la taille maximale est proche de la taille moyenne des femelles (taille

moyenne des femelles en Longueur Standard* -LS- : 61.1 mm \pm 7.0 mm, min. = 50 mm, max. = 73 mm, n = 29; ceci recoupe les données de WARNER et LEJEUNE (1985) qui mesurent des Longueurs Totales* -LT- de 58 mm à 84 mm dans notre zone de travail).

Le **tableau 64** présente les résultats de l'ANOVA effectuée entre ces trois classes de taille. Nous voyons que le nombre de pontes fécondées par heure d'observation atteint le seuil significatif de 0.05 par ANOVA, la différence significative se situant entre la plus petite classe de taille (33.7 FEC/H) et les deux autres classes (61.2 FEC/H et 68.2 FEC/H respectivement pour la classe moyenne et la grande classe). Cependant, les autres paramètres mesurés n'atteignent pas le seuil significatif de 0.05, bien que le temps pendant lequel chaque mâle garde ses femelles montre une certaine tendance à être plus court pour la plus petite classe de taille qui garde ses femelles en moyenne 85 sec contre 126 sec pour la classe moyenne et 143 sec pour la plus grande classe (soit près du double, un test t de STUDENT indique une différence significative entre la petite classe et les deux autres). Quant aux autres paramètres, ils sont largement non significatifs (valeurs moyennes : 17.4 FEM/H, $p > 0.25$; 19.0 CHA/H, $p > 0.25$ et 3.2 FEC/F, $0.10 < p \leq 0.25$).

RESUME V.4 : La comparaison de l'ensemble des mâles rangés en trois classes de taille montre que la plus petite classe de taille a significativement moins de succès reproducteur que les deux plus grandes (FEC/H : les autres paramètres sont non significatifs).

La différence de succès reproducteur entre petite et grande classe de taille était par ailleurs signalée par WARNER et LEJEUNE (1985) qui ne considèrent que deux classes de tailles : 55 à 75 mm (LT) pour la petite et 76 à 95 mm (LT) pour la plus grande. Ces auteurs mesurent une moyenne de 0.12 ± 0.04 FEC/MIN (soit 7.2 FEC/H) pour les petits mâles et une moyenne de 1.67 ± 0.11 FEC/MIN (soit 100.2 FEC/H) pour les plus grands mâles (différence significative par test U de MANN-WHITNEY, niveau 0.008, n = 11, voir chapitre II, p. 167).

Maintenant que nous avons exposé le succès reproducteur des mâles territoriaux (comparés entre eux année par année) et que nous avons exposé le succès reproducteur de quelques mâles parasites (comparés entre eux et avec les mâles territoriaux), nous allons passer en revue les résultats que nous avons obtenus lors de la mesure des paramètres par lesquels nous avons tenté de caractériser les mâles et les territoires qu'ils défendent (voir chapitre II, p. 158 et 159).

1.2. MESURE DES PARAMETRES CARACTERISANT LES MALES ET LES TERRITOIRES

1.2a. Les mâles

Nous avons retenu trois paramètres pour caractériser les mâles territoriaux : leur longueur, leur couleur et l'intensité de leur parade (mesurée par le temps que met un mâle à abandonner une femelle non réceptive).

- **La longueur** moyenne des mâles territoriaux que nous avons étudiés est de 78.6 mm (SE = 0.6 mm; min. = 75 mm; max. = 83 mm; n = 17). Le **tableau 66** indique le détail de ces mesures, année par année ainsi que le coefficient de corrélation avec le

succès reproducteur global de ces mâles (FEC/H) (voir aussi **tableaux 57 à 59**). Nous voyons qu'aucune corrélation ne peut être établie entre la taille des mâles et leur succès reproducteur.

- **La couleur** des mâles varie en intensité d'un mâle à l'autre. Cependant, cette intensité peut varier d'un jour à l'autre pour un même mâle, voire au cours d'une même période d'observation de 10 minutes. Le patron de coloration peut même n'avoir rien à voir avec la livrée classique bleu électrique affichée par les mâles en période de reproduction ou avec leur livrée hivernale (beige avec la queue noire). En effet, nous avons eu l'occasion d'observer au cours de la saison 1985 un mâle territorial qui présentait une livrée uniformément marron. Nous n'avons pas pu constater, à cette occasion, de différence comportementale de la part des autres mâles (territoriaux ou parasites) non plus que de la part des femelles. Le succès reproducteur de ce mâle ne semble, par ailleurs, pas se démarquer particulièrement de celui des autres mâles (**tableau 57** : mâle G1).
- Enfin, **l'intensité de la parade** des différents mâles territoriaux ne paraît pas varier d'un mâle à l'autre : elle est simplement maximale pour chaque parade, ou presque. En effet, seuls 4.8 % de paires mâle territorial - femelle se séparent suite à un désintéressement évident du mâle pour la femelle au cours de la saison 1985. Le reste des séparations est dû à la sortie de la femelle du territoire ou à l'arrivée d'un autre mâle à proximité du couple en parade (saison 1985, $n = 124$). En 1987, ce sont 9.4 % des couples en parade qui se séparent ($n = 159$). Plus de la moitié des séparations concernent le mâle E2 (53.3 %), l'autre moitié se répartissant entre le mâle G3 (26.7 %) et le mâle B2 qui ne représente qu'un cinquième des séparations (20 %). Si une corrélation devait être établie, ce serait avec le « temps de garde par femelle », et elle serait négative (voir **tabl. 59**).

RESUME V.5 : Aucun des paramètres mesurés caractérisant les mâles ne semble en relation avec leur succès reproducteur (FEC/H).

1.2b. Les territoires

Quatre paramètres nous ont servi à caractériser les territoires défendus par les mâles de notre zone de travail. Le premier de ces paramètres est la mesure de la surface territoriale (surface plane), deux autres concernent le substrat de pontes : à savoir son inclinaison et sa nature. Le dernier est la profondeur moyenne à laquelle ont lieu les pontes.

Le **tableau 67** donne les résultats de la mesure des surfaces territoriales pour les saisons 1985, 1986 et 1987. L'inclinaison du substrat de pontes est reprise sur le **tableau 68** ainsi que la profondeur à laquelle ont lieu ces pontes mesurées en 1985. La surface moyenne des territoires en 1985 était de 297.7 m² (SE = 44.7 m²; min. = 127; max. = 455; $n = 7$). En 1986, elle était de 505 m² (SE = 46.8 m²; min. = 354; max. = 627; $n = 5$). Enfin, en 1987 elle était de 664 m² (SE = 176.3 m²; min. = 317; max. = 1154; $n = 4$). Il semble que cette augmentation de la surface territoriale aille de pair avec la diminution du nombre de mâles territoriaux : la surface totale couverte par les territoires de notre zone de travail reste à peu près la même d'une année à l'autre (**fig. 29 à 31**). WERNERUS (1985) signalait que les pontes avaient lieu sur des substrats dont l'inclinaison varie de 0° à 90°. En moyenne, les pontes ont lieu sur un substrat nettement incliné, ce qui reflète la topographie globale de notre zone de travail. La profondeur moyenne à laquelle

s'effectuent ces pontes est de 7.6 m (SE =, min. = 4 m, max. = 10.5 m, n = 150), soit la profondeur moyenne de notre zone de travail. Sur ces mêmes tableaux, nous constatons qu'aucune corrélation ne peut être établie entre le succès reproducteur du mâle (FEC/H) et la surface du territoire qu'il défend (**tabl. 67**), l'inclinaison du substrat de ponte et la profondeur à laquelle elles ont lieu (**tabl. 68**). Nous voyons de plus qu'aucune différence significative ne peut être constatée d'un territoire et d'un mâle à l'autre au niveau du substrat de pontes ou de la profondeur à laquelle celles-ci s'effectuent ($0.10 < p \leq 0.25$ et $p > 0.25$ pour la profondeur de ponte ainsi que pour l'inclinaison du substrat des deux côté de notre zone de travail).

La nature du substrat de ponte n'est pas reprise sur le **tableau 67**. Nous avons déterminé trois catégories de substrat de ponte : posidonies, roche à recouvrement non algal (y compris roche nue) et roche à recouvrement algal. Or, sur les 444 pontes observées en 1985, deux seulement (0.5 %) furent effectuées sur un autre substrat que la roche à recouvrement algal (posidonies).

RESUME V.6 : Les paramètres mesurés caractérisant les territoires défendus par les mâles ne présentent pas de différence significative ou ne semblent pas en relation avec le succès reproducteur des mâles (FEC/H).

Dans les pages qui précèdent, nous avons exposé les résultats des mesures effectuées sur les mâles (mesure du succès reproducteur des mâles, territoriaux et parasites, d'une part, et mesure des paramètres caractérisant les mâles territoriaux et les territoires qu'ils défendent, d'autre part). Nous pouvons maintenant passer à l'examen du comportement des femelles.

1.3. LE COMPORTEMENT DES FEMELLES

Lors de notre étude du comportement des femelles, nous avons dirigé notre attention sur un certain nombre de points susceptibles d'influencer ou de refléter un quelconque choix du partenaire de reproduction qui serait exercé par ces femelles. Nous avons également particulièrement focalisé notre attention sur le phénomène de « route traditionnelle » suivie à l'aube par les femelles pour se rendre de leur aire de repos nocturne* sur les territoires des mâles, phénomène signalé par LEJEUNE (communication personnelle), WERNERUS (1985) et WERNERUS, MICHEL et VOSS (1987). Nous aborderons donc successivement : les possibilités d'investigation des femelles, le tracé du chemin de migration, la position des territoires par rapport à ce chemin de migration, la localisation des femelles sur les territoires et le nombre de femelles passant par chaque territoire.

Nous avons marqué, pour cette partie de notre étude, 29 femelles dont 23 ont été revues (79.3 %). 13 de ces femelles ont fourni suffisamment de données pour être retenues (plus de 5 observations). Ces femelles représentent une très large proportion de la population de notre zone de travail. En effet, celle-ci s'étend sur environ 4000 m². Dans cette zone, la densité de population est de 0.4 à 1.3 individus/100 m² (LEJEUNE, 1985). Or, WARNER et LEJEUNE (1985) indiquent un *sex ratio* de 48 à 52 % en faveur des mâles. La population de femelles dans notre zone de travail se situerait donc aux environs de 17 à 25 femelles. Les femelles que nous avons étudiées représentent finalement 52 % à 76 % de la population de notre zone de travail.

1.3a. Possibilités d'investigation des femelles

L'exercice d'un choix du partenaire de reproduction dépend bien sûr de la possibilité qu'ont les femelles de dresser un « inventaire » plus ou moins complet des mâles disponibles. Les capacités mémorielles et locomotrices des femelles sont, à ce niveau, d'une importance primordiale.

Difficilement mesurable, la capacité mémorielle des femelles a pu être évaluée indirectement. Lors de la capture des femelles, à des fins de marquage (voir chapitre II, p. 157), nous avons pu constater deux faits intéressants. Le premier est que les femelles semblent connaître parfaitement, voire mieux que nous, la géographie de notre zone de travail. Par exemple, une femelle pourchassée sur l'herbier de posidonies par des plongeurs qui tentent de la diriger vers le piège servant à la capture, essaie systématiquement de rejoindre la côte la plus proche et ce, quelle que soit la position des plongeurs par rapport à cette côte. Le second de ces faits est qu'il est très difficile, voire impossible, de capturer plusieurs fois le même individu, non seulement au cours d'une même saison de reproduction mais également d'une saison à l'autre. En effet, si l'individu « naïf » est relativement facile à diriger vers le piège, parfois sur des trajets de 150 à 200 m, cette démarche s'avère pratiquement impossible si ce même individu a déjà été capturé précédemment. Or, ce n'est pas simplement la peur du plongeur qui joue puisque, si nous ne manifestons aucun comportement de chasse, nous pouvons toujours nous approcher de ces mêmes femelles jusqu'à presque les toucher sans que celles-ci manifestent la moindre crainte. De plus, les femelles semblent mémoriser l'emplacement de notre piège puisqu'un déplacement de celui-ci améliore sensiblement l'efficacité de la méthode. Ces faits semblent montrer que la capacité mémorielle des femelles peut être compatible avec l'exercice d'un choix du partenaire.

La capacité locomotrice des femelles est plus facile à mesurer. Nous avons régulièrement observé des femelles pendant la période journalière d'activité sexuelle (environ une heure autour du levé du soleil). Nous suivions ces femelles des environs de leur aire de repos nocturne jusqu'à la disparition des comportements sexuels. Les trajets parcourus par ces femelles vont d'environ 100 m à plus de 700 m¹. Notre zone de travail étant longue d'environ 125 m en trajet rectiligne, les capacités locomotrices des femelles ne semblent pas constituer un obstacle à l'exercice d'un choix du partenaire au sein de cette zone.

De plus, pour JANETOS (1980), le nombre idéal à inventorier est de cinq mâles. Or, notre zone de travail, parcourable facilement par les femelles et très bien connue d'elles, contient quatre à sept mâles territoriaux. Ni les capacités mémorielles ni les capacités locomotrices des femelles ne semblent donc faire obstacle à ce que les femelles passent en revue plusieurs mâles afin d'exercer un choix.

1.3b. Tracé du chemin de migration traditionnel

Tous les matins à l'aube, les femelles suivent le même trajet pour se rendre de leur aire de repos nocturne aux territoires des mâles. Afin de déterminer ce trajet avec exactitude (orientation générale, points de passages remarquables, largeur de la route suivie), nous avons, matin après matin, suivi des femelles (identiques ou différentes) que nous rencontrions entre leur aire de repos nocturne (sur l'herbier de posidonies) et la côte (le

¹ Les trajets les plus longs ont été effectués par des femelles qui sont revenues à leur point de départ au terme de la période d'activité sexuelle. L'éloignement extrême au point de départ reste donc quand même supérieur à 350 m pour des poissons qui font en moyenne 6 cm de long.

long de laquelle s'alignent les territoires de mâles). La **figure 5** indique le tracé de ce chemin migratoire à travers notre zone de travail tandis que la **figure 37** en montre le trajet complet. La largeur de ce chemin de migration n'excède pas 10 m.

Pour caractériser ce chemin suivi par les femelles, nous avons utilisé les termes de « chemin de migration traditionnel ». Ce ne fut pas un hasard. En effet, ce chemin est réellement traditionnel puisqu'il semble unique et immuable d'une année à l'autre dans notre zone de travail ainsi que nos observations nous l'ont montré (WERNERUS, 1985; WERNERUS, MICHEL et VOSS, 1987 et **fig. 5 et 37**). D'autre part, il s'agit bien d'une véritable migration journalière, qui semble d'ailleurs indépendante de tout phénomène sexuel. En effet, les femelles suivent le même chemin toute l'année et ce chemin est de plus suivi par d'autres espèces dont les trois principales sont *Symphodus tinca*, *Chromis chromis* et *Coris julis*. Tous les matins à l'aube, ce sont des centaines de poissons qui suivent ce chemin d'une dizaine de mètres de large et de 350 à 400 m de long pour se rendre de leur aire de repos nocturne à leur aire de nutrition diurne.

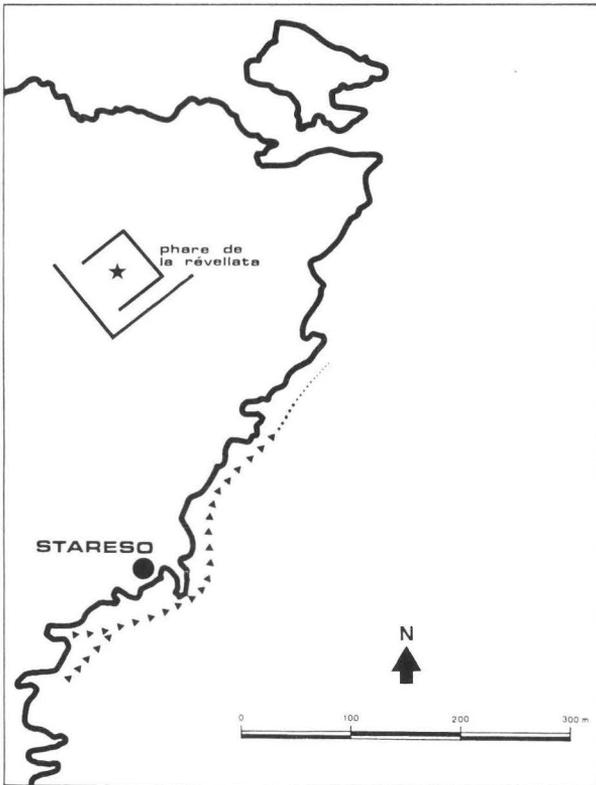


Fig. 37. Tracé complet du passage des femelles *Symphodus melanocercus*.

1.3.c. Position des territoires par rapport au chemin de migration

Les **figures 29 à 31** montrent la position des territoires par rapport au chemin suivi tous les matins par les femelles. Nous constatons qu'on peut répartir ces territoires en trois catégories : les territoires traversés par le chemin de migration (comme le territoire

B), les territoires qui sont proches de ce chemin ou longés par lui (territoires C, F, G, H) et les territoires qui sont à l'écart (D, E). Nous aurons l'occasion de revenir sur cette configuration géographique des territoires et son influence sur le succès reproducteur des mâles qui les défendent.

1.3d. Localisation des femelles sur les territoires

En suivant les femelles au cours de la période journalière d'activité sexuelle, d'une part, et en parcourant les uns à la suite des autres tous les territoires de notre zone de travail durant cette même période, d'autre part, nous avons pu déterminer si les femelles avaient tendance à visiter systématiquement les mêmes territoires ou si elles les visitaient tous les uns après les autres. Les résultats de ces investigations sont donnés par le **tableau 69**.

Sur ce tableau, nous voyons que près de la moitié des femelles (46.2 %) se retrouvent sur tous les territoires. 71.4 % des femelles qui ne sont pas vues partout sont vues sur trois des quatre territoires qui couvrent notre zone de travail en 1987 (soit 38.5 % du total des femelles). Ceci fait que 84.7 % des femelles sont vues sur au moins trois des quatre territoires. Les 15.3 % restantes sont vues sur deux des territoires.

En suivant systématiquement une même femelle le plus longtemps possible au cours de la période d'activité sexuelle, nous avons pu constater que les femelles sont vues lors des comptages ponctuels dans des territoires différents non pas parce qu'elles se rendent dans des territoires différents d'un jour à l'autre mais parce qu'elles visitent successivement tous ces territoires les uns après les autres. Ainsi, 75 % des femelles que nous avons suivies ont successivement visité tous les territoires de notre zone de travail, les 25 % restant en ont visité trois sur quatre.

1.3e. Nombre de femelles passant par le territoire

Nous avons également compté systématiquement le nombre de femelles passant par chaque territoire au cours de la totalité de la période journalière d'activité sexuelle. Les résultats que nous avons obtenus sont identiques aux mesures faites en suivant les mâles territoriaux (**tabl. 57 à 59**). Ceci signifie, d'une part, que les mâles territoriaux interceptent effectivement la quasi totalité des femelles qui passent par leur territoire et, d'autre part, que ces femelles que nous avons retrouvées sur des territoires différents y sont venues pour pondre.

<p>RESUME V.7 : L'étude du comportement des femelles montre les points suivants : 1) les possibilités d'investigation des femelles semblent leur permettre d'exercer un choix du partenaire, 2) les femelles suivent un chemin de migration traditionnel qui les fait passer par les territoires selon un même itinéraire tous les matins, 3) les territoires sont inégalement positionnés par rapport au chemin de migration, 4) la majorité des femelles visitent tous les territoires et ne semblent pas avoir de site de ponte préférentiel, 5) le nombre de femelles passant par chaque territoire diffère significativement d'un territoire à l'autre et reflète exactement les données des tableaux 5 à 7 relatifs au succès reproducteur des mâles territoriaux en 1985, 1986 et 1987.</p>

1.4. MECANISME PROPOSE POUR LE SYSTEME D'APPARIEMENT

Nous avons d'abord exposé dans ce chapitre les résultats obtenus lors de la mesure du succès reproducteur des mâles territoriaux (résumé V.1 et résumé V.2) et des mâles parasites (résumé V.3). Puis, nous avons comparé ces mâles entre eux (résumé V.4). Ensuite, les résultats de la mesure des paramètres caractérisant les mâles et leur territoire ont été présentés (résumé V.5 et résumé V.6). Enfin, nous avons exposé les résultats obtenus lors de l'étude du comportement des femelles (résumé V.7). Arrivé à la fin de ce premier volet, nous proposons un mécanisme de sélection sexuelle compatible avec nos résultats et qui puisse les expliquer. Cette hypothèse sera testée expérimentalement dans le deuxième volet de ce chapitre. Il ne s'agit donc pas d'une discussion, celle-ci faisant l'objet du troisième et dernier volet.

1.4a. Hypothèse

Nos résultats semblent incompatibles avec l'existence d'un choix du partenaire de reproduction exercé par les femelles. En particulier, si l'on ne tient compte que du temps réellement passé par un mâle à parader une femelle, aucune différence de succès reproducteur n'apparaît entre les mâles, ni même entre mâle territorial et mâle parasite. De même, si le taux de fréquentation des femelles varie d'un territoire à l'autre, celles-ci montrent une nette tendance à visiter l'un après l'autre tous les territoires de notre zone de travail. Par contre, il semble possible d'expliquer simplement les différences de succès reproducteurs entre les mâles en fonction

- de la **position du territoire** par rapport au chemin de migration traditionnel suivi par les femelles,
- de la **surface de ce territoire**,
- du **taux de fréquentation du territoire** par les mâles parasites, ce taux dépendant lui-même, dans une large mesure, du taux de fréquentation des femelles [la concentration des mâles parasites sur les sites fréquentés par les femelles et leur influence sur le succès reproducteur des mâles territoriaux est largement reconnue par ailleurs (voir, entre autre : WARNER et HOFFMAN, 1980; WARNER, 1982; LEJEUNE 1985 et 1987; VAN DEN BERGHE, WERNERUS et WARNER, 1989 ainsi que résumés III.10 et IV.7)].

Dans ce système, le mode d'appariement ne dépendrait pas de la sélection sexuelle s'exerçant par le choix du partenaire de reproduction (les femelles pondent indifféremment avec tous les mâles qu'elles rencontrent) mais dépendrait d'un phénomène de tradition (le chemin de migration) et du système socio-reproducteur de l'espèce (hiérarchie des mâles par la taille au sein de territoires établis uniquement pour la reproduction). C'est cette hypothèse que nous allons tester dans le deuxième volet de ce chapitre.

2. PARTIE EXPERIMENTALE

Nous avons mené à bien deux expériences différentes que nous présenterons l'une après l'autre, en développant pour chacune d'elle la méthode suivie, les solutions envisagées et les résultats obtenus.

2.1. DEPLACEMENT DES MALES

Cette expérience consiste à capturer l'un des mâles de notre zone de travail pour susciter l'annexion de son territoire par un autre mâle.

2.1a. Méthodes

Déjà présentée par WERNERUS (1985) sans résultat strictement quantifiable (suite à des problèmes de capture des poissons), cette expérience fut renouvelée avec une légère variante au cours de la saison de reproduction 1986. Elle comportait trois phases.

Durant la première, nous avons mesuré le succès reproducteur du mâle que nous allions retirer (mâle B1) ainsi que celui de ses voisins et des mâles parasites inféodés au territoire B (mâles territoriaux D1 et E2, mâles parasites S1 et S2 : voir fig. 38). A la fin de cette période de mesure (onze jours), le mâle B1 est capturé et gardé en aquarium.

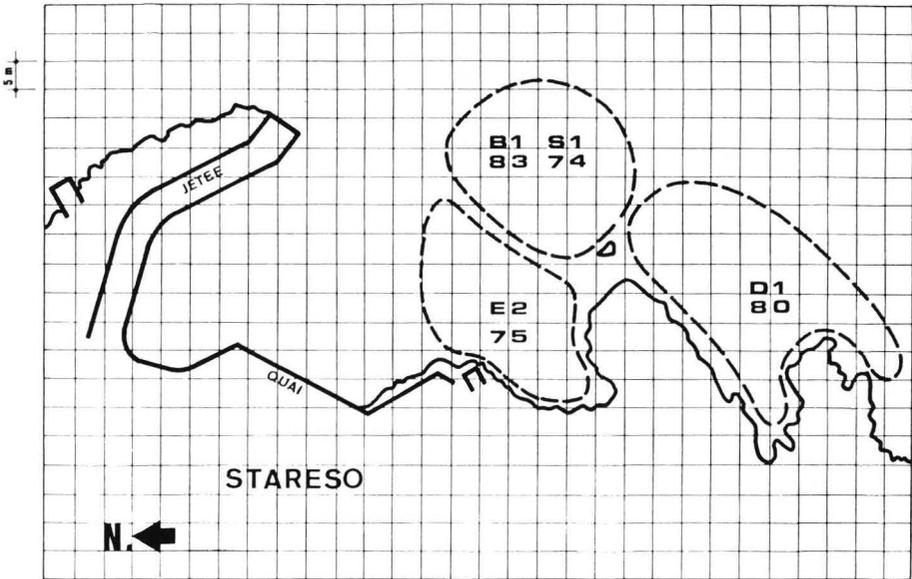


Fig. 38. Expérience d'enlèvement d'un mâle territorial (*Symphodus melanocercus*).

Ensuite, nous observons le remplacement de B1 par le mâle qui deviendra B2 vraisemblablement un des voisins ou un mâle parasite ou satellite* (WERNERUS, 1985 signalait la prise de possession du territoire par le plus gros des mâles parasites présents sur ce territoire).

Enfin, nous mesurons le succès reproducteur de B2, celui de ses voisins et des mâles parasites inféodés au territoire pendant une période de longueur identique à celle précédant la capture de B1.

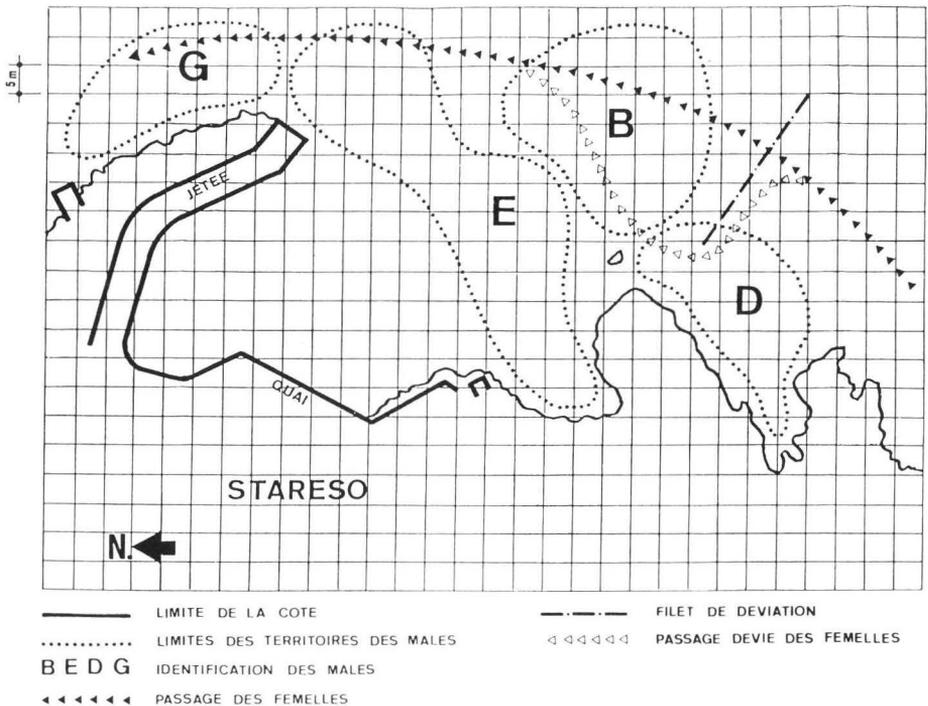


Fig. 39. Expérience de déviation de la route des femelles vers le territoire D (*Symphodus melanocercus*).

2.1b. Solutions envisagées

L'expérience peut conduire à deux résultats différents qui peuvent s'interpréter schématiquement comme suit :

- La première possibilité est que le succès du mâle occupant le territoire B avant et après l'expérience soit significativement différent. Ce résultat signifierait qu'un paramètre dont nous n'avons pas tenu compte est utilisé par les femelles pour exercer une discrimination entre les mâles territoriaux.
- La deuxième possibilité est que les succès reproducteurs des deux mâles ne soient pas significativement différents. Dans ce cas, cela signifierait que les femelles n'exercent effectivement pas de choix du partenaire de reproduction, du moins aucun choix basé sur une qualité de ce partenaire.

Il sera cependant peut-être nécessaire d'affiner quelque peu cette analyse, notamment dans les trois cas suivants :

- Si le succès des mâles B2 et B1 est identique mais que le mâle B2 a la même taille que le mâle B1, l'interprétation de ce résultat devra nécessairement être nuancée. Même si nous n'avons par ailleurs pu mettre en évidence une quelconque corrélation entre la taille des mâles et leur succès reproducteur.
- Si les frontières des territoires B se trouvent modifiées après l'expérience et que les succès reproducteurs des mâles B1 et B2 sont significativement différents, l'interprétation sera délicate, voire impossible puisque nous aurons fait varier deux

facteurs en même temps. Par contre, si les succès de ces mâles sont identiques, nous pourrions en conclure que ce succès reproducteur ne dépend pas d'une qualité intrinsèque du mâle ou du territoire.

- Si B2 s'avère être un mâle dont nous avons mesuré le succès reproducteur avant l'expérience, notre analyse en sera renforcée d'autant, dans un sens ou dans l'autre selon que ce mâle aura ou non changé de succès avant et après l'expérience et qu'il aura acquis ou non le même succès que le mâle B1.

2.1c. Résultats

Le **tableau 70** présente les résultats que nous avons obtenus lors de la mesure des succès reproducteurs des mâles B1, B2, D1, E2 et S1 avant et après l'expérience. Les résultats de l'analyse statistique que nous leur avons appliquée sont donnés par les **tableaux 71, 72 et 73**. Nous constatons que le mâle B2 qui a remplacé le mâle B1 sans changement des frontières territoriales, se trouve être le plus gros des mâles parasites inféodés au territoire B (le mâle S1). Cette succession, à laquelle nous avons pu assister, mérite trois commentaires :

- 1) Le matin suivant le jour où nous avons capturé le mâle B1, nous avons observé les mâles D1 et E2, venant de leur propre territoire, se rencontrant au centre du territoire B. Alors que deux mâles se trouvant en même temps à la frontière commune à leurs territoires respectifs vont rarement au-delà de la « présentation frontale » et jamais plus loin que la « nage parallèle », nous avons assisté pendant plus de deux heures à des interactions agonistiques complètes, alternant les séquences de « présentation frontale », de « nage parallèle » et de « prise de bouche » (voir LEJEUNE, 1985 et LEJEUNE et VOSS, 1980). Cet acharnement des mâles territoriaux voisins du territoire B, visiblement proche de l'épuisement après plus de deux heures de combat ininterrompu, semble montrer que le territoire B revêt pour ces mâles une importance particulière, peut-être différente d'une simple extension de leurs frontières territoriales.
- 2) Remarquons, ensuite, que ce combat est toujours indécis après deux heures d'interaction alors que le mâle E2 accuse 5 mm de moins que son antagoniste, soit pratiquement la différence de taille maximale rencontrée chez les mâles territoriaux (8 mm relevés en 1986 entre le mâle B1 et les mâles E2 et G2). Les différences de taille rencontrées entre les mâles territoriaux ne semblent donc pas, dans ce cas, constituer un facteur de sélection particulièrement accusé entre ces mâles.
- 3) Enfin, notre troisième commentaire concerne le mâle S1 qui, en succédant au mâle B1 sur le territoire B, est devenu le mâle B2 dans notre nomenclature. Deux jours après la capture du mâle B1, soit le lendemain du combat entre les mâles D1 et E2, ce mâle B2 est dominant sur le territoire B. Mieux : les seules interactions agonistiques que nous avons observées entre le mâle B2 et les mâles D1 et E2 furent des interactions de mâle dominant à mâles dominés, sur l'intégralité du territoire B tel qu'il se présentait avant l'expérience. Cette observation laisse supposer que c'est le système social qui constitue un facteur de sélection entre les mâles territoriaux et non la taille, ainsi que nous en avons émis l'hypothèse à la fin du premier volet de ce chapitre, p. 232.

L'analyse des **tableaux 72 et 73** montre que le succès reproducteur du mâle B2 ne présente aucune différence significative avec celui du mâle B1 (test par ANOVA, $p > 0.25$). Cependant, les succès reproducteurs de ces mêmes mâles avant l'expérience ne sont pas significativement différents non plus (par ANOVA, $p > 0.25$). Ces résultats semblent confirmer l'hypothèse que si les femelles exercent un choix, celui-ci ne porte pas sur une caractéristique des mâles. Nous pouvons enfin constater (**tabl. 72 et 73**) que les mâles voisins du territoire B ne présentent aucune différence significative de leur

succès reproducteur (par ANOVA, $p > 0.25$ et $0.05 < p \leq 0.10$). Ce test indique que nous n'avons apparemment modifié qu'un seul facteur, ainsi que nous l'escomptions : le mâle dominant du territoire B.

Bien entendu, il s'agit ici d'un cas unique, qui souligne bien qu'en fait notre travail repose sur l'étude d'individus. Cependant, rappelons, d'une part, que les résultats obtenus sont non seulement non significatifs mais qu'ils le sont à un seuil très élevé (alors que le seuil généralement admis est de 5 %, ces résultats atteignent des seuils de 25 %, voir chapitre II, p. 163 et 165) et, d'autre part, que ces résultats ne constituent qu'un test et non la base de notre argumentation.

RESUME V.8 : En cas de disparition d'un mâle territorial, le satellite de plus grande taille résidant sur le territoire devient territorial en défendant à son tour ce territoire, même si sa taille est inférieure à celle des mâles territoriaux voisins. On n'observe aucun changement de succès reproducteur au cours de cette expérience, ce qui suggère que le comportement des femelles n'est pas, ou peu, influencé par le mâle territorial.

2.2. DEVIATION DE LA ROUTE DES FEMELLES

Selon notre hypothèse, le succès reproducteur des mâles territoriaux dépend essentiellement de la position du territoire par rapport au chemin de migration suivi traditionnellement par les femelles. La façon la plus simple d'infirmer cette hypothèse est de modifier ce chemin de migration. C'est ce que nous avons fait au cours de la saison 1987.

2.2.a. Méthodes

Nous avons vu, p. 229 et 230, que le chemin de migration suivi par les femelles était spatialement bien délimité. La méthode que nous avons suivie utilise cet avantage ainsi que deux caractéristiques comportementales de *Symphodus melanocercus*. Au cours de nos nombreuses heures d'observation, nous avons souvent constaté que les individus de cette espèce n'aiment pas passer au travers d'obstacles ajourés tels que filets à grosses mailles, trous de rochers, algues volumineuses... Nous avons également constaté que cette espèce n'aime pas quitter le fond, nous l'avons toujours vue contourner les obstacles en les longeant plutôt qu'en les sautant. Nous avons donc décidé de simplement barrer le chemin de migration avec un filet vert foncé à mailles très fines (un filet pare-vent), de 30 m de long et 1.5 m de haut, orienté de telle sorte que les femelles le longent en se dirigeant vers la côte dans la première partie de l'expérience ou vers le large dans la deuxième partie (fig. 39 et 40). Le filet était mis en place, sa partie inférieure fixée sur le fond, au début de chacune des deux parties de l'expérience mais il était maintenu replié sur le fond afin de ne pas perturber le mouvement des poissons durant la journée. Tous les matins avant la fin de l'obscurité (les poissons débutent leurs activités aux premières lueurs), le filet était déployé verticalement par le gonflage de quelques flotteurs répartis sur sa longueur (l'opération demande environ une minute). A la fin de la période d'activité sexuelle journalière, les fottours étaient dégonflés et le filet replié sur le fond.

Avant de procéder aux expériences proprement dites, nous avons vérifié l'efficacité de cette méthode de « détournement ». Le filet étant déployé, d'une part, nous avons surveillé le filet lui-même afin de déterminer si les femelles franchissent le filet ou le longent

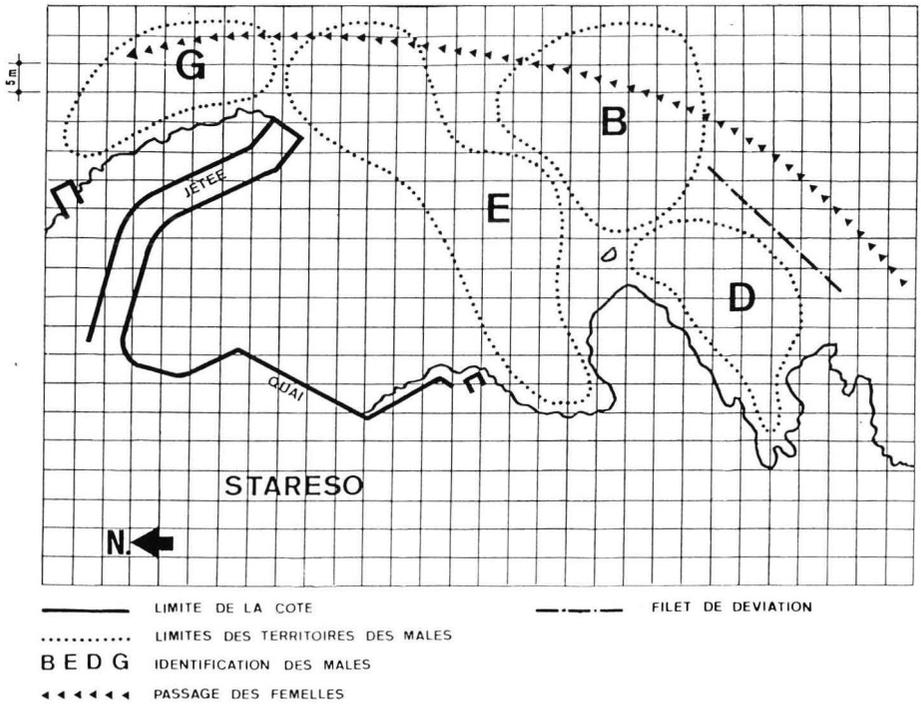


Fig. 40. Expérience de déviation de la route des femelles. Isolement du territoire D (*Symphodus melanocercus*).

et, d'autre part, nous avons suivi les femelles pour déterminer si elles le longent dans le « bon sens » et jusqu'à son extrémité. Ces deux vérifications nous ont montré que le chemin de migration était effectivement dévié exactement comme nous l'escomptions.

Nous avons décidé d'intervenir au niveau du territoire D, situé à l'écart du chemin de migration des femelles en situation naturelle. L'expérience comporte les deux phases classiques déjà décrites. Au cours de la première, nous mesurons le succès reproducteur du mâle D pendant une période de cinq jours précédant immédiatement l'expérience. Dans le même temps, le succès reproducteur du mâle B2 est mesuré en qualité de témoin. Au cours de la deuxième phase, le filet est déployé chaque matin et les succès des mâles D1 et B2 mesurés simultanément. Cette deuxième phase s'étend sur une période identique de cinq jours.

Cette expérience fut réalisée à deux reprises dans son entièreté. Lors de la première manipulation, le filet était orienté de telle sorte que le chemin de migration soit dévié du côté du territoire D. Au cours de la deuxième, dans un souci d'exactitude d'interprétation, le filet était orienté de telle sorte que le chemin de migration soit dévié du côté opposé au territoire D.

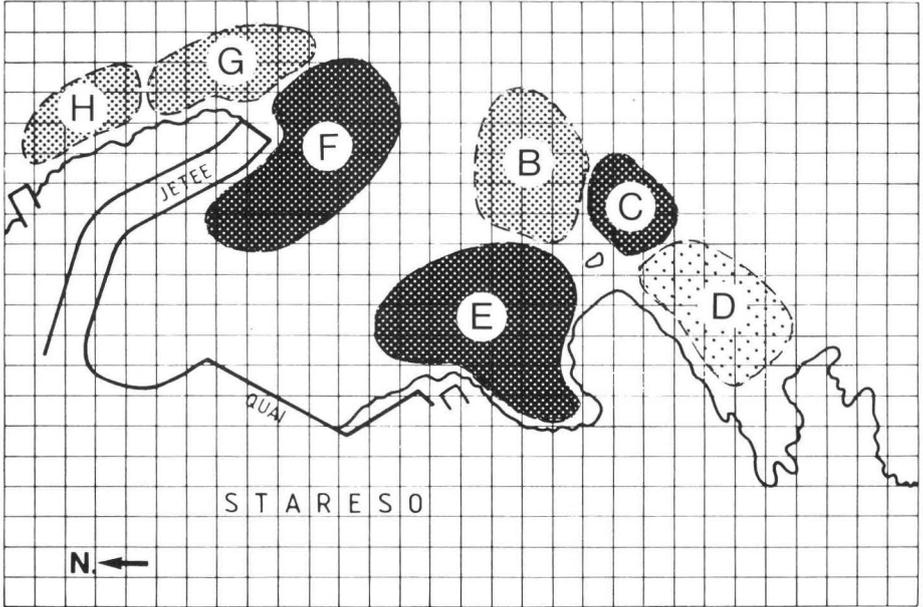


Fig. 41. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1985.
 Les mâles sont classés en fonction de leur succès reproducteur exprimé en nombre de pontes fécondées par heure d'observation.
 1° ■ 2° ▨ 3° ▩

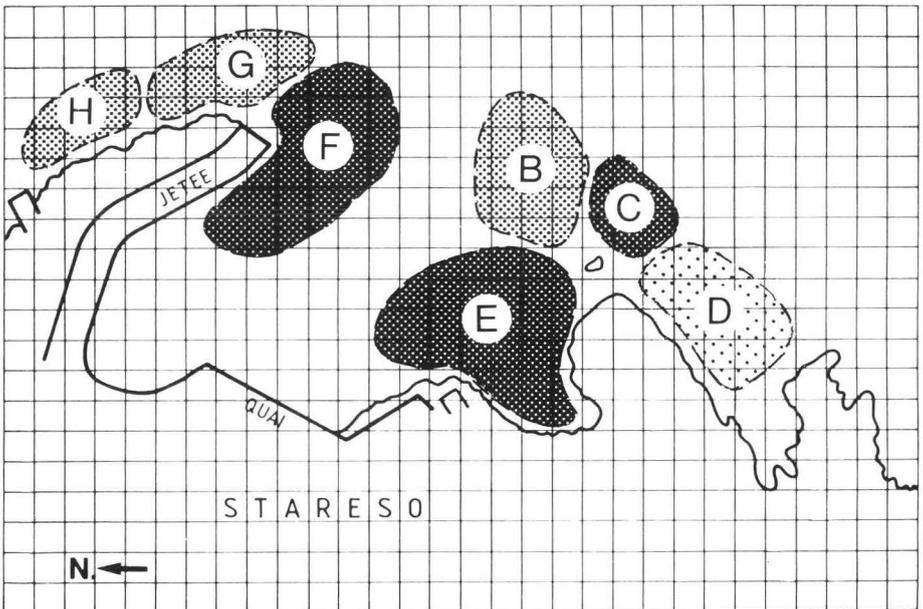


Fig. 42. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1985.
 Les mâles sont classés en fonction de leur succès reproducteur exprimé en nombre de visites de femelles par heure d'observation.
 1° ■ 2° ▨ 3° ▩

2.2b. Solutions envisagées

Il ne semble y avoir que deux solutions à cette expérience : soit les différences de succès reproducteur mesurées entre les mâles de notre population reflètent l'exercice d'un choix du partenaire de reproduction par les femelles — dans ce cas, la déviation du chemin de migration (qui le rapproche ou l'éloigne d'une trentaine de mètres du territoire D) ne devrait pas changer de façon significative la valeur des paramètres traduisant le succès reproducteur du mâle D1 —; soit, au contraire, ces différences de succès reproducteur ne résultent que de la position du territoire D par rapport au chemin de migration. Nous devrions alors observer des différences significatives au niveau de nos paramètres. Ces différences devraient d'ailleurs être positives lors de la déviation du chemin de migration vers l'ouest (vers le territoire D) et négatives lors de la contre-expérience (déviation du chemin de migration vers l'est).

2.2c. Résultats

Les résultats des deux expériences sont donnés par le **tableau 74** pour le mâle D1 et sur le **tableau 75** pour le mâle B2. Dans ce dernier tableau, nous constatons qu'aucune différence significative n'affecte le succès reproducteur du mâle B2 (pour qui les conditions restent « normales » tout au long de l'expérience). Par contre, l'analyse du **tableau 74** semble montrer que le succès reproducteur du mâle territorial D1 dépend effectivement du chemin suivi traditionnellement par les femelles. Nous voyons, en effet, sur ce tableau que le nombre de pontes fécondées par heure d'observation varie de façon significative par ANOVA ($p \leq 0.01$) en augmentant de 23.3 % lors de la première expérience (chemin de migration dévié vers le territoire D), et en diminuant de 86.1 % lors de la seconde expérience (chemin de migration dévié à l'opposé du territoire D). De même, le nombre de femelles paradant avec le mâle D1 varie de façon significative par ANOVA ($p \leq 0.0001$) (10.1 FEM/H en situation normale, 18.9 FEM/H lors de la première expérience et 3.4 FEM/H lors de la seconde). Les autres paramètres ne varient pas de façon significative par ANOVA.

RESUME V.9 : L'expérience de déviation du chemin de migration des femelles suggère que le succès reproducteur des mâles territoriaux est directement, et fortement, influencé par la position de leur territoire par rapport à ce chemin de migration.

3. DISCUSSION

Tout au long de ce chapitre, consacré à l'étude du mode d'appariement présenté par *Symphodus melanocercus*, nous avons successivement présenté les résultats obtenus lors de la mesure du succès reproducteur des mâles territoriaux (p. 221) et des mâles parasites (p. 225), ensuite les résultats de la mesure des paramètres (p. 227 et 228), puis les résultats obtenus en étudiant le comportement des femelles (p. 231) et, enfin, les résultats acquis lors de nos expériences [changement d'un mâle territorial et déviation du chemin de migration des femelles (voir plus haut)]. Parmi ces résultats, seules la présence de différences de succès reproducteur entre les mâles territoriaux et les possibilités

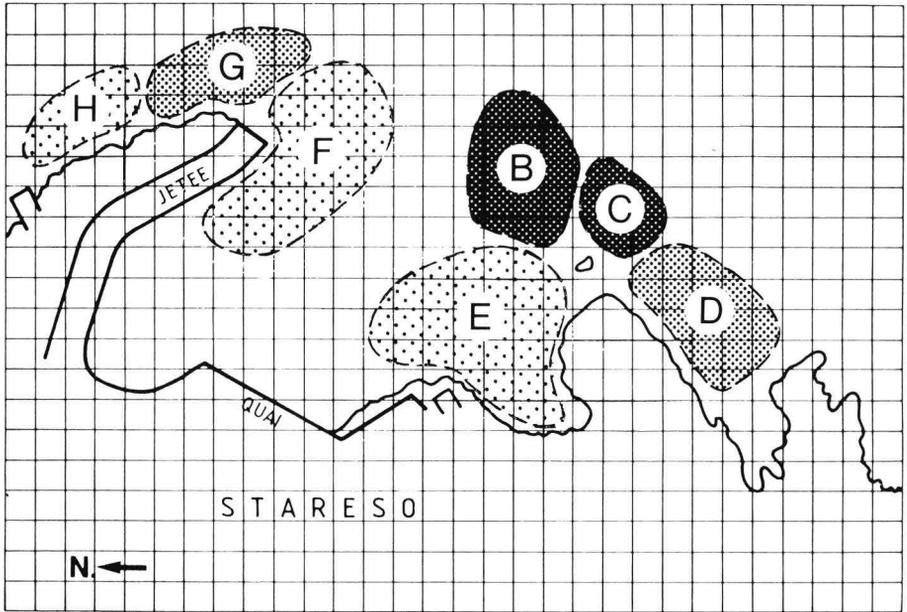


Fig. 43. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1985.
 Les mâles sont classés en fonction du nombre de mâles parasites qu'ils chassent par heure d'observation.
 1° ■■■■ 2° ▨▨▨▨ 3° ▩▩▩▩

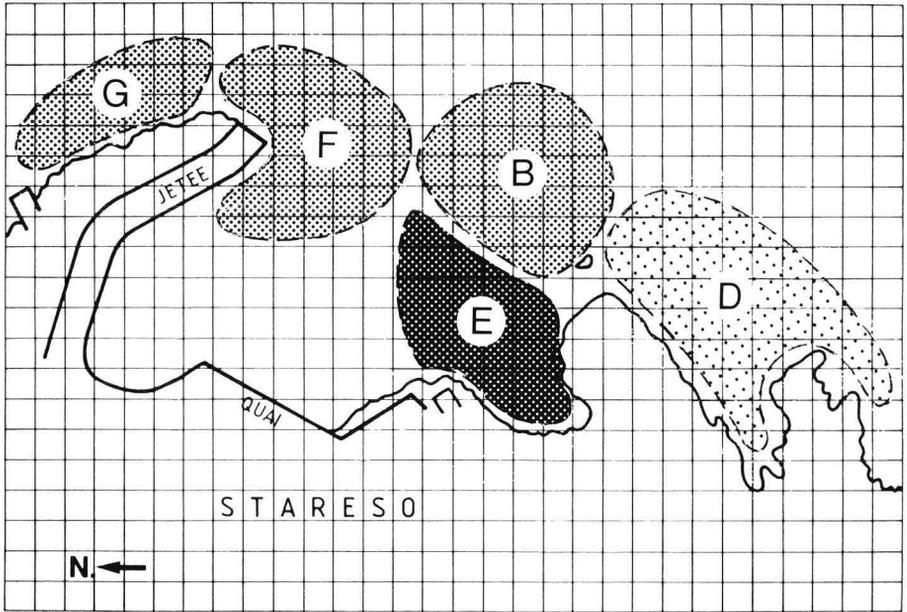


Fig. 44. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1986.
 Les mâles sont classés en fonction de leur succès reproducteur exprimé en nombre de pontes fécondées par heure d'observation.
 1° ■■■■ 2° ▨▨▨▨ 3° ▩▩▩▩

d'investigation des femelles semblent permettre l'existence d'un choix du partenaire de reproduction exercé par les femelles. Tous les autres résultats semblent n'avoir pu être obtenus qu'en l'absence d'un phénomène de ce type. Nous résumons ci-dessous la plupart de nos résultats les plus marquants.

3.1. REVUE SUCCINCTE DES POINTS IMPORTANTS

3.1a. Mesure du succès reproducteur des mâles

Sept faits, concernant la mesure du succès reproducteur des mâles, méritent d'être mis en exergue :

- 1) Il existe effectivement des différences de succès reproducteur entre les mâles territoriaux.
- 2) Ces différences favorisent des mâles différents suivant le paramètre considéré. En particulier, ce n'est pas avec le mâle qu'elles visitent le plus souvent que les femelles pondent le plus.
- 3) Le taux de fréquentation des différents territoires par les mâles parasites semble directement proportionnel au taux de fréquentation de ces mêmes territoires par les femelles.
- 4) Si l'on compare le nombre de pontes fécondées par chaque mâle territorial pendant qu'il se trouve effectivement avec une femelle, aucune différence ne peut être constatée entre les mâles. Autrement dit, les femelles semblent pondre de la même façon et à la même fréquence avec tous les mâles territoriaux.
- 5) Les points 1) et 2) s'appliquent également aux mâles parasites.
- 6) Des différences de succès reproducteur peuvent être constatées entre les mâles parasites et les mâles territoriaux. Cependant, le **tableau 64** montre que ces différences ne concernent que les plus petits mâles parasites et pour certains des facteurs seulement (FEC/H et TG/F).
- 7) Le nombre de pontes fécondées par un mâle parasite pendant qu'il se trouve effectivement avec une femelle semble identique à celui des mâles territoriaux.

3.1b. Paramètres caractérisant les mâles et leur territoire

Les résultats obtenus lors de la mesure des paramètres par lesquels nous avons caractérisé les mâles (longueur, patron de coloration, intensité et intégrité de la parade) et les territoires qu'ils défendent (surface, nature et inclinaison du substrat de ponte, profondeur de ponte) sont nettement plus simples : les résultats pour lesquels nous avons relevé des différences entre les mâles ou les territoires ne peuvent pas être corrélés avec le succès reproducteur des mâles.

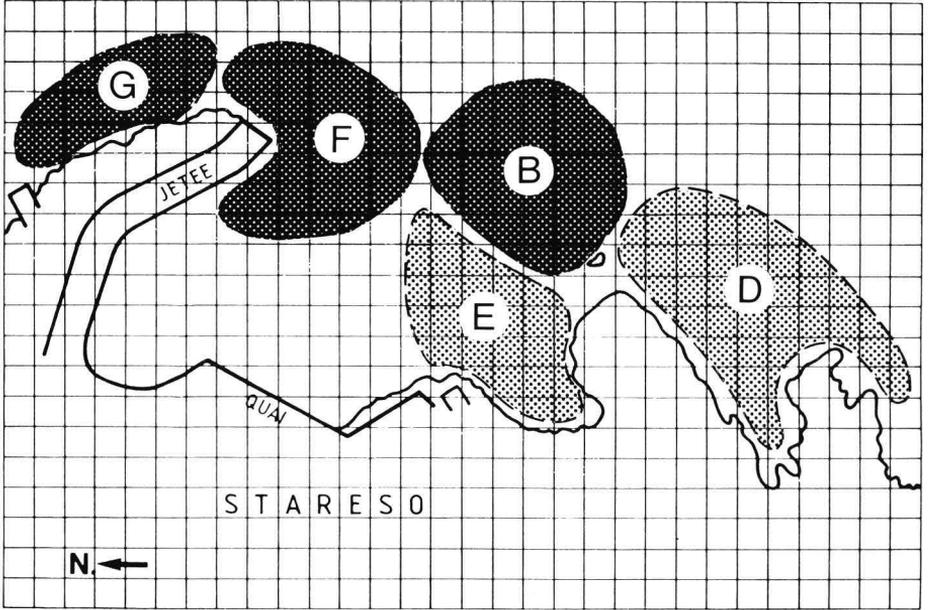


Fig. 45. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1986.
 Les mâles sont classés en fonction de leur succès reproducteur exprimé en nombre de visites de femelles par heure d'observation.
 1° [dense dot pattern] 2° [sparse dot pattern]

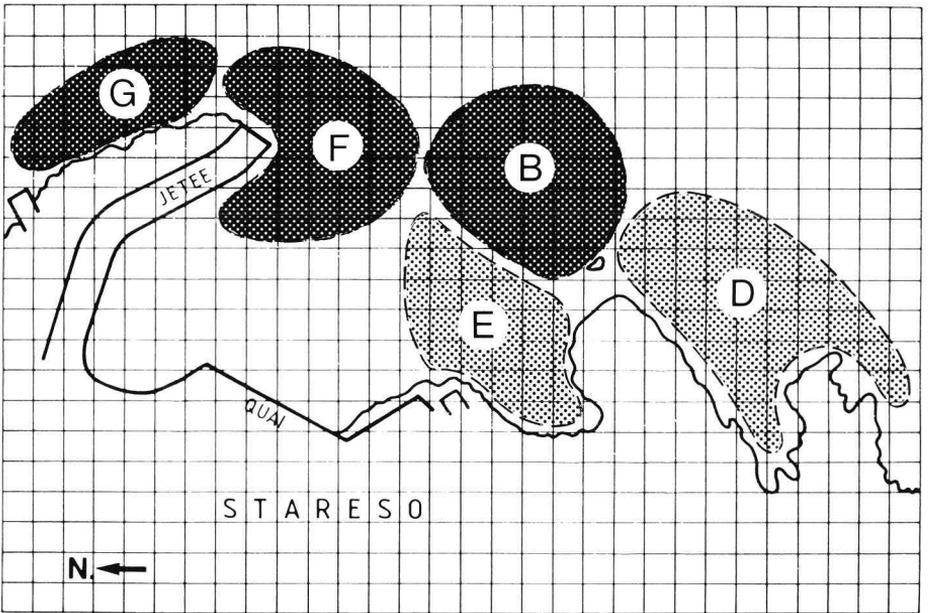


Fig. 46. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1986.
 Les mâles sont classés en fonction du nombre de mâles parasites qu'ils chassent par heure d'observation.
 1° [dense dot pattern] 2° [sparse dot pattern]

3.1c. Le comportement des femelles

L'étude du comportement des femelles fut particulièrement intéressante. Nous re-levons cinq points.

- 1) Les possibilités d'investigation des femelles semblent leur permettre de choisir leur partenaire de reproduction.
- 2) Les femelles suivent tous les matins un chemin de migration traditionnel parfaitement délimité dans l'espace.
- 3) Les différents territoires sont inégalement positionnés par rapport à ce chemin de migration.
- 4) Le taux de fréquentation des femelles dans les différents territoires semble directement fonction de la position du territoire considéré par rapport au chemin de migration.
- 5) La grande majorité des femelles ne semble pas inféodée à un site de ponte particulier.

3.1d. Expériences

- 1) En cas de disparition d'un mâle territorial, c'est le plus grand des satellites qui s'approprie le territoire.
- 2) Le succès reproducteur des mâles territoriaux semble dépendre directement de la position de leur territoire par rapport au chemin de migration emprunté par les femelles.

3.2. LE SYSTEME D'APPARIEMENT CHEZ *SYMPHODUS MELANOCERCUS*

Ces résultats nous permettent-ils de proposer des réponses aux questions que nous nous posions en commençant ce travail (introduction) ? La première de ces questions concernait l'existence même du choix du partenaire chez *Symphodus melanocercus*. Ainsi que nous le faisons remarquer plus haut, deux arguments se présentent en faveur de son existence (existence de différences de succès reproducteur entre les mâles et capacités mémorielles et d'investigation des femelles). Cependant, le principal d'entre eux (les différences de succès reproducteur entre les mâles) nous paraît n'être un argument favorable qu'en apparence, et ce, pour deux raisons essentielles :

- D'une part, les mâles semblent différemment favorisés par les femelles selon le paramètre que l'on considère. En admettant que les femelles choisissent leur partenaire de reproduction, comment expliquer que ce n'est pas avec le mâle qu'elles visitent le plus qu'elles pondent le plus ou qu'elles restent le plus longtemps ?
- D'autre part, lorsqu'on examine le nombre de pontes fécondées par chaque mâle rapporté au temps passé réellement par ces mâles avec les femelles qu'ils paradedent, nos résultats montrent que ces nombres ne varient pas de façon significative d'un mâle à l'autre. De plus, ce même paramètre ne diffère pas entre les mâles territoriaux et les

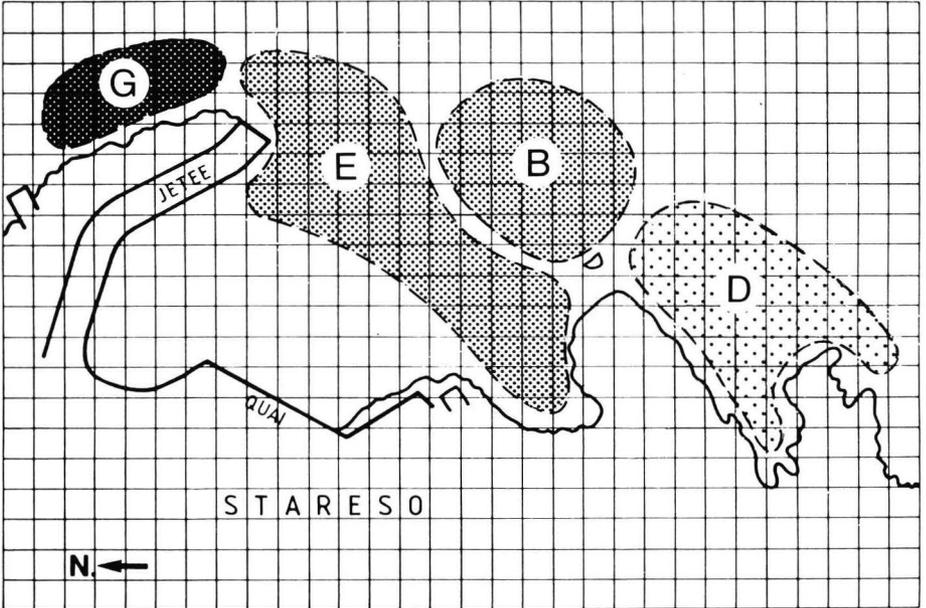


Fig. 47. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1987.
 Les mâles sont classés en fonction de leur succès reproducteur exprimé en nombre de pontes fécondées par heure d'observation.
 1° [solid black] 2° [cross-hatched] 3° [dotted]

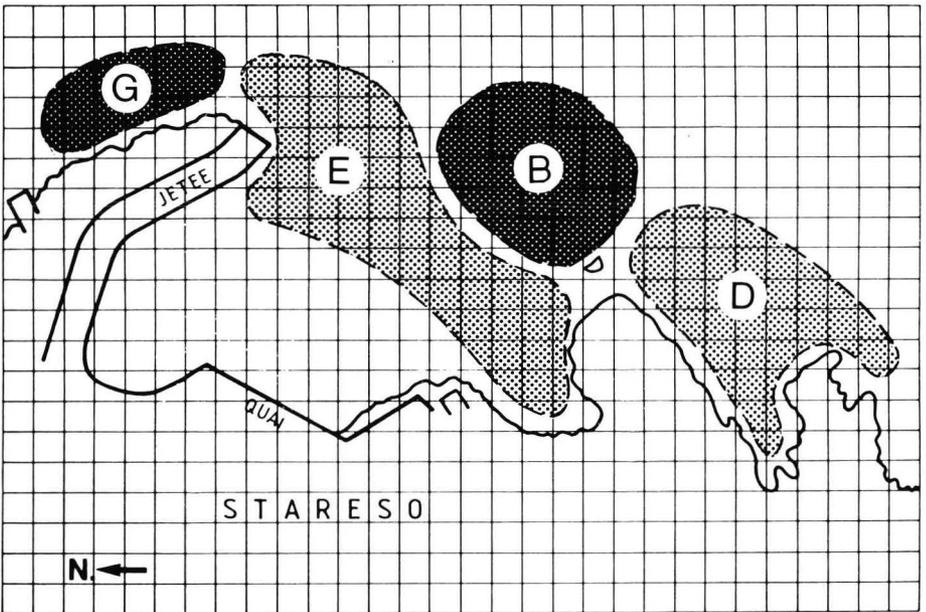


Fig. 48. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1987.
 Les mâles sont classés en fonction de leur succès reproducteur exprimé en nombre de visites de femelles par heure d'observation.
 1° [solid black] 2° [cross-hatched] 3° [dotted]

mâles parasites. Si les femelles exerçaient réellement un choix du partenaire de reproduction, distinguant un groupe de « bons » mâles d'un groupe de « mauvais » mâles, nous aurions dû observer des différences entre les mâles au niveau de ce paramètre. Ce que nous constatons, au contraire, suggère que les femelles pondent indifféremment, de la même façon et à la même fréquence avec tous les mâles qu'elles rencontrent.

Admettons cependant que le choix du partenaire existe chez *Symphodus melano-cercus* sans apparaître au travers des deux points précédents, pour une raison dont nous n'aurions pas tenu compte. Nous constatons qu'aucun des paramètres par lesquels nous avons caractérisé les mâles et les territoires qu'ils défendent ne peut être corrélé avec le succès reproducteur de ces mêmes mâles.

Bien entendu, les femelles pourraient utiliser un paramètre dont nous n'avons pas tenu compte; ou encore, la mesure de nos paramètres, en particulier le comportement des mâles et leur patron de coloration, pourrait ne pas refléter la réalité perçue par les femelles. Ceci serait fort étonnant puisque de nombreux auteurs, et notamment MICHEL, LEJEUNE et VOSS (1987), signalent que le canal de la perception visuelle semble tout à fait privilégié chez les labridés, spécialement au niveau de la perception particulièrement fine des couleurs (présence de cônes courts, cônes longs, cônes doubles arrangés sur la rétine en une mosaïque très complexe).

A ce niveau, même s'il ne s'agit que d'une situation isolée, l'expérience de remplacement d'un mâle territorial semble incompatible avec l'existence d'un choix du partenaire basé sur une qualité du mâle. La situation est la même en ce qui concerne l'expérience de déviation du chemin de migration des femelles (c'est le tracé de celui-ci qui paraît être à l'origine des différences de succès reproducteur observées entre les mâles territoriaux). Remarquons à ce propos que certaines femelles quittent ce chemin de migration, puisque les territoires situés à côté de ce chemin sont quand même visités par quelques femelles. Considérant qu'il y a peu de mâles territoriaux dans notre zone de travail, un avantage évolutif (au niveau de la diversité génétique de leur descendants, GAUTIER, communication personnelle) ne pourrait-il pas favoriser les femelles qui s'écartent de ce chemin ? Un comportement de choix pour les territoires adjacents au chemin de migration pourrait alors se développer au sein de la population des femelles. Nous pensons que ce n'est vraisemblablement pas le cas. En effet, rappelons que si un seul territoire est effectivement traversé de part en part par le chemin de migration au niveau de notre zone de travail, ce chemin (long d'au moins 350 à 400 m) se prolonge bien au-delà de cette zone et traverse de nombreux territoires dans lesquels les femelles pondent tous les matins.

Par contre, si l'on admet que les différences de succès reproducteur mises en évidence entre les mâles ne résultent pas de l'existence d'un choix du partenaire de reproduction, il devient possible d'expliquer assez facilement nos résultats. C'est l'hypothèse que nous avons formulée page 236. Selon celle-ci, les femelles pondent indifféremment avec tous les mâles qu'elles rencontrent et le succès reproducteur des mâles dépendrait de l'emplacement du territoire défendu par ce mâle par rapport au chemin de migration. Le nombre de femelles visitant chaque mâle de notre zone de travail semble effectivement directement fonction de ce rapport.

Cependant, il n'en reste pas moins vrai que ce ne sont pas les mâles les plus visités qui montrent le plus de succès global (FEC/H). Or, nos résultats montrent, par ailleurs, que la fréquence de ponte des femelles ne varie pas d'un mâle à l'autre. Cette apparente contradiction est résolue par deux observations indépendantes :

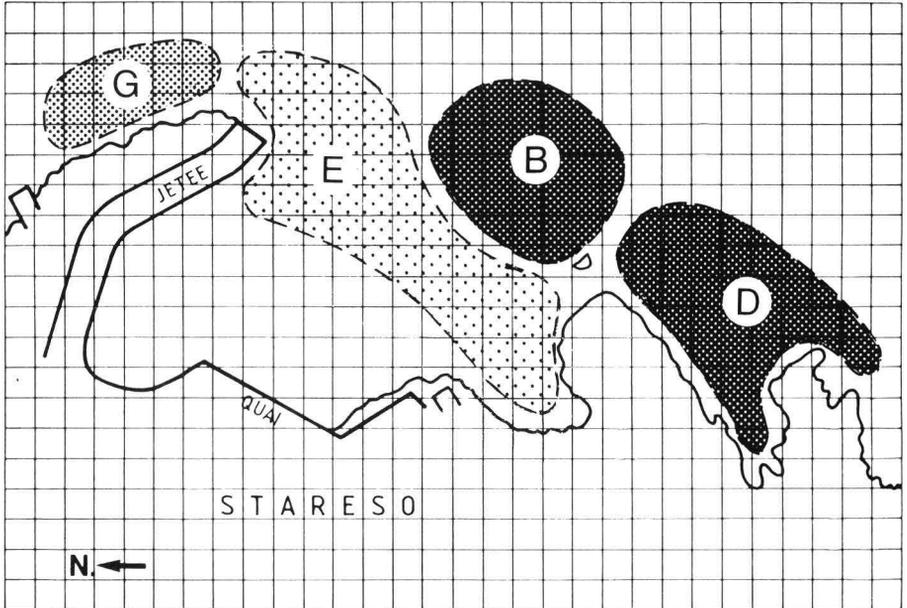


Fig. 49. Territoires de *Symphodus melanocercus* en 1987.

Les mâles sont classés en fonction du nombre de mâles parasites qu'ils chassent par heure d'observation.

1°  2°  3° 

- La première est la taille du territoire considéré. Si la fréquence de ponte ne varie pas d'un mâle à l'autre, elle ne varie pas non plus au cours de la parade (fig. 32 à 36). Or, les pontes ont lieu lors de la traversée des territoires par les femelles pendant la migration matinale (chapitre II, p. 152). Plus la traversée du territoire sera longue, plus le mâle territorial obtiendra de pontes de la femelle avec laquelle il parade.
- La deuxième observation concerne les interactions agonistiques entre mâle territorial et mâles parasites. Cette observation vient nuancer la première. En effet, les figures 42-43, 45-46 et 48-49 (les figures 41 à 49 se trouvent après la discussion) montrent que le nombre de fois qu'un mâle territorial chasse un autre mâle par heure d'observation (CHA/H) semble étroitement en corrélation avec le taux de visite des femelles dans les différents territoires (FEM/H). Par contre, la relation s'inverse si l'on compare ces deux paramètres avec le nombre de pontes fécondées en moyenne par chaque mâle par heure d'observation (FEC/H) (fig. 41, 44 et 47). Nous pensons que ces jeunes mâles (satellites et parasites) sont attirés par les femelles et les suivent sur les territoires des mâles plutôt que ce ne soient les femelles qui soient attirées par les territoires sur lesquels se trouvent le plus de petits mâles. En effet, d'une part, nous avons souvent constaté que ces mâles suivaient les femelles dans leurs déplacements de territoire en territoire et, d'autre part, quand plusieurs mâles se rassemblent à proximité de la même femelle (il s'agit souvent de plusieurs petits mâles attirés par la parade d'un mâle territorial), celle-ci ne semble nullement attirée par ce rassemblement puisqu'elle continue son chemin, sortant souvent même du territoire considéré (l'intervention de mâles parasites est une des principales causes de la perte d'une femelle par le mâle territorial).

Ces relations se rapprochent de la « théorie du point chaud » (*hot spot theory*). Selon cette théorie, qui considère surtout les espèces se reproduisant sur des arènes*, le mâle qui défend un territoire à l'endroit vers lequel se dirige la majorité des femelles (souvent le centre de l'arène) ne sera pas le mâle qui obtiendra le succès reproducteur le plus élevé. Ce succès maximum sera atteint par les mâles jouxtant ce mâle central, ces mâles « extérieurs » subissant plus faiblement l'influence des autres mâles de l'arène (BRADBURY et GIBSON, 1983; LOSEY *et al.*, 1986). Ces propos sont bien illustrés par le cas du mâle E2. En 1986, son territoire se trouve exclusivement à l'intérieur du port (fig. 44 à 46). Cette situation le met à l'écart du chemin de migration des femelles : le nombre de visites de femelles par heure d'observation est faible (fig. 45 et tabl. 6) ainsi que le nombre d'interférences dues aux mâles parasites (fig. 46). Cette faible pression des mâles parasites associée à un territoire relativement étendu (tabl. 67) semble cependant compenser l'isolement du territoire par rapport au chemin de migration puisque c'est le mâle E2 qui féconde le plus de pontes par heure d'observation (fig. 44). Cette situation est la même que celle que nous pouvons constater sur les figures 41 à 48 qui illustrent le cas du mâle E1 lors de la saison de reproduction 1985. Par contre, en 1987 (fig. 47 à 49), le mâle E2 étend son territoire à l'extérieur du port, le rapprochant ainsi nettement du chemin de migration des femelles (fig. 31). Ce changement des frontières territoriales va de pair avec un changement dramatique du succès reproducteur du mâle E2 (tabl. 59) qui se retrouve au même niveau que le mâle B2. Cette baisse se répercute aussi au niveau du succès reproducteur global des mâles territoriaux qui diminue nettement par rapport aux années 1985 et 1986, comme nous le faisons remarquer au tableau 56.

Le succès reproducteur d'un mâle dépendrait donc bien des trois facteurs suivants :

- La position du territoire par rapport au chemin de migration des femelles;
- La taille du territoire;
- La pression exercée par les mâles parasites, celle-ci étant en grande partie fonction du taux de fréquentation du territoire par les femelles.

Si le choix du partenaire n'intervient pas, quel est le mode d'appariement de *Symphodus melanocercus* ? Nous pensons qu'il s'effectue par le biais du système socio-reproducteur et de la compétition mâle-mâle. En effet, le mode de reproduction (pontes abandonnées au hasard) et la hiérarchie sociale (dominance du mâle territorial sur tous les autres mâles et dominance par la taille) de *Symphodus melanocercus* favorisent les plus grands mâles par rapport aux petits mâles ou aux mâles non territoriaux (nous avons vu que les plus petits mâles avaient significativement moins de succès reproducteur que les plus grands — c'est-à-dire les plus âgés — et que les mâles territoriaux dans leur ensemble ont significativement plus de succès reproducteur que le groupe des mâles parasites). Dans un système qui sélectionne naturellement les mâles les plus grands et les plus âgés, il est possible qu'il ne soit pas rentable (en temps et en énergie) d'opérer une sélection parmi le groupe des mâles déjà sélectionnés (DUNBAR, 1983; TURNER, 1986).

A ce niveau, une remarque importante s'impose : cette sélection due au système socio-reproducteur semble fortement « tamponnée » par le succès reproducteur des mâles parasites, qui n'est pas négligeable. L'action des mâles parasites apparaît donc comme « régulatrice » dans le système d'appariement de *Symphodus melanocercus*.



Photo 7. *Symphodus ocellatus* : le mâle indique l'emplacement du nid à la femelle.

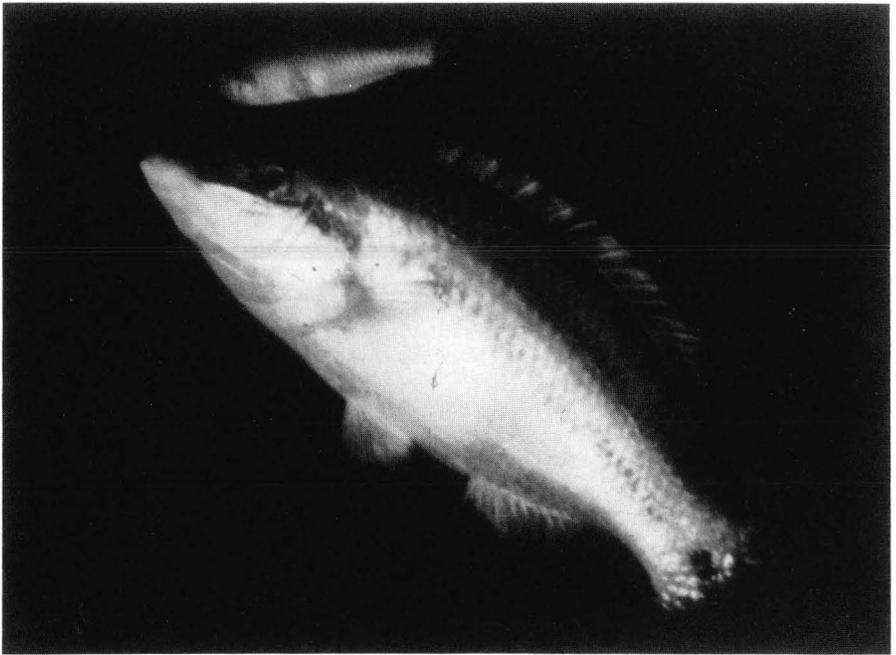


Photo 8. *Symphodus melanocercus* : activité de nettoyage dirigée ici vers un *Symphodus tinca*. On remarquera l'attitude « toutes les nageoires étalées » de ce dernier.

(Photo F. WERNERUS)

CHAPITRE VI

Thalassoma pavo

Thalassoma pavo est la dernière des quatre espèces de labridés méditerranéens que nous avons choisie pour notre étude des systèmes d'appariement. Nous avons signalé au chapitre II (p. 154) que *Thalassoma pavo* n'était apparu dans notre zone de travail qu'en 1986. Précédemment, on ne rencontrait qu'occasionnellement des individus isolés. L'occasion était donc inespérée d'étudier cette espèce, mal connue au point de vue des systèmes sociaux et reproducteurs. Contrairement au cas des trois espèces du genre *Symphodus* considérées dans les chapitres précédents, nous n'avons pas dû recourir à la voie expérimentale. En effet, les mâles terminaux* de la population de *Thalassoma pavo* observés en 1986 et 1987 ont spontanément changé de territoire au cours de la saison de reproduction 1987, sans que les frontières de ces territoires soient modifiées. Nous avons utilisé les différentes situations ainsi créées comme nous aurions utilisé les résultats obtenus lors d'expériences de déplacement des mâles territoriaux. Notre démarche a suivi, pour cette espèce, deux étapes essentielles. Au cours de la première, nous avons décrit les systèmes socio-reproducteurs de cette espèce. Au cours de la seconde, nous avons étudié le succès reproducteur des mâles, les territoires qu'ils défendent et le comportement des femelles. A l'issue de cette étape, nous avons été en mesure de proposer un mécanisme pour le système d'appariement de *Thalassoma pavo*.

Ce chapitre comportera quatre parties :

- 1) Les systèmes socio-reproducteurs de *Thalassoma pavo* sont présentés dans la première partie. Les comportements sociaux et reproducteurs de cette espèce n'étant pas connus, nous avons dû effectuer nos propres observations et mesures. Les informations générales concernant ces systèmes ont été données au chapitre II (p. 154), mais l'ensemble des résultats recueillis lors de la première étape de notre travail est donné dans la première partie de ce chapitre.
- 2) Dans la deuxième partie, sont présentés les résultats obtenus lors de la mesure du succès reproducteur des mâles, les résultats de la mesure des paramètres par lesquels ces mâles et les territoires qu'ils défendent sont caractérisés et, enfin, les résultats obtenus lors de notre étude du comportement des femelles.
- 3) Dans la troisième partie, le succès reproducteur des mâles sera analysé en détail pour chacune des configurations territoriales dans lesquelles nous avons pu les mesurer.
- 4) L'ensemble de ces résultats sera discuté dans la quatrième et dernière partie de ce chapitre où nous proposerons un mécanisme pour le système d'appariement de *Thalassoma pavo*.

1. SYSTEMES SOCIAUX ET REPRODUCTEURS

1.1. PRESENTATION GENERALE

Parmi les labridés méditerranéens, *Thalassoma pavo* est une espèce particulièrement rare dans la zone NW de la Méditerranée. Sa taille maximale est d'environ 20 cm. Dans notre zone de travail, nous avons observé une taille maximale de 140 mm (Longueur Standard). La taille moyenne des individus initiaux* est de 84.5 ± 4.7 mm (min. = 56 mm, max. = 100 mm, n = 10). L'espèce fréquente préférentiellement les milieux rocheux. Sa distribution bathymétrique est mal connue [de la surface à -150 m pour BAUCHOT et PRAS (1980), mais seulement jusqu'à -20 m pour LYTHGOE et LYTHGOE, 1976]. Personnellement, nous ne l'avons jamais observé plus bas que -15 m, aussi bien en Corse qu'en Sicile. Sa distribution géographique semble prêter à controverse. En effet, pour BAUCHOT et PRAS (1980), c'est une espèce qui serait présente en Atlantique du Portugal aux Canaries et serait rare en Méditerranée. Pour LYTHGOE et LYTHGOE (1976), sa répartition serait plus étendue puisque ces auteurs la signalent également en Méditerranée et dans l'Atlantique du nord-ouest mais du nord de l'Espagne à la Guinée. Enfin, pour MAURIN (1969), *Thalassoma pavo* serait fréquent en Méditerranée (dans sa partie centrale et sud tout au moins) et très commun sur les côtes d'Afrique où l'espèce descendrait jusqu'aux îles du golfe de Guinée. Nos propres observations nous ont permis de constater que *Thalassoma pavo* semblait effectivement abondant dans le centre de la Méditerranée. Sur les côtes françaises, ce poisson ne se rencontre que très occasionnellement. QUIGNARD (1966) étudie ses caractéristiques méristiques. REINBOTH (1967) établit son patron de sexualité.

En Corse, dans la baie de Calvi (W Corse), deux petites populations implantées à proximité de la Station de Recherches Sous-marines et Océanographiques de l'Université de Liège (STARESO) nous ont permis d'observer et de décrire les comportements sociaux et reproducteurs de ce poisson qui étaient, jusque là, méconnus chez cette espèce (fig. 6a) (WERNERUS, 1987).

Thalassoma pavo est un labridé hermaphrodite protogyne* et diandrique* (REINBOTH, 1967). Une population typique de *Thalassoma pavo* comprend donc deux phases colorées (phase initiale* et terminale*) regroupant chacune deux catégories d'individus. Les descriptions de patrons de coloration que nous avons trouvées dans la littérature ne correspondant pas entre elles ni avec la coloration observée en Corse, nous donnons ici notre description des patrons de coloration des deux phases.

- La première phase, **phase initiale**, comprend les jeunes mâles et les femelles, matures ou juvéniles. La couleur générale du corps est jaune. La moitié supérieure des flancs et le dos sont striés de fines bandes verticales brunes interrompues par cinq bandes verticales claires plus larges. Les stries brunes verticales s'épaississent sur le dessus du dos et au niveau de la ligne latérale où elles forment une bande longitudinale presque uniforme tout le long du corps, et qui barre horizontalement la tête à hauteur de l'œil. Une tache noire dorsale s'étend entre la deuxième et la troisième bande verticale claire. Hormis la bande horizontale brune, la tête est rose, veinée de bleu clair. Le sommet de la tête, en arrière de l'œil, présente deux bandes brunes se rejoignant en « V » renversé. Les nageoires sont translucides à l'exception de la nageoire anale qui porte un liseré bleu et de la caudale qui présente de légers reflets bleus. L'œil se confond dans la bande horizontale brune et présente des reflets rouges.

- La deuxième phase, **phase terminale**, ne comprend que des grands mâles. Cependant, ces mâles peuvent avoir deux origines différentes : soit des mâles initiaux ayant changé de livrée (mâles primaires*), soit des grandes femelles ayant changé de sexe et de livrée (mâles secondaire*). Le corps, de couleur générale verte, est très finement strié de jaune et de rouge. La gorge est claire, presque blanche. La tête est rose tirant sur le violet et veinée de bleu clair. La couleur des nageoires est semblable à celle de la livrée initiale à l'exception des pectorales dont l'extrémité est noire et de la dorsale, noire également sauf pour les premiers rayons qui sont jaunes et qui dépassent les autres en hauteur à la façon des premiers rayons de la dorsale des mâles terminaux de *Coris julis*. Les rayons externes de la caudale sont plus longs que les centraux. Le centre de l'œil est foncé tandis que sa périphérie est claire avec des reflets rouges. A l'arrière des pectorales, sous les premiers rayons de la dorsale, une large bande verticale bleu clair s'étend de la dorsale au bas du ventre.

Il est possible que ce patron de coloration soit plus particulier à la population corse car nous retrouvons ses éléments essentiels dans des descriptions faites par DE CARAFFA (1929).

En Sicile, sur le banc Graham (restes submergés de l'ancienne île volcanique Julia dont le sommet remonte à -8 m, voir **fig. 4**), les stries rouges couvrant le corps de la livrée secondaire sont tellement prononcées que la couleur générale du corps apparaît rouge et non verte. La large bande verticale bleue est encadrée de deux bandes rouges.

1.2. COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS DES MALES TERMINAUX

1.2a. Comportement territoriaux et agonistiques

Les différentes catégories présentes chez *Thalassoma pavo* cohabitent sur les arêtes et les pitons rocheux peu profonds (de 0 à -5 m) où les mâles terminaux établissent leur territoire. Ce territoire n'est défendu activement que pendant la durée journalière de la phase d'activité sexuelle. Durant cette phase d'activité sexuelle, les rencontres entre mâles terminaux et entre mâle terminal et mâle initial donnent généralement lieu à des interactions agonistiques. Lors de celles-ci, le mâle résidant se précipite violemment sur l'intrus en tentant de le mordre sur les flancs. Cette poursuite peut être précédée d'une « nage enveloppante » (nage constituée de mouvements tournants effectués devant et sur les côtés de l'adversaire). Ces combats se terminent souvent par une poursuite acharnée de l'intrus jusqu'au delà des frontières territoriales. La fréquence de ces interactions agonistiques est d'environ 11 interactions par heure d'observation.

En Corse, les territoires ont une superficie d'environ 3000 m² pour une densité de population extrêmement faible (environ 1 individu/100 m² au niveau des territoires des mâles). Les mâles franchissent couramment les limites de leur territoire en dehors de la phase d'activité sexuelle pour se nourrir. Ces déplacements peuvent atteindre 450 m (sans compter le retour au point de départ).

1.2b Périodicité journalière et annuelle de l'activité sexuelle

Pour les années 1986 et 1987, la saison de reproduction de *Thalassoma pavo* en Corse se situe de juin à fin septembre. Les comportements territoriaux ne se manifestent qu'une à deux heures par jour (milieu de journée) au cours d'une phase d'activité sexuelle. C'est durant cette phase qu'ont lieu toutes les parades sexuelles et les pontes. En dehors de cette phase d'activité sexuelle, les individus se nourrissent, de l'aube au crépuscule (**fig. 50**).

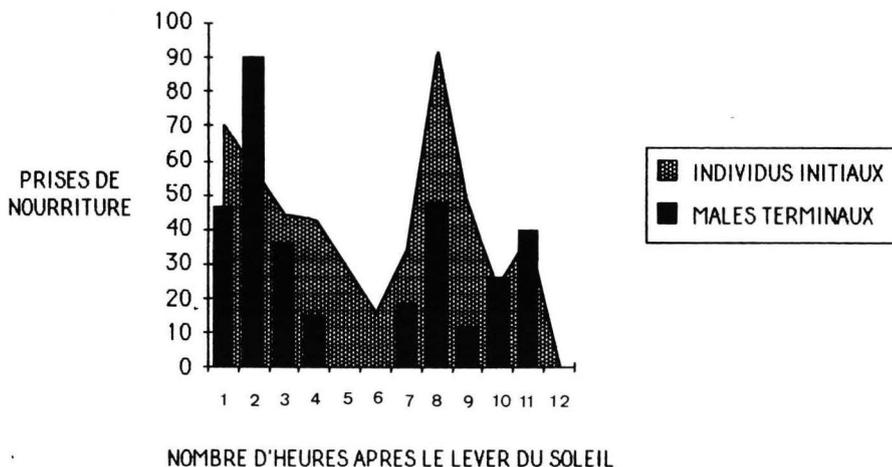


Fig. 50. *Thalassoma pavo*. Fréquences horaires de prise de nourriture au cours de la journée. Le nombre de prises de nourriture diminue fortement en milieu de journée, au moment de la phase journalière d'activité sexuelle. Cette baisse est la plus sensible pour les mâles terminaux, qui ne se nourrissent plus du tout à ce moment de la journée.

1.2c Comportements reproducteurs

Durant la phase journalière d'activité sexuelle, l'activité du mâle se focalise autour d'un ou deux sites de ponte caractérisés par un pic rocheux montant près de la surface (fig. 6b et 10). Cette activité consiste essentiellement en un va-et-vient rapide au-dessus du fond au cours duquel tout individu initial rencontré provoque le déclenchement d'une parade sexuelle de la part du mâle territorial.

Cette parade sexuelle semble typique des labridés à ponte planctonique (p.ex. *Coris julis*, LEJEUNE, 1985). Elle débute par une série de petits bonds vers le haut (analogues aux *loopings* décrits par REINBOTH, 1970; pour *Thalassoma bifasciatum*) effectués très près du partenaire potentiel. Le mâle monte ensuite, petit à petit, vers le haut tout en effectuant les mêmes *loopings* entrecoupés par des accélérations horizontales brèves et rapides de la nage. A ce moment, soit la femelle s'écarte, ce qui provoque la fin de la parade, soit elle suit le mouvement ascendant. Ce mouvement, effectué en spirale et comportant de nombreux *loopings* et « accélérations », amène les deux partenaires à proximité de la surface. Très rapidement, le mâle effectue un mouvement tournant autour de la femelle à l'issue duquel les deux partenaires se ruent vers la surface en nageant pratiquement à la verticale. Au sommet de cette trajectoire (juste sous la surface), intervient la ponte. Ce point est marqué par un petit nuage blanc à l'endroit où mâle et femelle libèrent leur gamètes. La ponte, qui est très rapide (le couple semble ne pas marquer d'arrêt), est généralement suivie d'un *rush* vers le bas qui peut se terminer par un ou deux *loopings*.

Pendant la phase journalière d'activité sexuelle, la fréquence de ponte des mâles territoriaux est faible, comparée à celle des *Symphodus*. Nos observations indiquent une fréquence de ponte de 2 à 3 fécondations par heure en moyenne (tabl. 76), soit environ la fréquence de ponte de *Coris julis* (LEJEUNE, 1985).

1.3. COMPORTEMENT DES MALES INITIAUX*

Les mâles initiaux ne sont pas territoriaux. Pour se reproduire, ils gravitent autour des sites de ponte. Contrairement au cas de la girelle *Coris julis* (LEJEUNE, 1985), les mâles initiaux peuvent effectuer une parade analogue à celle d'un mâle terminal, attirant ainsi une femelle (fécondation volée*). Cependant, ce type de comportement est très rare car généralement interrompu par l'agression rapide du mâle terminal le plus proche.

Le deuxième type de stratégie utilisé par les mâles initiaux est la fécondation parasite* : pour féconder les œufs d'une femelle, le mâle initial suit le mâle terminal et la femelle lors de la montée à la ponte et libère sa laitance au même endroit qu'eux. Environ 3.7 % des pontes de mâles terminaux sont ainsi parasitées par les mâles initiaux. La fréquence de ponte des mâles initiaux est très faible : 0.1 FEC/H.

Pour l'observateur, il est très difficile de faire la différence entre les femelles et les mâles initiaux. La seule différence que nous avons constatée est le ventre gonflé d'œufs des femelles pendant la saison de reproduction.

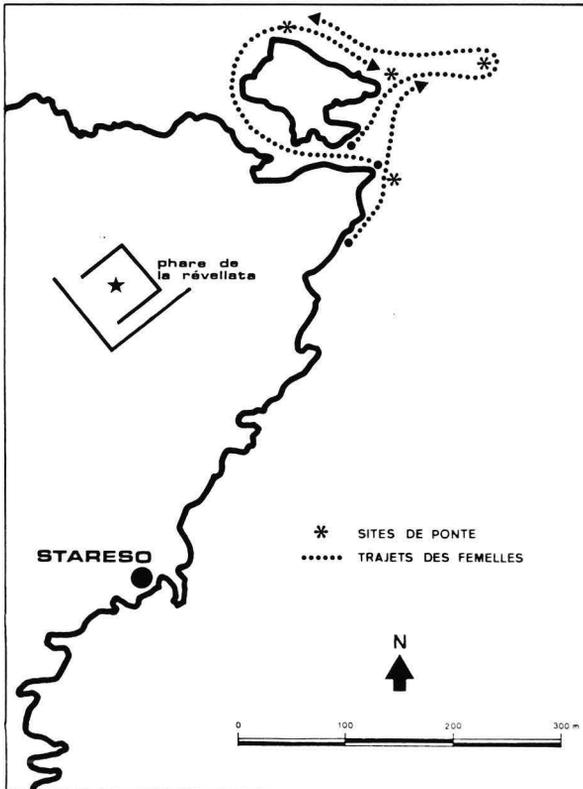


Fig. 51. *Thalassoma pavo*. Trajets de trois femelles lors de la période journalière de reproduction.

1.4. COMPORTEMENT DES FEMELLES

De l'aube au crépuscule, les femelles se déplacent et se nourrissent sans arrêt. Durant la phase journalière d'activité sexuelle, ces déplacements peuvent atteindre 400 m (**fig. 51**). Les femelles semblent visiter tous les territoires de notre zone de travail (**tabl. 77**) mais ne paraissent pondre qu'une fois par jour. Pendant la phase journalière d'activité sexuelle, elles se déplacent souvent en groupes de deux à quatre individus. En dehors de cette période, quand deux individus initiaux se rencontrent, ils se suivent généralement quelques dizaines de mètres avant de se séparer.

1.5. COMPORTEMENTS SOCIAUX ENTRE INDIVIDUS TERMINAUX ET INDIVIDUS INITIAUX

Les individus initiaux vivent dans les territoires des individus terminaux. Il ne semble pas y avoir de relation sociale particulière entre le mâle terminal et les individus initiaux. Ceux-ci sont libres de se déplacer à travers les différents territoires sauf pour les mâles initiaux durant la période journalière d'activité sexuelle. En dehors de cette phase, chaque fois qu'un mâle terminal aperçoit un individu initial, il se dirige vers lui et effectue durant 5 à 10 secondes autour de lui ce que nous avons appelé la « nage enveloppante » (voir paragraphe 1.2).

Les individus intermédiaires* ne vivent pas sur les territoires des mâles, ils se fixent (sans être territoriaux eux-mêmes) à la périphérie de ces territoires. Pendant la phase journalière d'activité sexuelle, ils tentent fréquemment de rejoindre le site de ponte le plus proche pour féconder les pontes des femelles qui y viennent en l'absence du mâle territorial. Sur la **figure 6a**, nous donnons la localisation de quelques-uns de ces individus intermédiaires lors des saisons de reproduction 1986 et 1987.

1.6. VARIATION DE LA STRUCTURE SOCIALE EN FONCTION DE LA DENSITE DE POPULATION

En Sicile, nous avons observé sur le sommet du Banc Graham (**fig. 4**) une population de *Thalassoma pavo* nettement plus nombreuse et plus dense que les populations rencontrées en Corse. La densité de population était d'environ 13.5 individus/100 m² (soit 13 fois plus qu'en Corse où cette densité était de 1 individu/100 m²).

Nous avons constaté que les mâles terminaux représentaient 3.2 % de la population (soit 5.2 fois moins qu'en Corse où les mâles terminaux représentent 16.7 % de la population).

Les mâles terminaux semblaient localisés dans une zone n'excédant pas 100 m² par mâle (les territoires défendus par les mâles terminaux des populations corses pendant la phase journalière d'activité sexuelle ont en moyenne 2500 m²).

Nous avons observé que les mâles terminaux étaient localisés sur une face du récif (côté sud-ouest, **fig. 52**) alors que la majeure partie de la population d'individus initiaux se trouvait sur le sommet du récif ou du côté opposé (côté nord-est), rassemblée en

groupes importants pouvant compter jusqu'à 30 ou 40 individus (généralement de petite taille). Autour du récif circulent des individus isolés ou en petits groupes de 3 à 4 individus (généralement de grande taille). Nous avons observé des individus intermédiaires de part et d'autre de la zone où étaient localisés les mâles terminaux. Le courant est généralement orienté, autour du banc Graham, du nord-est vers le sud-ouest. Cette disposition de la population de *Thalassoma pavo* autour du banc Graham ressemble à celle décrite pour d'autres labridés tropicaux vivant sur des récifs isolés les uns des autres, notamment pour *Thalassoma bifasciatum* (WARNER, ROBERTSON et LEIGH, 1975; WARNER, 1984) ou *Halichoeres bivittatus* (WARNER et ROBERTSON, 1978).

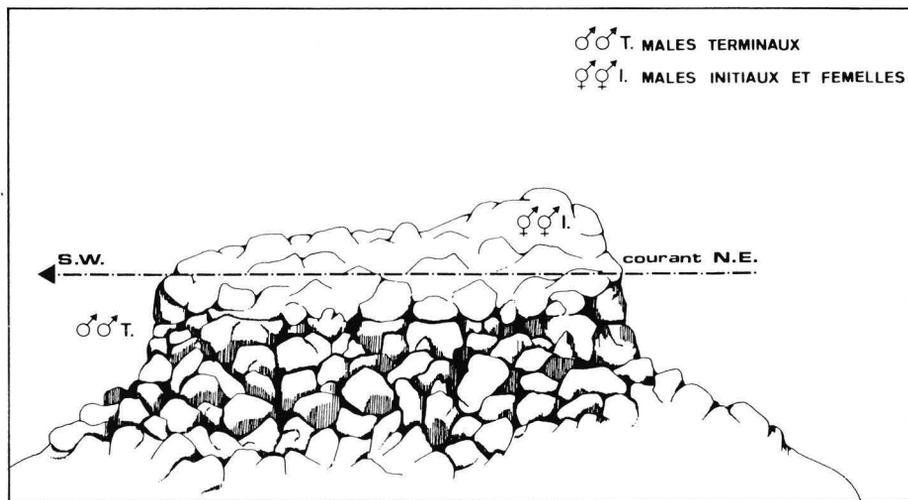


Fig. 52. Répartition de la population de *Thalassoma pavo* en fonction du courant, sur le sommet du bac Graham.

1.7. CONCLUSION

Dans cette première partie du chapitre consacré à l'étude du système d'appariement de *Thalassoma pavo*, nous nous sommes intéressés aux comportements sociaux et reproducteurs présentés par cette espèce. Nous avons ainsi constaté que ces comportements semblaient typiques de ceux montrés par d'autres labridés à ponte planctonique, méditerranéens (*Coris julis*) ou tropicaux (*Thalassoma bifasciatum*).

Dans la deuxième partie, nous présentons les résultats que nous avons obtenus lors de la mesure du succès reproducteur des mâles, des paramètres par lesquels nous avons caractérisé ces mâles et les territoires qu'ils défendent ainsi que les résultats de notre étude du comportement des femelles.

2. SUCCES REPRODUCTEUR - PARAMETRES - COMPORTEMENT DES FEMELLES

2.1. MESURE DU SUCCES REPRODUCTEUR

2.1a Résultats globaux

La mise en évidence de différences de succès reproducteur entre les mâles constitue en principe un des principaux indices de l'existence d'un choix du partenaire de reproduction exercé par les femelles. Nous caractériserons donc le succès reproducteur des mâles territoriaux par le nombre de pontes que chacun d'eux féconde par heure d'observation (FEC/H); nous tenterons d'affiner cette mesure en comptant également le nombre de femelles visitant ces mâles par heure d'observation (FEM/H), le temps passé par le mâle à parader avant d'obtenir une ponte (TG/F) ainsi que le nombre de pontes obtenues de chaque femelle (FEC/F). Remarquons que le paramètre TG/F doit s'interpréter différemment que pour les *Symphodus*. En effet, pour les trois espèces de *Symphodus* que nous avons étudiées, plus long était le temps pendant lequel le mâle paradait avec une femelle, plus élevé pouvait être le nombre de pontes qu'il en obtenait car les femelles de *Symphodus* peuvent pondre de nombreuses fois successivement. Les femelles de *Thalassoma pavo*, par contre, ne pondent qu'une fois au cours de la période journalière d'activité sexuelle. La ponte met donc fin à la parade. Dans ces conditions, et contrairement au cas des *Symphodus*, un temps de parade long est pénalisant pour le mâle. Les résultats de la mesure du succès reproducteur des mâles, de la mesure des paramètres caractérisant les territoires qu'ils défendent et les résultats de l'étude du comportement des femelles sont basés sur la population de *Thalassoma pavo* que nous avons étudiée en Corse.

Le **tableau 76** donne le succès reproducteur moyen des mâles terminaux au cours des saisons de reproduction 1986 et 1987. On constate que le nombre de pontes fécondées par heure d'observation ainsi que le nombre de femelles visitant les territoires par heure d'observation sont plus élevés en 1986 qu'en 1987 (3.1 FEC/H contre 2.1 FEC/H et 9.4 FEM/H contre 6.4 FEM/H respectivement). Ce fait est peut-être à mettre en parallèle avec la pression exercée par les mâles initiaux qui semble moins forte en 1986 qu'en 1987 (8.2 CHA/H en 1986 contre 14.1 CHA/H en 1987). Le nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle reste inchangé (0.4 FEC/F en 1986 et 1987).

Le succès reproducteur des mâles terminaux est donné pour la saison de reproduction 1986 par le **tableau 78**. On peut y voir que, globalement, les succès reproducteurs des deux mâles diffèrent de peu (2.9 FEC/H contre 3.6 FEC/H). Par contre, il semble que les femelles visitent deux fois plus fréquemment le mâle 1 (11.2 FEM/H contre 4.8 FEM/H), mais que ce même mâle obtienne deux fois moins de pontes des femelles qui le visitent (0.3 FEC/F contre 0.8 FEC/F). La pression des mâles initiaux semble équivalente pour les deux mâles (8.1 CHA/H et 8.4 CHA/H).

Le **tableau 79** donne les succès reproducteurs des mâles terminaux pour la saison de reproduction 1987. L'analyse effectuée sur le **tableau 80** montre que les différences constatées par le **tableau 79** sont significatives par ANOVA sauf pour le nombre de pontes fécondées par ces mâles par femelle.

C'est le mâle A qui obtient le succès reproducteur le plus élevé en 1987 (2.7 FEC/H) tandis que le mâle C obtient le succès reproducteur le plus faible (1.1 FEC/H);

0.005 < p ≤ 0.01). Cette différence se retrouve, d'une part, au niveau du nombre de visites de femelles par heure d'observation (le mâle A obtient 7.8 FEM/H tandis que le mâle C n'obtient que 1.1 FEM/H : 0.01 < p ≤ 0.025) et, d'autre part, au niveau du temps de parade nécessaire pour obtenir une ponte (81.2 sec pour le mâle A contre 230.8 sec pour le mâle C : p ≤ 0.0001). Le mâle B montre un succès reproducteur intermédiaire avec 1.8 FEC/H, 6.5 FEM/H et 67.6 sec. Le nombre de pontes fécondées par ces mâles par femelle semble ne pas varier (0.5 FEC/F pour le mâle A, 0.4 FEC/F pour le mâle B et 0.5 FEC/F pour le mâle C).

RESUME VI.1 : Des différences de succès reproducteur existent entre mâles terminaux (FEC/H), ainsi que pour les deux paramètres FEM/H et TG/F. On ne constate pas de différence du nombre de pontes fécondées par femelle (FEC/F).

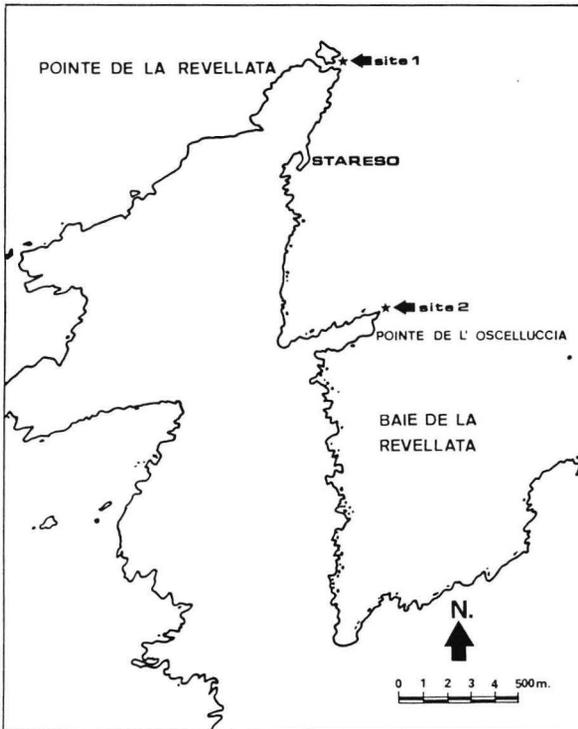


Fig. 53. Situation générale des deux populations de *Thalassoma pavo* aux abords de STARESO.

Afin de ne pas limiter notre étude du système d'appariement à une seule population de *Thalassoma pavo*, qui pouvait éventuellement présenter des caractéristiques particulières, nous nous sommes intéressé, au cours de la saison de reproduction 1987, à une

deuxième population (voir la localisation du site 2 sur la **figure 53**). Les succès reproducteurs des mâles qui semblent placés dans des conditions similaires sur les deux sites (taille et position du territoire par rapport au site et aux autres territoires) sont donnés sur le **tableau 81**. Ces résultats sont analysés par le **tableau 82**. On constate qu'il n'y a pas de différence significative du succès reproducteur par test t de STUDENT (3.0 FEC/H pour le site 1; 3.4 FEC/H pour le site 2 : $0.10 < p \leq 0.375$) ni du temps passé par les mâles à parader avant d'obtenir une ponte (82.5 sec pour le site 1, 90.5 sec pour le site 2 : $0.375 < p \leq 0.40$). Par contre, le nombre de visites de femelles par heure d'observation varie de 8.7 FEM/H pour le site 1 à 4.2 FEM/H pour le site 2 ($0.01 < p \leq 0.025$ par test t de STUDENT). De même, le nombre de pontes fécondées par femelle varie significativement de 0.4 FEC/F pour le site 1 à 0.9 FEC/F pour le site 2 ($0.005 < p \leq 0.01$).

RESUME VI.2 : On ne constate pas de différence de succès reproducteur entre deux mâles mesurés dans des situations similaires mais appartenant à deux groupes différents.

2.1b. Influence de la prédation

Nous avons constaté lors de nos observations qu'un facteur extérieur au système d'appariement de *Thalassoma pavo* venait perturber la parade, empêchant souvent la ponte. Ce facteur est la présence au dessus du site de ponte de poissons potentiellement prédateurs de *Thalassoma pavo* ou de ses œufs. Rappelons que la ponte s'effectue en pleine eau, juste sous la surface. Le couple en parade doit donc monter du fond jusqu'en surface en traversant parfois des bancs extrêmement denses de *Chromis chromis* (la castagnole) et, surtout, d'*Oblada melanura* (l'oblade). Chaque fois qu'une femelle de *Thalassoma pavo* suit un mâle vers la surface, des individus de ces deux espèces convergent vers le couple en parade. Chaque fois que le nombre d'oblades ou de castagnoles qui convergent au dessus du site de ponte est trop important, la femelle de *Thalassoma pavo* interrompt sa montée à la ponte et redescend sur le fond, pour tenter une nouvelle montée quelques instants plus tard quand les autres poissons se sont écartés. Nous avons ainsi observé un mâle paradant parfois pendant plus de dix minutes la même femelle avant de réussir à l'amener jusqu'à la surface. Par contre, la ponte avait lieu à la première montée chaque fois que nous empêchions les oblades d'approcher le couple en parade. Enfin, remarquons que le nombre le plus élevé de pontes fécondées par femelle (0.9 FEC/F, c'est-à-dire que chaque femelle paradée pond) a été mesuré sur le site 2 (**fig. 53**, et **tabl. 81**). Sur ce site, le nombre d'oblades était extrêmement réduit par rapport à ce qu'il était sur le site 1.

2.2. MESURE DES PARAMETRES

Après avoir présenté les résultats obtenus en mesurant le succès reproducteur des mâles terminaux, nous allons présenter les résultats de la mesure des paramètres par lesquels nous avons caractérisé ces mâles et les territoires qu'ils défendent.

Comme nous l'avons signalé dans l'introduction de ce chapitre, les mâles terminaux ont changé de territoire à plusieurs reprises au cours de la saison de reproduction 1987. Dans ce paragraphe, nous avons tenu compte de la situation qui s'est avérée la plus stable. Le mâle A sera donc associé au territoire 2, le mâle B au territoire 3 et le mâle C au

territoire 1 (fig. 6a). Nous avons utilisé cinq paramètres pour caractériser les mâles terminaux et leur territoire : la taille des mâles (en longueur standard*), l'intensité de leur parade (le temps pendant lequel ils paradent une femelle non réceptive), la surface de leur territoire, la profondeur des sites de ponte inclus dans ces territoires et l'intensité du courant baignant les territoires (nombre de jours avec un courant suffisamment fort pour être sensible au plongeur par rapport au nombre total de jours d'observation).

Les résultats sont donnés par le **tableau 83**. La taille moyenne des mâles terminaux est de $125.7 \text{ mm} \pm 8.7 \text{ mm}$ en 1987 dans notre zone de travail. La surface moyenne des territoires est de $2933.3 \text{ m}^2 \pm 233.3 \text{ m}^2$. La profondeur moyenne des sites de pontes est de $6.0 \text{ m} \pm 2.4 \text{ m}$.

En comparant ce tableau avec le **tableau 79**, on constate que deux paramètres semblent suivre le succès reproducteur des mâles terminaux : un paramètre les caractérisant (la taille du mâle) et un paramètre caractérisant le territoire qu'ils ont occupé le plus longtemps lors de la saison 1987 (intensité du courant). Le mâle A est en effet le plus grand des trois mâles (140 mm en Longueur Standard) et le mâle C le plus petit (110 mm LS). De même, ce sont les territoires des mâles A et B qui sont le plus fréquemment baignés par un courant sensible pour le plongeur (un jour sur deux), alors que le mâle C occupe un territoire qui ne connaît cette situation qu'un jour sur quatre. Parmi les autres paramètres utilisés, l'intensité de la parade ne varie pas de façon significative entre le mâle A (66.5 sec) et le mâle B (42.6 sec) par test t de STUDENT ($0.10 < p \leq 0.375$). La surface territoriale et la profondeur des sites de ponte ne semblent pas suivre le succès reproducteur puisque le mâle B (succès reproducteur intermédiaire) possède le site de ponte le plus profond ou le territoire le plus petit.

RESUME VI.3 : Parmi les paramètres que nous avons utilisés pour caractériser les mâles terminaux et les territoires qu'ils défendent, la taille des mâles et l'intensité du courant qui baigne leur territoire semble influencer le succès reproducteur.

2.3. COMPORTEMENT DES FEMELLES

Nous venons d'exposer les résultats que nous avons obtenus lors de la mesure du succès reproducteur des mâles terminaux (résumés VI.1 et VI.2) et lors de la mesure des paramètres par lesquels nous avons caractérisé ces mâles et les territoires qu'ils défendent (résumé VI.3). Nous allons maintenant nous intéresser à l'étude du comportement des femelles. Nous présenterons successivement leurs possibilités d'investigation, leur fréquence journalière de ponte, leur localisation en fonction des différents territoires et leur utilisation des différents sites de ponte.

2.3a. Possibilités d'investigation.

Avant de s'intéresser à l'éventuelle existence du choix du partenaire de reproduction, il est nécessaire de s'assurer que les femelles ont la possibilité d'effectuer ce choix.

En suivant les femelles de *Thalassoma pavo*, il apparaît que leurs déplacements pendant la phase journalière d'activité sexuelle leur permettent théoriquement de visiter tous les sites de ponte de notre zone de travail.

En effet, la **figure 51** indique trois déplacements effectués durant cette période. Deux des trajets mesurent 400 m et un 200 m et ont été parcourus en un laps de temps d'environ 15 minutes. Remarquons que la phase journalière d'activité sexuelle dure une à deux heures et que la distance à parcourir pour visiter l'ensemble des sites de ponte sur notre zone de travail est d'environ 400 m.

2.3b. Fréquence de ponte

Nos observations montrent que les femelles de *Thalassoma pavo* ne pondent qu'une seule fois par jour. En effet, sur les 6 femelles marquées que nous avons retrouvées sur nos sites de pontes, seules trois d'entre elles ont pondu deux fois le même jour, mais deux de ces trois femelles ne l'ont fait qu'en une seule occasion. Seule une femelle sur six a donc pondu plus ou moins régulièrement deux fois par jour (dans 25 % des observations, n = 30). Notons que cette femelle est également la plus grande des femelles que nous ayons observées (100 mm LS alors que la taille moyenne des femelles de notre zone de travail est de 92.2 mm LS).

2.3c. Localisation sur les territoires

En relevant systématiquement l'identité des femelles qui visitent les trois territoires de notre zone de travail pendant la phase journalière d'activité sexuelle, nous avons constaté que les déplacements des femelles de *Thalassoma pavo* ne semblent pas orientés vers un territoire particulier. En effet, 4 femelles sur 6 visitent tous les territoires de notre zone de travail tandis que les deux autres visitent deux territoires sur trois. Au total, les trois territoires semblent visités à la même fréquence (35.6 % des visites pour le territoire 1, 38.9 % des visites pour le territoire 2 et 25.5 % des visites pour le territoire 3, n = 94).

2.3d. Utilisation des sites de ponte

De même, l'identité des femelles qui pondaient sur chacun des territoires de notre zone de travail a été systématiquement relevée. Cette fois, il apparaît que, si les femelles semblent visiter tous les territoires avec une même fréquence, elles semblent privilégier par leurs pontes un de ces territoires par rapport aux autres. Nous constatons, en effet, (**tabl. 84**) que 54.7 % des pontes ont lieu sur le territoire 2. Les 45.3 % restants se partagent entre les deux autres territoires de la façon suivante : 25 % pour le territoire 1 et 20.3 % pour le territoire 3 (n = 94).

RESUME VI.4 : L'étude du comportement des femelles montre que 1) leurs déplacements leur permettent de visiter tous les mâles de la zone de travail, 2) sauf exception, elles ne pondent qu'une fois par jour, 3) elles semblent visiter tous les territoires avec une même fréquence, 4) plus de la moitié des pontes sont effectuées sur le territoire 2 (54.7 %).

3. SUCCES REPRODUCTEUR DES MALES TERMINAUX EN FONCTION DU TERRITOIRE OCCUPE

Dans la partie précédente, nous avons successivement présenté le succès reproducteur moyen de ces mâles au cours des saisons de reproduction 1986 et 1987, les résultats de la mesure des paramètres par lesquels nous avons caractérisé ces mâles ainsi que les territoires que nous avons sur notre zone de travail (les frontières territoriales n'ont pas changé tout au long de la saison de reproduction ni de 1986 à 1987), et, enfin, les résultats obtenus lors de notre étude du comportement des femelles.

Comme nous l'avons signalé dans l'introduction de ce chapitre, les mâles terminaux de notre zone de travail ont changé à deux reprises de territoires (p. 249) au cours de la saison 1987. Ces « échanges » de territoires s'effectuant chaque fois sans changement des frontières territoriales, ils seront utilisés comme auraient pu être utilisés les résultats d'expériences de manipulation des mâles ou des territoires. Nous abordons donc maintenant le succès reproducteur des mâles terminaux de façon plus détaillée, en tenant compte de chaque territoire occupé par chacun des mâles.

3.1. SUCCES REPRODUCTEUR GLOBAL PAR TERRITOIRE

Deux des trois territoires que compte notre zone de travail ont été successivement occupés par des mâles différents. Le troisième territoire n'a été occupé que par un des trois mâles terminaux au cours de la saison de reproduction 1987.

Ces déplacements des mâles se sont effectués en deux temps. Avant le premier changement, le mâle A occupait le territoire 1 (**fig. 6a**) et le mâle B occupait le territoire 2. Le mâle C se trouvait sur le bord du territoire 1 et n'était pas territorial; plus exactement, sa zone de résidence (son *home range**) ne contenait aucun site de ponte. Lors du premier changement, le mâle A a chassé le mâle B et a occupé le territoire de celui-ci en abandonnant le sien. Il a fallu deux périodes de reproduction (donc deux jours pendant lesquels eurent lieu de nombreux combats territoriaux) pour que la nouvelle situation se stabilise. A ce moment, le mâle A occupe le territoire 2 tandis que le mâle C défend le territoire abandonné par le mâle A (territoire 1). Le mâle B, chassé du territoire 2 par le mâle A, défend alors le territoire 3, situé sur un « sec » (pic ou massif rocheux isolé) se trouvant dans le prolongement de l'arête rocheuse sur laquelle se trouve le territoire 2 et dont le sommet remonte à -13 m. C'est cette « répartition territoriale » que nous avons observée le plus longtemps.

Le deuxième changement fut provoqué apparemment par un événement extérieur. En effet, à partir du 20 août 1987, la thermocline, qui stagnait jusque là plus profondément, est remontée dans la zone des -10 m à -12 m pour ne plus la quitter durant le reste de notre période d'observation. Nous avons constaté à ce moment que les femelles ne descendaient pas sous cette thermocline et, en conséquence, ne visitaient plus le territoire 3. Deux jours après la remontée de la thermocline, le mâle B avait déplacé le mâle C et occupait le territoire 1. Le territoire 2 était toujours occupé par le mâle A. Cette situation a duré jusqu'à la fin de notre période d'observation.

Le territoire 1 (**fig. 6a**) a donc successivement été occupé par le mâle A, puis le mâle C et enfin par le mâle B. Le territoire 2 a été successivement occupé par le mâle B puis par le mâle A. Le territoire 3 n'a été défendu que par le mâle B. Le **tableau 85** donne la moyenne des succès reproducteurs des mâles qui se sont succédé sur chacun des territoires.

En analysant ces résultats (**tabl. 86**), on constate que le succès reproducteur moyen varie de façon significative d'un territoire à l'autre. Le succès reproducteur moyen des mâles qui se sont succédé sur le territoire 1 (mâles A, puis C, puis B) est de 1.5 FEC/H, alors qu'il atteint 2.8 FEC/H pour les mâles s'étant succédé sur le territoire 2 (mâles B puis A) et 1.8 FEC/H pour le mâle B sur le territoire 3 ($0.0001 < p \leq 0.005$ par ANOVA). Le nombre de femelles visitant ces territoires par heure d'observation varie également de façon significative en passant de 3.4 FEM/H pour le territoire 1 à 8.4 FEM/H pour le territoire 2 et 9.2 FEM/H pour le territoire 3 ($p < 0.0001$). Par contre, le nombre moyen de pontes fécondées par femelle (FEC/F) ne varie pas d'un territoire à l'autre ($0.10 < p \leq 0.25$ par ANOVA) ni le temps passé par les mâles à parader avant d'obtenir une ponte ($0.05 < p \leq 0.10$ par ANOVA).

RESUME VI.5 : La comparaison des territoires en fonction du succès reproducteur moyen des mâles qui s'y sont succédé montre des différences significatives par ANOVA.
--

3.2. SUCCES REPRODUCTEUR PAR MALE ET PAR TERRITOIRE

3.2.a. Revue complète des succès reproducteurs

Nous avons présenté ci-dessus le succès reproducteur moyen des mâles qui se sont succédé sur chacun des territoires et avons constaté que ce succès moyen (FEC/H) variait significativement d'un territoire à l'autre. Nous avons également constaté dans la partie précédente de ce chapitre (résumé VI.1) que le succès reproducteur de chaque mâle sur l'ensemble de la saison de reproduction 1987 variait significativement d'un mâle à l'autre.

Nous donnons sur les **tableaux 87 à 90** le succès reproducteur de chacun des mâles pour chaque territoire que ce mâle a occupé au cours de la saison de reproduction 1987. Chaque tableau correspond à un des paramètres utilisés pour caractériser le succès reproducteur des mâles terminaux (FEC/H : **tabl. 87**, FEM/H : **tabl. 88**, FEC/F : **tabl. 89**, TG/F : **tabl. 90**). On peut constater sur chacun des tableaux d'importantes variations du paramètre considéré.

3.2.b. Succès reproducteur d'un mâle occupant successivement différents territoires

Ainsi que nous l'avons expliqué, deux des mâles que nous avons étudiés au cours de la saison de reproduction 1987 ont occupé successivement des territoires différents (territoires 1, 2 et 3 pour le mâle B et territoires 1 et 2 pour le mâle A). Nous comparons sur les **tableaux 91 et 92** leurs succès reproducteurs sur ces différents territoires.

- Sur le **tableau 91**, on constate que le succès reproducteur du mâle B reflète exactement les différences significatives de succès reproducteurs mises en évidence par les **tableaux 85 et 86**. Cependant, les différences de succès reproducteur (FEC/H) montrées par le **tableau 91** n'atteignent pas cette fois le seuil significatif par ANOVA ($p > 0.25$). Par contre, les différences constatées au niveau du nombre de visites de femelles par heure d'observation (FEM/H) et du temps de parade (TG/F), qui suivent elles aussi celles qu'on peut constater sur les **tableaux 85 et 86**, sont significatives par ANOVA ($0.01 < p \leq 0.025$). Le nombre de pontes fécondées par femelle ne varie pas plus que sur le **tableau 86** ($p > 0.25$).
- Sur le **tableau 92**, nous présentons les succès reproducteurs du mâle A successivement sur le territoire 1 et le territoire 2. De nouveau, le succès reproducteur reflète les différences montrées par le **tableau 86** et sont significatives (sauf pour le temps de parade : $p > 0.40$ par test t de STUDENT). Le nombre de pontes fécondées par heure d'observation passe de 1.9 FEC/H sur le territoire 1 à 3.0 FEC/H sur le territoire 2 ($0.025 < p \leq 0.05$). De même, le nombre de visites de femelles passe de 4.7 FEM/H à 8.7 FEM/H ($0.01 < p \leq 0.025$ par test t de STUDENT). Enfin, le nombre de pontes fécondées par femelle passe de 0.7 FEC/F à 0.4 FEC/F ($0.025 < p \leq 0.05$).

RESUME VI.6 : Le succès reproducteur d'un mâle qui change de territoire semble varier en fonction du territoire.

3.2c. Succès reproducteurs des mâles occupant successivement un même territoire

Après avoir analysé le succès reproducteur des mâles en fonction des territoires occupés successivement par chacun d'eux, nous présentons maintenant l'analyse du succès reproducteur des différents mâles qui se sont succédé sur un même territoire.

Le **tableau 93** analyse le succès reproducteur des mâles A, B et C sur le territoire 1. On ne constate pas de différence significative du succès reproducteur (FEC/H) par ANOVA ($p > 0.25$). De même, le nombre de visites de femelles ainsi que le nombre de pontes fécondées par femelle ne varient pas d'un mâle à l'autre (FEM/H : $0.10 < p \leq 0.25$; FEC/F : $p > 0.25$; par ANOVA). Seul, le temps de parade varie de façon significative ($0.005 < p \leq 0.01$).

Le **tableau 94** présente le résultat de l'analyse du succès reproducteur des mâles qui se sont succédé sur le territoire 2 (mâles A et B). De nouveau, on ne constate pas de différence du succès reproducteur (FEC/H) entre ces mâles ($0.10 < p \leq 0.375$ par test t de STUDENT). Il ne semble pas y avoir de différence significative non plus au niveau du nombre de visites de femelles (FEM/H) ni au niveau du nombre de pontes fécondées par femelle (FEC/F) par test t de STUDENT ($0.10 < p \leq 0.375$ pour les deux paramètres). Le temps de parade varie de façon significative ($p \leq 0.0005$ par test t de STUDENT).

RESUME VI.7 : Des mâles différents occupant successivement un même territoire semblent obtenir le même succès reproducteur.

3.2d. Succès reproducteurs simultané des mâles

Enfin, nous terminons notre analyse du succès reproducteur des mâles terminaux en présentant les résultats obtenus en mesurant les mâles simultanément, chacun sur le territoire qu'il a occupé le plus longtemps lors de la saison de reproduction 1987 (le mâle A sur le territoire 2, le mâle B sur le territoire 3 et le mâle C sur le territoire 1, voir p. 261).

Le **tableau 95** présente l'analyse de ces succès reproducteurs. On constate que les valeurs mesurées reflètent, pour tous les paramètres, les valeurs présentées par les **tableaux 85 et 86** qui donnaient les succès reproducteurs moyens des mâles s'étant succédé sur chacun des territoires. On voit sur le **tableau 95** que le succès reproducteur (FEC/H) varie de façon significative par ANOVA ($0.0001 < p \leq 0.005$). De même, le nombre de visites de femelles (FEM/H) et le temps de parade (TG/F) atteignent le seuil significatif ($0.0001 < p \leq 0.005$ pour chaque paramètre par ANOVA). Comme sur le **tableau 86**, le nombre de pontes fécondées par femelle semble le même pour chaque mâle ($p > 0.25$ par ANOVA).

RESUME VI.8 : Mesurés simultanément, les succès reproducteurs des mâles occupant le territoire qu'ils ont gardé le plus longtemps varie de façon significative.

4. DISCUSSION

Dans ce quatrième et dernier chapitre exposant les résultats obtenus lors de l'étude des systèmes d'appariement de quatre labridés méditerranéens, nous avons présenté les résultats concernant *Thalassoma pavo*.

Ce chapitre comportait quatre parties. La première présentait les comportements sociaux et reproducteurs de cette espèce qui étaient encore inconnus (p. 250).

Dans la seconde partie, nous avons successivement présenté les succès reproducteurs des mâles terminaux sur l'ensemble de la saison de reproduction 1986 et 1987 (résumé VI.1). Nous avons alors comparé les succès reproducteurs de deux mâles appartenant à deux groupes différents n'ayant pas de contact entre eux (résumé VI.2). Ensuite, nous avons présenté les résultats que nous avons obtenus lors de la mesure des paramètres par lesquels nous avons caractérisé ces mâles et les territoires qu'ils ont défendus le plus longtemps (résumé VI.3). Enfin, nous nous sommes attachés à étudier le comportement des femelles (résumé VI.4).

Dans la troisième partie, nous avons étudié en détail le succès reproducteur des mâles sur chaque territoire que ces mâles ont occupé au cours de la saison de reproduction 1987. Nous avons notamment analysé le succès reproducteur de mâles différents occupant successivement le même territoire ainsi que le succès reproducteur d'un même mâle occupant successivement des territoires différents (résumé VI.5 à VI.8).

Dans cette quatrième partie, nous discuterons ces résultats, en commençant par les phénomènes liés à l'hermaphrodisme, et proposerons un mécanisme pour le système d'appariement de *Thalassoma pavo*.

4.1 LE « MODELE DE L'AVANTAGE DE LA TAILLE »

Nous avons vu (chapitre I, p. 133) que le « modèle de l'avantage par la taille » était proposé par GHISELIN (1969) et WARNER (1975) pour expliquer l'évolution de l'hermaphroditisme.

D'après ce modèle, si le nombre potentiel de descendants diffère entre les sexes avec la taille, alors un individu qui changerait de sexe à la bonne taille ou au bon âge aurait une descendance plus nombreuse que celui qui reste exclusivement mâle ou femelle. Le modèle prédit que les variations du degré de changement de sexe doivent correspondre à des différences des systèmes d'appariement. Autrement dit, le degré d'hermaphroditisme sera le plus poussé dans les systèmes d'appariement où les grands mâles monopolisent les pontes plus efficacement. Dans les cas extrêmes, les petits mâles primaires peuvent même disparaître totalement (protogynie stricte*).

Nous avons vu que les travaux de HOFFMAN (1980 et 1983) paraissaient vérifier effectivement cette prédiction. La même vérification peut-elle être obtenue avec *Thalassoma pavo* et les trois autres espèces méditerranéennes que nous avons étudiées ?

REINBOTH (1967) montre que *Thalassoma pavo* est une espèce hermaphrodite protogyne qui possède des mâles primaires. Nos observations montrent, d'une part, que les pontes ont lieu exclusivement au-dessus de quelques sites de pontes bien déterminés et, d'autre part, que ces sites se trouvent dans les territoires défendus activement par les plus grands mâles de la population. Ce système socio-reproducteur a deux conséquences : primo, il limite très fortement le taux de fécondation des petits mâles de la population (qui est presque nul, p. 253), et secundo, il donne aux grands mâles un taux de reproduction 4 à 6 fois plus élevé en moyenne que le taux de reproduction des femelles (qui ne pondent qu'une fois par jour). Nous nous trouvons donc bien devant une situation évolutivement favorable à l'apparition de l'hermaphroditisme protogyne. Cependant, la présence de petits mâles primaires pose problème pour le modèle puisque leur succès reproducteur apparaît virtuellement nul. HOFFMAN (1983) montrait que, pour un système socio-reproducteur similaire, *Bodianus diplotaenia* était une espèce hermaphrodite protogynie stricte. WARNER et HOFFMAN (1980 a et 1980 b), WARNER (1984) et LEJEUNE (1985 et 1987) signalent que, chez certaines espèces de labridés, la densité de population influe sur le système socio-reproducteur (semblable influence est signalée dans d'autres groupes également, par exemple *Chromis cianea*, un poisson tropical de la famille des *Pomacentridae* : DE BOER, 1981; ou *Kobus ellipsiprymnus*, une antilope africaine : WIRTZ, 1982). Quand la densité de population est faible, les territoires sont grands, bien défendus et le succès des petits mâles est faible. Par contre, quand la densité de population est élevée, les territoires sont petits, moins facilement défendus et le succès des petits mâles augmente. Pour certaines espèces, apparaît même une stratégie de reproduction absente chez les populations de faible densité : la « ponte en groupe » (plusieurs petits mâles s'associent pour féconder les œufs d'une seule femelle, c'est le cas de *Thalassoma bifasciatum*, WARNER et ROBERTSON, 1978; WARNER et HOFFMAN, 1980 b; WARNER, 1984). Les petits mâles qui suivent la stratégie de « ponte en groupe » peuvent aller, dans les cas extrêmes, jusqu'à rejeter des meilleurs sites les mâles territoriaux (WARNER et HOFFMAN, 1980 b). L'existence d'un type de stratégie semblable au sein des populations denses de *Thalassoma pavo* pourrait expliquer la persistance des petits mâles primaires chez cette espèce et constituerait une nouvelle confirmation du « modèle de l'avantage par la taille ». Les observations que nous avons effectuées en Sicile (voir p. 254) suggèrent une telle explication.

Les trois autres espèces (*Symphodus melanocercus*, *Symphodus tinca* et *Symphodus ocellatus*) ont été étudiées par WARNER et LEJEUNE (1985). Ces auteurs montrent que *Symphodus melanocercus* semble être une espèce hermaphrodite protogyne, que

Symphodus tinca présente certaines caractéristiques d'une espèce hermaphrodite protogyne et que *Symphodus ocellatus* est une espèce gonochorique. Ces auteurs montrent que ce sont les grands mâles de *Symphodus melanocercus* qui monopolisent le plus efficacement les pontes alors que ce sont les grands mâles de *Symphodus ocellatus* qui y arrivent le moins efficacement. Nos propres résultats confirment ces données, avec cependant une certaine nuance. En effet, pour WARNER et LEJEUNE, la classe de taille 55-75 mm (Longueur Totale*) présente un succès reproducteur significativement plus faible que la classe 75-95 mm (LT). Ceci semble confirmer le modèle de l'avantage de la taille. Cependant, ces auteurs montrent par ailleurs que les changements de sexe ont lieu pour des tailles aussi faibles que 68 mm LT (soit environ 62 mm Longueur Standard*), soit largement inférieures à la barre des 75 mm (LT). Cette apparente contradiction pouvait sembler surprenante. Nous avons réparti les mâles en trois classes de taille (< 65 mm, entre 65 et 75 mm et ≥ 75 mm en Longueur Standard) et nous avons vu (tabl. 64) que la différence de succès reproducteur se situait en fait entre la plus petite classe de taille et les deux plus grandes, soit autour de 65 mm (LS). Cette observation rejoint tout à fait les tailles des plus petits mâles secondaires mesurés par WARNER et LEJEUNE (environ 62 mm LS).

4.2. LE SYSTEME D'APPARIEMENT DE *THALASSOMA PAVO*

En commençant cette étude des systèmes d'appariement présentés par quatre espèces de labridés méditerranéens, une de nos questions principales concernait l'existence même d'un choix du partenaire de reproduction. Nous avons vu que les systèmes d'appariement des trois espèces de *Symphodus* que nous avons étudiées semblaient dépendre de phénomènes différents.

Nos résultats laissent à penser que le système d'appariement présenté par *Thalassoma pavo* s'articule autour de deux axes principaux. **Le premier** s'apparenterait effectivement au choix du partenaire. En effet, nos résultats semblent montrer que les femelles privilégient un territoire par rapport aux autres. Le mâle qui occupe ce territoire obtiendrait par conséquent un succès reproducteur plus élevé que ses voisins.

Dans ces conditions, une compétition pour la possession de ce territoire privilégié pourrait s'instaurer entre les mâles (ce serait **le deuxième** aspect du système d'appariement de *Thalassoma pavo*) avec installation sur ce territoire du mâle le plus compétitif.

Les arguments en faveur d'un choix exercé par les femelles pour un territoire particulier ont plusieurs origines.

- 1) Nous constatons d'abord que le succès reproducteur moyen (FEC/H) des mâles territoriaux sur l'ensemble de la saison de reproduction varie significativement d'un mâle à l'autre. Bien entendu, les origines de ces différences peuvent être multiples et même n'avoir aucun rapport avec un quelconque choix du partenaire (comme ce fut le cas avec les trois espèces de *Symphodus* que nous avons étudiées). Cependant, l'existence de différences de succès reproducteur entre mâles est un des principaux indices trahissant l'existence d'un tel choix. Notons que le mâle qui présente le succès reproducteur moyen le plus élevé est le mâle A.
- 2) Si nous effectuons la moyenne, par territoire, du succès reproducteur (FEC/H) des mâles qui s'y sont succédé et que nous comparons les territoires sur cette base, nous constatons que le succès reproducteur moyen varie de façon significative entre les territoires. Remarquons que le territoire ainsi privilégié est le territoire 2.

Le mâle qui a occupé le plus longtemps ce territoire est le mâle A. Enfin, nous constatons que le seul mâle à ne pas avoir occupé ce territoire est le mâle C, qui est le mâle qui présente le succès reproducteur moyen le plus faible.

- 3) En suivant les femelles, nous constatons que, si elles semblent visiter tous les territoires avec la même fréquence, elles paraissent cependant effectuer la majorité de leurs pontes sur le territoire 2. En effet, plus de la moitié des pontes effectuées par les femelles marquées que nous avons suivies furent effectuées sur ce territoire.
- 4) Un même mâle obtient des succès reproducteurs différents en fonction des territoires qu'il occupe. Ces changements de succès reproducteur n'atteignent le seuil significatif que pour un mâle sur deux, mais le succès reproducteur des deux mâles varie d'un territoire à l'autre en fonction du succès reproducteur moyen des mâles qui se sont succédé sur chaque territoire. Ceci semble écarter l'hypothèse d'un choix du partenaire orienté en fonction d'une qualité du mâle, mais soutient celle d'un choix orienté en fonction d'une qualité du territoire.
- 5) Des mâles différents occupant successivement le même territoire ont apparemment tous un succès reproducteur semblable. Cette constatation va dans le sens d'une orientation du choix exercé par les femelles en fonction d'une qualité propre au territoire.
- 6) Les variations de succès reproducteur que nous avons mises en évidence vont souvent de pair avec des variations concordantes du nombre de visites de femelles (par exemple : **tabl. 79**; **tabl. 85**; **tabl. 92**). Cependant, cette relation n'est pas aussi évidente dans d'autres cas. Notamment sur le **tableau 91** où l'augmentation du succès reproducteur du mâle B est conjointe à l'augmentation du nombre de visites de femelles lors du passage de ce mâle du territoire 1 au territoire 2, mais où son passage au territoire 3 est suivi d'une baisse importante de ce succès reproducteur qui n'est pas explicable par le nombre de visites de femelles. Cette baisse du succès reproducteur pourrait être due à la présence de très nombreux prédateurs potentiels (d'œufs ou du couple en parade, voir p. 258).

La proposition d'un système d'appariement incluant une forte compétition entre mâles ayant pour effet de favoriser les mâles les plus compétitifs de la population repose bien sûr sur les deux changements de territoires que nous avons observés au cours de la saison de reproduction 1987. Chaque changement a eu pour résultat le déplacement du mâle résidant par un mâle plus gros. De même, chaque fois le mâle intrus s'est approprié un territoire dont le mâle résident présentait un succès reproducteur plus élevé. Rappelons, en effet, que le premier changement a vu le déplacement du mâle B (127 mm) par le mâle A (140 mm). Le succès reproducteur du mâle A avant le changement était de 1.9 FEC/H et 4.7 FEM/H et celui du mâle B était de 2.3 FEC/H et 7.7 FEM/H. Le deuxième changement concerne le déplacement du mâle C (110 mm) par le mâle B (127 mm). Le succès reproducteur du mâle B avant le changement apparaît plus élevé que celui du mâle C (1.8 FEC/H et 9.2 FEM/H contre 1.1 FEC/H et 2.6 FEM/H), mais, suite à la remontée de la thermocline, le succès reproducteur du mâle B était en fait de 0 FEC/H et 0 FEM/H dans les deux jours précédant le changement.

Nous proposons donc, pour *Thalassoma pavo*, un système d'appariement fonctionnant par le choix du partenaire de reproduction effectué par les femelles en fonction d'une qualité du territoire défendu par ce partenaire et par la compétition entre mâles pour l'occupation des territoires favorisés par les femelles. Les qualités du territoire pourraient être la présence d'un fort courant orienté vers le large et une faible profondeur des sites de ponte. La présence du courant orienté dans la direction du large pourrait favoriser également la dispersion des œufs ou une meilleure oxygénation de ceux-ci. Des phénomènes

semblables ont été mis en évidence pour des espèces tropicales (BARLOW, 1981; WARNER, 1986). La faible profondeur du site de ponte limiterait les risques de prédation encourus par la femelle lors de la montée à la ponte. La profondeur importante du site de ponte du territoire 3 pourrait expliquer le succès reproducteur relativement limité du mâle B sur ce territoire alors que ses caractéristiques courantologiques sont identiques à celles du territoire 2.

Ce travail est une des rares études expérimentales qui semblent permettre de séparer clairement les « qualités » du mâle des « qualités » du territoire qu'il défend. DOWNHOWER et BROWN (1980) arrivent à une telle distinction en montrant que les femelles du chabot américain (*Cottus gobio*) choisissent leur partenaire de reproduction en fonction d'une de ses qualités (voir chapitre VII, p. 275). Par contre, WARNER (1987) indique que le choix du site de ponte exercé par les femelles de *Thalassoma bifasciatum* dépend des qualités de ce site (voir chapitre I, p. 145). Le comportement exhibé par les femelles de *Thalassoma pavo* apparaît fort semblable.

CHAPITRE VII

Discussion

Dans l'introduction de ce travail, nous nous proposons d'étudier les mécanismes qui sous-tendent les systèmes d'appariement de quatre espèces de labridés méditerranéens des genres *Symphodus* et *Thalassoma*.

Nous avons vu (introduction et chapitre I) que le choix du partenaire de reproduction et la compétition mâle-mâle étaient les mécanismes les plus communément présentés pour expliquer le fonctionnement de ces systèmes d'appariement.

Cependant, nos propres observations de ces systèmes d'appariement suggèrent l'existence de mécanismes différents du choix du partenaire de reproduction. En particulier, nous avons vu que le succès reproducteur des mâles pouvait être influencé par des **phénomènes de fidélité** et que la sélection agissant sur les systèmes d'appariement pouvait provenir en partie du système social (**sélection sociale**). Enfin, nos résultats suggèrent l'existence, dans ces systèmes d'appariement, d'un **mécanisme régulateur** antagoniste à cette sélection.

La discussion qui va suivre permettra de débattre des idées présentées au début de ce travail et s'articulera autour des trois mécanismes que nous proposons pour expliquer le fonctionnement des systèmes d'appariement des espèces étudiées : *primo*, les phénomènes de fidélité, qui influencent le comportement des femelles et le succès reproducteur des mâles; *secundo*, la sélection qui agit sur le système d'appariement (sélection sociale ou sélection sexuelle par la compétition mâle-mâle) et, *tertio*, le mécanisme régulateur qui « tamponne » cette sélection.

1. LES PHENOMENES DE FIDELITE :

des mecanismes s'intégrant aux systèmes d'appariement des *Symphodus*

Des comportements particuliers manifestés par les femelles ou les petits mâles ont été rencontrés lors de l'étude des trois espèces du genre *Symphodus* (« tradition » ou « fidélité »). Nous avons vu que ces phénomènes pouvaient fortement influencer le succès reproducteur des mâles territoriaux de *Symphodus melanocercus*, ou nidificateurs, de *Symphodus ocellatus* et *Symphodus tinca*. A ce titre, ils font partie intégrante des systèmes d'appariement de ces espèces. Nous traiterons successivement :

- 1) Le chemin de migration suivi par les femelles de *Symphodus melanocercus*;
- 2) La fidélité au site de ponte des femelles de *Symphodus ocellatus*;
- 3) La fidélité de petits mâles « satellites » à un grand mâle territorial ou nidificateur.

Chaque fois nous rappellerons brièvement la nature du phénomène et la façon dont il influence le succès reproducteur des mâles territoriaux ou nidificateurs, puis nous verrons comment il s'intègre aux idées présentées au début de ce travail.

1.1. LE CHEMIN DE MIGRATION DE *SYMPHODUS MELANOCERCUS* : la transmission d'une information entre générations ?

Les femelles de *Symphodus melanocercus* suivent tous les matins à l'aube le même trajet pour se rendre de leur aire de repos* nocturne à la zone des territoires des mâles (p. 229). Ce chemin de migration dépasse d'ailleurs la simple nécessité de quitter l'aire de repos nocturne pour rejoindre les territoires puisque nous avons vu qu'il se prolongeait sur une grande distance le long de la côte (fig. 37).

Nous avons vu comment le succès reproducteur des mâles territoriaux semblait dépendre de l'emplacement des territoires défendus par ces mâles par rapport au chemin de migration suivi par les femelles (voir notamment les résultats de l'expérience de détournement du chemin de migration, tabl. 74). Les mâles dont le territoire se trouve directement sur le chemin de migration sont ceux qui obtiennent le plus de visites de femelles, mais ce sont aussi ceux qui subissent la plus grande pression de la part des petits mâles parasites. Au total, il semble donc que ce soient les mâles dont le territoire se trouve juste à côté des territoires traversés par le chemin de migration qui fécondent le plus de pontes (voir fig. 41 à 49).

Nous avons parlé de « tradition » pour qualifier ce chemin de migration pour trois raisons : d'abord il semble immuable d'une année à l'autre; ensuite, il ne semble pas être le résultat d'un choix exercé par les femelles; et, pour finir il ne semble même pas lié directement à la reproduction. En effet, ce chemin est suivi toute l'année et il est suivi par d'autres espèces dont *Symphodus tinca* principalement. Les femelles et les petits mâles de cette espèce suivent en effet tous les matins le même chemin de migration que celui suivi par les femelles de *Symphodus melanocercus*. Bien entendu, pour déterminer s'il s'agit effectivement d'une tradition, il faudrait montrer que l'information se transmet bien des femelles qui suivent le chemin de migration aux femelles « naïves ». Nous n'avons pas eu l'occasion de mettre en évidence une telle transmission.

Ce concept de tradition est suggéré également par les mesures effectuées par WARNER (1987) sur le système d'appariement de *Thalassoma bifasciatum* (voir description sommaire du système d'appariement chapitre I, p. 145). WARNER montre que ce sont toujours les mêmes sites de pontes qui sont utilisés durant une période d'au moins six ans (une femelle de *Thalassoma bifasciatum* pond en moyenne pendant deux ans). En cas de remplacement d'un mâle résident sur un site de ponte par un autre mâle (disparition du mâle résident, n = 2; ou enlèvement expérimental, n = 3), 100 % des femelles marquées (n = 76) restent fidèles au site de ponte. De même, si le mâle résident sur un site de ponte change de site pour occuper un site voisin, distant de moins de 10 m et en pleine vue du site précédent (n = 2), 100 % des femelles marquées restent fidèles au site de ponte (n = 26). La bonne connaissance d'un site, en diminuant les risques de prédation, pourrait conférer un avantage sélectif aux femelles qui montrent ces comportements de fidélité (WARNER, 1987).

Notre travail semble montrer que la notion de « **tradition** » constitue un des mécanismes majeurs influençant les systèmes d'appariement des espèces étudiées. Ce rôle apparaît nouveau dans l'étude des mécanismes qui sous-tendent les systèmes d'appariement. Nous sommes convaincu que ces phénomènes sont probablement très fréquents chez la plupart des vertébrés inférieurs et nous croyons que leur étude constituera prochainement un axe de recherche privilégié.

1.2. LA FIDELITE AU SITE DE PONTE DE *SYMPHODUS OCELLATUS*

Les femelles de cette espèce nidificatrice semblent fidèles à un nid tant que le mâle qui le défend est sexuellement actif. De plus, quand ce mâle cesse son activité sexuelle, les femelles semblent s'orienter vers les nids les plus proches de celui qu'elles quittent (p. 179). Ce comportement semble très proche de celui montré par les mâles satellites* de cette espèce qui restent également fidèles à un nid tant que le mâle qui le défend est sexuellement actif (voir partie 1.3). Le fait que certains sites de pontes où certains mâles obtiennent plus de pontes que d'autres est généralement attribué à un choix exercé par les femelles pour certaines caractéristiques présentées par ces sites ou ces mâles (voir chapitre I, p. 137). Nous avons montré que chez *Symphodus ocellatus*, la fidélité des femelles au site de ponte semblait dépendre d'un « phénomène d'habituation » plutôt que d'un choix (p. 178 et 184). De plus, le gréganisme montré par ces femelles (voir chapitre II, p. 154) pourrait les conduire à se « fidéliser » de préférence sur des sites déjà fréquentés par d'autres femelles. Il faudrait supposer alors une transmission d'information d'individu à individu, comme nous l'avons suggéré pour *Symphodus melanocercus*, ou du moins un phénomène d'imitation collective. L'analyse de la transmission d'information ou de l'imitation collective dans les mécanismes sous-tendant les systèmes d'appariement devrait sans doute constituer un des axes de recherche dans le futur.

Ces phénomènes de fidélité ou d'habitude à un site se rencontrent chez d'autres espèces. Pour FRICKE (1975), c'est la fidélité à certains sites particuliers qui permet d'expliquer l'évolution des systèmes d'appariement de 21 espèces de *Pomacentridés* (voir chapitre III, p. 189 : la discussion relative à ce sujet). Les femelles de *Thalassoma pavo* sont fidèles à un site de ponte, qu'elles continuent à fréquenter même si le mâle change de site pour occuper un site voisin. Ce sont généralement les mêmes sites qui sont utilisés d'année en année (WARNER, 1987; voir chapitre I, p. 144). Les phénomènes d'imitation collective ont surtout été étudiés dans le cas des espèces aréniques, mais semblent n'avoir été démontrés jusqu'ici que sur un plan théorique (BRADBURY et GIBSON, 1983; LOSEY *et al.*, 1986; mais voir TRAIL, 1984).

Puisque nous avons vu que les femelles pouvaient se déplacer sur de grandes distances, quels sont les facteurs qui ont conduit à cette « fidélisation » des femelles ? Nous envisageons l'hypothèse suivante : un avantage sélectif pourrait venir de l'économie de temps et d'énergie réalisée par les femelles qui restent fidèles à un site de ponte par rapport aux femelles qui cherchent constamment de nouveaux sites. En effet, la localisation des mâles sexuellement actifs de notre zone de travail varie constamment, à cause de la courte durée de la phase d'activité sexuelle (voir chapitre II, p. 152). Trouver un mâle sexuellement actif dans une zone géographique et temporelle donnée nécessite donc certainement plus de temps et plus de déplacements (donc plus d'énergie) que simplement retourner sur un site connu qui est occupé par un mâle sexuellement actif durant toute sa phase d'activité sexuelle. Il paraît donc logique de suggérer que l'évolution ait avantage les femelles qui présentaient ce type de comportement. De plus, nos résultats semblent montrer que lorsqu'un mâle visité par les femelles arrive à la fin de son activité sexuelle, l'activité de ces femelles s'oriente vers le site le plus proche défendu par un mâle sexuellement actif. Ce comportement se comprend aisément dans l'optique de la fidélisation. En effet, de cette façon le nombre et la longueur des déplacements effectués par les femelles sont limités, ce qui diminue les risques de prédation (qui sont élevés dans notre zone de travail : LEJEUNE (1985) recense de nombreuses espèces prédatrices dans l'environnement de *Symphodus ocellatus*). De plus, ce comportement donne probablement aux femelles une bonne connaissance de la zone entourant le site qu'elles fréquentent, et donc des nids qui s'y trouvent (et de ses abris, ce qui pourrait encore diminuer la forte pression de prédation agissant sur cette espèce).

1.3. LA FIDELITE DES SATELLITES A UN MALE NIDIFICATEUR OU TERRITORIAL : variation du degré d'association en fonction des bénéfices réciproques potentiels

Les trois espèces de *Symphodus* étudiées présentent des mâles satellites. LEJEUNE (1985) signale que c'est chez *Symphodus tinca* que s'observent les plus longues associations mâle nidificateur-mâles satellites. Chez *Symphodus ocellatus*, les satellites sont fidèles à un mâle nidificateur tant que celui-ci est en phase d'activité sexuelle. Chez *Symphodus melanocercus*, l'association semble moins stricte puisque le mâle satellite peut visiter les territoires voisins. Présents en trop grand nombre, les mâles satellites (et les petits mâles parasites) limitent le succès reproducteur du mâle résidant*, comme le suggèrent les résultats des expériences de diminution du nombre de mâles satellites et parasites réalisées avec *Symphodus ocellatus* et *Symphodus tinca* (p. 183 et 206) ainsi que les **figures 41 à 49** qui illustrent le succès reproducteur des mâles territoriaux de *Symphodus melanocercus*.

L'association entre un mâle nidificateur, ou plus généralement territorial, et un ou des mâles satellites, est un phénomène qui semble largement répandu dans le règne animal (chez les poissons : TABORSKY et LIMBERGER, 1981; ROSS, 1983; LEJEUNE, 1985; chez les amphibiens : HOWARD, 1978; PERRILL, GERHARDT et DANIEL, 1978; chez les insectes : VAN RHIJN, 1973; CADE, 1979; chez les oiseaux : KREBS et DAVIES, 1981; chez les mammifères : WIRTZ, 1981). Il semble logique d'admettre que, pour qu'un mâle territorial tolère un ou des mâles satellites sur son territoire, il faut que cette association soit bénéfique pour l'un comme pour les autres.

Le bénéfice potentiel pour le mâle territorial peut venir de la participation des mâles satellites à la défense du territoire (voire aux soins parentaux), (MEHLMAN, 1979; BEKOFF et WELLS, 1982) : c'est l'hypothèse du *helper* ou mâle aidant (KREBS et DAVIES, 1981). Le bénéfice potentiel pour le satellite peut être double. D'une part, son statut lui permet d'avoir accès aux femelles plus facilement que les autres petits mâles,

dans le cas où les femelles sont monopolisées par les mâles territoriaux (HOWARD, 1978) : c'est l'hypothèse du *making the best of a bad job* (KREBS et DAVIES, 1981) ou « stratégie du système D ». D'autre part, il pourra avoir l'opportunité de s'approprier le territoire en cas de disparition du grand mâle (WIRTZ, 1981).

Le cas des espèces que nous avons étudiées vérifie-t-il ces hypothèses ? *Symphodus ocellatus* et *Symphodus tinca* sont des espèces nidificatrices dont le système reproducteur inclut la présence de mâles satellites. On constate qu'effectivement, leur statut de satellite donne à ces mâles plus d'opportunités de féconder des pontes que les petits mâles non satellites puisqu'ils sont mieux tolérés par le mâle nidificateur qui les laisse s'approcher plus près du nid que les autres petits mâles et les laisse même y pondre (LEJEUNE, 1985). Du point de vue du mâle nidificateur, la présence des mâles satellites allège vraisemblablement la pression exercée par l'ensemble des petits mâles (voir les expériences de diminution du nombre de mâles satellites et parasites présents autour des nids, p. 184 et 209) puisque les mâles satellites défendent le nid contre les mâles « étrangers » de même taille ou de taille inférieure. Cette situation semble donc effectivement bénéfique pour l'une et l'autre catégorie de mâle.

Chez *Symphodus melanocercus*, on peut généralement observer sur le territoire de chaque grand mâle la présence d'un mâle satellite, d'une taille légèrement inférieure à celle du mâle territorial. Cependant, à la différence des deux espèces présentées ci-dessus, ce mâle satellite ne semble pas mieux toléré par le mâle territorial que les autres mâles. Cette situation peut-elle se comprendre en termes de bénéfices réciproques ? Du point de vue du mâle satellite, le fait d'être fidèle à un territoire lui assure apparemment de devenir territorial à la disparition du grand mâle (voir l'expérience d'enlèvement du mâle territorial, p. 236). Par contre, le mâle territorial ne semble tirer aucun bénéfice de l'association. En effet, le mâle satellite ne défend le territoire que contre des mâles de taille inférieure à la sienne et uniquement dans le cas où le mâle intrus se trouve avec une femelle. Une fois l'intrus chassé, c'est le mâle satellite qui fécondera les œufs de la femelle (voir description du système reproducteur au chapitre II, p. 152).

Enfin, chez *Thalassoma pavo*, les petits mâles ne semblent pas rester fidèles à un territoire particulier. Il n'y a donc aucun mâle satellite. Pourtant, les petits mâles ont très difficilement accès aux femelles et le système reproducteur ressemble à celui de *Symphodus melanocercus*. Il y a probablement deux explications à cette absence. D'une part, contrairement à *Symphodus melanocercus*, la possession d'un territoire dépend plus de la taille des individus en présence que de leur statut de « résident » (voir la discussion du chapitre VI, pp. 166-167) et, d'autre part, les pontes ne sont pas dispersées à travers tout le territoire, mais ont lieu en un point bien précis (donc aisément défendable).

Il semble donc que la stratégie de reproduction « satellite » puisse se comprendre chaque fois en terme de bénéfices réciproques, lesquels dépendraient du système de reproduction développé par l'espèce considérée.

- Quand les pontes sont facilement monopolisables par le mâle territorial et qu'elles ne peuvent être parasitées que très difficilement, la présence d'un satellite n'apporte aucun avantage au mâle territorial et le fait d'être fidèle à un territoire ne favorise pas le petit mâle, on n'observe **pas de satellite** (*Thalassoma pavo*).
- Quand les pontes sont moins facilement monopolisables, mais toujours très difficiles à parasiter (densité de population faible), le mâle territorial ne sera pas avantage par la présence d'un satellite alors que le satellite bénéficiera d'un succès reproducteur non négligeable et pourra escompter un bénéfice ultérieur très important, on observe des « **satellites non tolérés** » (*Symphodus melanocercus*).

- Quand les pontes peuvent être plus facilement parasitées (pontes dans un nid, densité de population élevée), le mâle territorial qui possède des satellites dont le comportement agressif écarte les autres petits mâles sera avantagé par rapport à ceux qui n'en possèdent pas tandis que le mâle satellite bénéficiera de plus d'opportunités de fécondations, on observe des « **satellites tolérés** » (*Symphodus tinca* et *Symphodus ocellatus*).

La plupart des études menées sur les systèmes d'appariement s'intéressent de prime abord à la sélection sexuelle par le choix du partenaire (par exemple : LATIMER et SIPPEL, 1987; LIGHTBODY et WEATHERHEAD, 1987; HASTINGS, 1988). Nous n'avons pas limité notre étude des systèmes d'appariement des labridés méditerranéens à la sélection sexuelle telle qu'elle est classiquement décrite. Cette approche élargie nous a permis de mettre en évidence des phénomènes relativement inhabituels tels que les notions de « tradition » ou de « fidélité ». Le processus de « fidélisation » semble avoir des origines différentes : tantôt il proviendrait des phénomènes de « tradition » (chemin de migration), tantôt il serait une conséquence du gréganisme (fidélité des femelles au site de ponte), ou encore il pourrait s'établir en fonction de bénéfices à court terme (satellites). Nous avons vu que ces notions, qui pourraient impliquer la transmission de connaissances d'individu à individu ou des phénomènes d'imitation collective, semblaient influencer directement le succès reproducteur des mâles et faisaient donc partie intégrante des mécanismes sous-tendant les systèmes d'appariement des espèces concernées.

2. LE MECANISME DE SELECTION AGISSANT SUR LE SYSTEME D'APPARIEMENT DES SYMPHODUS :

un système mixte Sélection Sociale - Sélection Sexuelle

Plutôt que le choix du partenaire, nous avons vu que des phénomènes de fidélité pouvaient influencer les systèmes d'appariement. Si le choix du partenaire n'intervient pas, quelle est alors la force de sélection qui agit sur l'espèce au travers du système d'appariement ? A première vue, si les appariements ne dépendent que de phénomènes de tradition ou de fidélité, ces appariements s'effectuent au hasard. Les seules décisions prises par la femelle concernant uniquement l'espèce à laquelle appartient le partenaire potentiel rencontré et son statut de mâle sexuellement actif.

Cependant, l'appariement au hasard n'est sélectivement favorisé que si le coût de la comparaison de plusieurs partenaires potentiels dépasse les bénéfices que pourrait apporter cette tactique (coûts en temps et en énergie, par exemple : JANETOS, 1980; PARKER, 1983; WITTENBERGER, 1983; voir chapitre I, p. 142). Aucune de nos espèces ne vérifie ces conditions : la saison de reproduction est relativement longue (six à huit semaines), la densité de population est élevée, les capacités de déplacement des femelles sont importantes, ... L'explication de cette apparente contradiction est simple. Les modèles développés par ces auteurs négligent un facteur primordial caractérisant les systèmes reproducteurs des labridés méditerranéens : l'existence d'un système social qui sélectionnerait, en les favorisant, les mâles les plus grands (généralement les plus âgés) de la population [voir discussion des chapitres III (p. 191), IV (p. 211 et 212) et V (p. 247)].

TURNER (1986) fait remarquer que les bénéfices apportés par l'exercice d'un choix au sein d'un groupe de mâles déjà sélectionnés pourraient être inférieurs aux coûts inhérents à ce choix, particulièrement si les femelles ont l'occasion de pondre de nombreuses fois avec de nombreux partenaires différents : dans ce cas, la perte d'une ponte, due à un appariement avec un partenaire défaillant, est négligeable par rapport à l'investissement total. De plus, si l'on tient compte de cette sélection opérée par le système socio-reproducteur en faveur des mâles les plus grands et les plus âgés de la population, on s'aperçoit que l'équation de PARKER est effectivement vérifiée (voir chapitre I, p. 143). En effet, « Q_{\min} » représentera alors la valeur de l'appariement avec le mâle de plus faible qualité du groupe des mâles déjà sélectionnés, et donc supérieur à « Q_{moy} » (la valeur d'un appariement avec un partenaire de qualité moyenne, en tenant compte de l'ensemble des mâles).

Par ailleurs, l'influence du système social sur le système reproducteur des poissons a été mise en évidence par d'autres auteurs, notamment à propos du contrôle du changement de sexe (WARNER et HOFFMAN, 1980b; FRICKE, 1983; LEJEUNE, 1987), du contrôle de la maturation des femelles (JONES et THOMPSON, 1980), du contrôle du succès reproducteur (COATES, 1982), du contrôle du succès reproducteur et du *sex-ratio* à la naissance (CLUTTON-BROCK, ALBON et GUINNESS, 1984), du contrôle du nombre d'œstrus, de la mortalité infantile et du *sex-ratio* (PERRET, 1982).

Nos observations et nos mesures montrent que le système social paraît jouer chez les *Symphodus* un rôle sélectif analogue au choix du partenaire de reproduction mis en évidence pour d'autres espèces. C'est pourquoi nous proposons le terme de « sélection sociale », qui épaulerait l'action de la sélection sexuelle sur les espèces. L'importance de cette force sélective varierait en fonction du système reproducteur de l'espèce considérée. Pour les espèces dont les femelles investiraient la totalité des gamètes qu'elles produisent en une saison de reproduction (voire dans toute leur vie) avec un seul mâle, l'importance de la sélection sexuelle, par le choix du partenaire, serait maximale (par exemple, le chabot américain *Cottus bairdi* : DOWNHOWER et BROWN, 1980 et 1983; BROWN, 1981; BROWN et DOWNHOWER, 1983). Pour les espèces dont une ponte ne représente qu'une infime partie de la totalité de l'investissement consenti par les femelles dans la reproduction (par exemple, les *Symphodus*, LEJEUNE, 1985), l'importance de la sélection sociale serait maximale, la sélection sexuelle n'intervenant que par la sélection intrasexuelle (compétition entre mâles pour l'accession au statut de mâle territorial ou compétition entre mâles parasites et mâles nidificateur ou territorial pour l'accession aux femelles). Le système d'appariement de *Thalassoma pavo* confirme ce modèle. Nous avons vu en effet que les forces de sélection agissant dans ce système étaient la compétition entre mâles et le choix exercé par les femelles en faveur de sites privilégiés. L'importance de la sélection sexuelle est ici maximale et celle de la sélection sociale minimale : nos observations ont montré que les femelles de *Thalassoma pavo* ne pouvaient qu'une fois par jour, pendant trois mois de l'année. Chaque femelle ne pond donc qu'environ 90 fois par année, et probablement moins puisqu'il y a des jours où elles ne peuvent pas pondre (agitation de l'eau, présence de bancs de poissons trop importants au-dessus des sites de pontes). Chaque ponte représente donc une fraction non négligeable de l'investissement consacré par la femelle à la reproduction.

L'introduction de cette notion de sélection sociale rejoint le concept de compromis exprimé par DUNBAR (1983) à propos des stratégies de reproduction. Pour DUNBAR, un individu peut encourir des pertes sur une composante pour gagner des bénéfices supplémentaires sur une autre. La stratégie finalement sélectionnée constituera un compromis entre ces aspects contradictoires, ce compromis pouvant être « moins bon » que la « stratégie optimale ». Comme dans le cas des phénomènes de fidélisation, nous croyons que

ce rôle nouveau du système social en temps que mécanisme de sélection agissant sur les systèmes d'appariement des vertébrés est une notion appelée à connaître un important développement dans les prochaines années.

3. LES SYSTEMES D'APPARIEMENT DES LABRIDES MEDITERRANEENS : des équilibres dynamiques

Au cours de notre discussion des mécanismes par lesquels fonctionnent les systèmes d'appariement, nous avons parlé jusqu'ici de phénomènes de « fidélité » et de « tradition », et de sélection sociale. Tous ces problèmes sont liés, de près ou de loin, à la notion de « sélection ». Une importante question se pose alors : Existe-t-il dans ces systèmes d'appariement un mécanisme « régulateur » qui limiterait l'impact de la sélection sur l'espèce en l'empêchant de « s'emballer » ? C'est de ce problème que traitera cette troisième et dernière partie de notre discussion.

De l'étude des systèmes d'appariement développés par les labridés méditerranéens il apparaît que, primo un système d'appariement n'est pas nécessairement basé sur le choix du partenaire, secundo une partie des mâles de la population est cependant favorisée dans chaque système d'appariement par une forme de sélection (sélection sexuelle par la compétition entre mâles ou par le choix des femelles pour certains sites de ponte et sélection sociale), tertio chaque système d'appariement devrait comporter un « facteur de régulation » ou un « système tampon » qui contrebalancerait l'intensité de la sélection agissant sur le système (RUWET, communication personnelle).

Pour les trois espèces de *Symphodus*, ce système tampon pourrait fonctionner par l'action des petits mâles qui fécondent une part non négligeable des œufs pondus par les femelles. En effet, nos données montrent que le succès reproducteur des mâles non territoriaux ou non nidificateurs est important, voire très important, comparé à celui des grands mâles (territoriaux ou nidificateurs). Quand les mâles territoriaux de *Symphodus melanocercus* fécondent 100 pontes, les mâles non territoriaux en fécondent 65. Ce nombre est de 60 environ pour les mâles non nidificateur de *Symphodus ocellatus* (en tenant compte des longues périodes d'inactivité sexuelle des mâles nidificateurs : WARNER et LEJEUNE, 1985) et de 50 pour les petits mâles non nidificateurs de *Symphodus tinca*. Le génome porté par l'ensemble des mâles de la population se mélange donc constamment. Le système tampon de *Thalassoma pavo* se rapporte aux phénomènes liés à l'hermaphroditisme. Nous avons vu en effet que le système reproducteur de cette espèce ressemblait beaucoup aux systèmes décrits pour d'autres labridés à ponte planctonique (*Coris julis* ou *Thalassoma bifasciatum*). Dans ce cas, plus la densité de population est élevée (en fonction de l'environnement), plus la proportion de petits mâles primaires sera élevée et plus la proportion de pontes qu'ils fécondent sera importante.

Ces systèmes tampons se rapprochent de la notion de *Stratégie Mixte Evolutivement Stable* (mixed ESS) dont KREBS et DAVIES (1981) parlent à propos de systèmes de reproduction formés de deux stratégies alternatives suivies par les mâles d'une population. Un système de ce type est décrit par GROSS (1982) pour les perches soleil (*Lepomis macrochirus*). Les pontes ont lieu uniquement dans des nids. Ceux-ci sont défendus par les plus grands mâles de la population, les petits mâles se reproduisent par

fécondation parasite. Pour GROSS, les rapports coûts-bénéfices de ces deux stratégies sont en équilibre stable. Cependant, le cas des labridés méditerranéens diffère quelque peu de ce modèle. En effet, nous ne sommes pas ici en présence de deux catégories de mâles qui suivraient deux stratégies différentes (par exemple selon l'investissement consenti dans la croissance). Chez les labridés, les jeunes mâles sont d'abord parasites et satellites, puis deviendront territoriaux ou nidificateurs en grandissant. Nous sommes donc en présence de deux composantes d'une stratégie pure de type conditionnel. La grande différence avec le modèle de l'ESS est que, dans ce cas, il n'est pas nécessaire d'avoir un équilibre coût-bénéfice entre les deux stratégies. La stratégie « parasite-satellite » n'est suivie que comme un pis-aller par les jeunes mâles, encore incapables de concurrencer les mâles les plus âgés (KREBS et DAVIES, 1981 : *making the best of a bad job*).

Plutôt qu'un modèle dynamique (chapitre I, p. 140) basé classiquement sur un équilibre génétique entre la sélection naturelle et la sélection sexuelle (ARNOLD, 1983) ou un modèle de stratégie évolutivement stable (ESS) qui ne considère pas les mécanismes génétiques, tel que le mélange des gènes par exemple, (MAYNARD SMITH, 1974), nous proposons la notion d'**équilibre dynamique**. L'**équilibre** se fait entre la sélection (sexuelle ou sociale) qui favorise les mâles les plus grands, les plus âgés de la population, et le « système tampon », qui agit sur le système comme un mécanisme régulateur limitant l'impact de la sélection. La **dynamique** du système découle de ce « système tampon ». En effet, ce dernier permet la conservation et la recombinaison de l'ensemble des gènes de la population : la variabilité génétique est donc maintenue et l'espèce conserve son potentiel d'adaptation.

Cette notion d'équilibre dynamique apparaît donc plus souple que la notion d'ESS, présentant certaines caractéristiques d'une *mixed* ESS (stratégie mixte évolutivement stable) tout en s'en différenciant nettement comme nous venons de le voir (pas d'équilibre nécessaire entre les deux stratégies). De même, elle ne présente pas les inconvénients des modèles dynamiques classiques (en effet, ces modèles, *primo* sont essentiellement basés sur le choix du partenaire de reproduction par la femelle, *secundo* supposent une transmission des caractères phénotypiques du mâle à sa descendance, *tertio* ne maintiennent la variabilité génétique de l'ensemble de la population que par des phénomènes de recombinaison génétique ou d'hypothétiques mutations polygéniques).

Nous croyons que tous les systèmes d'appariement procèdent de cette notion, même s'ils ne sont pas tous au même stade d'évolution : l'espèce peut être toujours en pleine évolution ou bien être en équilibre. Cependant, même si l'espèce est en équilibre, cet équilibre ne constitue qu'un palier susceptible d'être quitté. *Symphodus tinca*, avec ses deux types de pontes, constitue peut-être un exemple de système en train d'évoluer. *Symphodus ocellatus*, par contre, pourrait être un exemple de système arrivé à un palier. L'étude plus approfondie des systèmes d'appariement, basée sur la notion d'équilibre dynamique, permettra certainement de mesurer précisément les composantes « sélectives » et « régulatrices » de ces systèmes afin d'en comprendre mieux les aspects énergétiques, évolutifs et adaptatifs.

Conclusion générale

Notre travail nous a permis de discuter de quelques idées qui se trouvent actuellement au centre des débats concernant la recherche dans le domaine des systèmes d'appariement.

L'étude des mécanismes sous-tendant le fonctionnement des systèmes d'appariement de quatre espèces de labridés méditerranéens montre l'existence chez ces espèces de phénomènes particuliers, dont certains apparaissent nouveaux dans la biologie de la reproduction des labridés ainsi que par rapport aux idées développées chez les autres vertébrés. Ainsi, les systèmes d'appariement de ces espèces montrent des phénomènes de « **tradition** » ou de « **fidélité** » influençant directement le succès reproducteur des mâles. Nous avons également suggéré l'existence d'une force sélective différente du choix du partenaire de reproduction : la **sélection sociale**. Enfin, nous avons constaté que chaque système pouvait être compris comme un **équilibre dynamique** s'établissant entre la force sélective agissant sur le système (sélection sexuelle et sélection sociale) et un « système tampon ».

Rejoignant les conclusions de LEJEUNE (1985), nous croyons que la richesse et la plasticité de ces systèmes doivent conférer aux labridés un avantage sélectif qui pourrait expliquer l'extraordinaire réussite de ce groupe dans tous les milieux et partout dans le monde.

TABLEAUX

TABLEAU 1 : Résumé des différentes caractéristiques des systèmes sociaux et reproducteurs des quatre espèces étudiées.

	<i>Symphodus melanocercus</i>	<i>Symphodus ocellatus</i>	<i>Symphodus tinca</i>	<i>Thalassoma pavo</i>
DICHROMATISME	temporaire	temporaire	temporaire	permanent
HERMAPHRODISME	oui	non	oui ?	oui
TERRITORIAL	oui	oui (1)	oui (1)	oui
NIDIFICATEUR	non	oui	oui	non
SOINS PARENTAUX	non	oui	oui/non	non
PONTE	démersale	démersale	démersale	pélagique
SATELLITES*	oui (2)	oui	oui	non ?
PARASITES*	oui	oui	oui	oui

(1) Les comportements de défense territoriale existent mais ne se manifestent que dans un rayon d'un à deux mètres autour du nid.

(2) Nous considérons les mâles moyens de *Symphodus melanocercus* comme des mâles satellites en ce sens qu'ils semblent inféodés à un territoire particulier mais, contrairement aux deux autres espèces de *Symphodus* étudiées, ces mâles satellites ne sont pas mieux tolérés par le mâle territorial que les mâles parasites (voir glossaire).

TABLEAU 3 : Paramètres utilisés pour caractériser les mâles, les territoires ou les nids des quatre espèces étudiées.

	<i>Symphodus melanocercus</i>	<i>Symphodus ocellatus</i>	<i>Symphodus tinca</i>	<i>Thalassoma pavo</i>
SURFACE TERRITORIALE	oui	non	non	oui
NATURE SUBSTRAT PONTE	oui	non	non	non
INCLINAISON SUBSTRAT	oui	oui	non	non
ORIENTATION SUBSTRAT	non	oui	non	non
DIMENSION SUBSTRAT	non	oui	non	non
PROFONDEUR NID OU SITE DE PONTE	non	oui	oui	oui
DIAMETRE NID	non	oui	non	non
EXPOSITION NID	non	oui	non	non
EFFICACITE SOINS PARENTAUX	non	non	oui	non
POSITION TERRITOIRE	non	non	non	oui
LONGUEUR MALE	oui	oui	oui	oui
COULEUR MALE	oui	oui	non	non
INTENSITE PARADE	oui	oui	oui	oui

Explications dans le texte : Chapitre II.

TABLEAU 2 : Divers paramètres utilisés pour caractériser le succès reproducteur des mâles des quatre espèces étudiées.

<i>Symphodus melanocercus</i>	<i>Symphodus ocellatus</i>	<i>Symphodus tinca</i>	<i>Thalassoma pavo</i>
nb de pontes par heure	nb de pontes par heure	nb de pontes par heure	nb de pontes par heure
nb de pontes par femelle	nb de pontes par femelle	nb de pontes par femelle	nb de pontes par femelle
nb de femelles par heure	nb de femelles par heure	nb de femelles par heure	nb de femelles par heure
temps de parade	-	temps de parade	temps de parade
nb de pontes par heure de parade	-	-	-
-	nb de femelles pondant par heure	nb de femelles pondant par heure	-

nb de pontes par heure : nombre moyen de pontes fécondées par le mâle territorial ou nidificateur par heure d'observation (FEC/H);

nb de pontes par femelle : nombre moyen de pontes fécondées par le mâle territorial ou nidificateur par femelle rencontrée (FEC/F);

nb de femelles par heure : nombre moyen de visites de femelle ou nombre moyen de femelles paradées par heure d'observation (FEM/H);

temps de parade : temps moyen passé par le mâle avec chaque femelle rencontrée ou temps moyen pendant lequel un mâle garde ses femelles (TG/F);

nb de pontes par heure de parade : nombre moyen de pontes fécondées par le mâle territorial pendant qu'il se trouve effectivement occupé à parader autour de la femelle (FEC/MIN.F);

nb de femelles pondant par h : nombre moyen de femelles pondant dans le nid par heure d'observation (FEM.PON).

TABLEAU 4 : *Symphodus ocellatus*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles nidificateurs.

MALES	FEM/H	FEC/H	SATELLITES
1	16	0	3
2	48	48	8
3	60	4	6
4	24	0	8
5	64	60	4
6	60	72	3
7	64	76	13
8	16	0	5
9	64	16	6
10	84	156	4
11	32	12	3
12	12	16	2
13	8	4	6
14	8	0	0
15	12	0	0
16	0	0	1
17	8	0	1
18	0	0	0
20	36	32	2
21	12	0	3
22	4	0	0
23	32	12	2
24	20	20	3
25	32	40	5
26	64	136	8
27	68	24	8
28	0	0	0
29	8	0	0
30	12	0	0
31	40	8	9
32	72	64	3
33	52	60	4
34	20	40	1
35	42	36	9
36	72	12	9
37	0	0	1
38	28	16	0
39	12	4	0

FEC/H = nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 SATELLITES = nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid.

TABLEAU 5 : *Symphodus ocellatus*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur moyen des mâles nidificateurs en 1985.

PARAMETRES	MOYENNE	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
EC/H	24.9	5.8	0	156	39
FEM/H	31.0	4.1	0	84	39
SATELLITES	3.6	0.5	0	13	39

FEC/H = nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 SATELLITES = nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid.
 SE = 1 erreur standard.
 MIN = valeur minimum.
 MAX = valeur maximum.

TABLEAU 6 : *Symphodus ocellatus*. Corrélation entre le nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation et le nombre de pontes fécondées par le mâle par heure d'observation. La corrélation est significative à moins de 0.0001 % (ANOVA).

R2	Coefficient de Corrélation	F	p
0.509	0.714	38.379	≤ 0.0001

TABLEAU 7 : *Symphodus ocellatus*. Attractivité du mâle et du nid exprimée en nombre de femelles visitant le nid par heure d'observation (moyenne \pm 1 SE) et du nombre de satellites gravitant autour du nid. Les différences entre les trois catégories sont significatives par ANOVA : $F = 15.111$; $p \leq 0.0001$.

CATEGORIES	FEM/H	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
0 satellite	8.8	2.6	0	2.8	10
1-3 satellites	24.6	3.4	0	72	13
> 3 satellites	50.1	5.4	0	84	16

TABLEAU 8 : *Symphodus ocellatus*. Attractivité du mâle et du nid exprimée en nombre de pontes fécondées par le mâle par heure d'observation (moyenne \pm 1 SE) et du nombre de satellites gravitant autour du nid. Les différences entre les trois catégories sont significatives par ANOVA : $F = 4.248$; $0.01 < p \leq 0.025$.

CATEGORIES	FEC/H	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
0 satellite	3.2	1.9	0	16	10
1-3 satellites	20.6	6.9	0	72	13
> 3 satellites	42.0	11.8	0	156	16

FEM/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 FEC/H = nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur par heure
 SATELLITES = nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid.
 SE = 1 erreur standard.
 MIN = valeur minimum.
 MAX = valeur maximum.

TABLEAU 9 : *Symphodus ocellatus*. Evolution du succès reproducteur des mâles qui occupent successivement deux sites différents et succès reproducteur de deux mâles différents occupant successivement le même site. Le succès reproducteur est exprimé en fonction du nombre de mâles satellites et parasites entourant le nid.

MALE	SITES SUCCESSIFS	SUCCES	SITE	MALES SUCCESSIFS	SUCCES
1	1 2	8 6	1 2	1 5	5
2	3 4	6 1	2 4	3 8	7
3	5 6	1 3	3 6	5 4	9
4	7 8	3 0	4 8	7 1	4
5	9 10	4 1	5 10	9 0	0
6	11 12	1 0	6 12	11 2	7
7	13 14	0 0	7 14	13 10	0
8	15 16	2 8	8 16	15 5	1
9	17 18	1 3	9 18	17 8	1
10	19 20	7 2	10 20	19 10	10
11	21 22	0 10			
12	23 24	1 5			
13	25 26	0 10			

TABLEAU 10 : *Symphodus ocellatus*. Proportion des mâles qui changent de succès reproducteur en changeant de site de nidification, et proportion de sites qui « changent » de succès quand ils sont occupés par des mâles différents (voir tableau précédent). Le succès reproducteur est exprimé en fonction du nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour des nids. Les changements retenus sont ceux qui concernent les changements de catégorie (0 satellite; 1-3 satellites; >3 satellites).

	% CGMTS	% ATION	% DTION	EFFECTIF
MALES	69.2	44.5	55.5	13
SITES	50.0	60.0	40.0	10
% CGMTS = proportion des mâles qui changent de succès reproducteur en changeant de site de nidification, ou des sites qui « changent » de succès en changeant de mâle. % ATION = proportion des mâles ou des sites changeant de succès dont le succès reproducteur augmente. % DTION = proportion des mâles ou des sites changeant de succès dont le succès reproducteur diminue.				

TABLEAU 11 : *Symphodus ocellatus*. Comparaison entre les nids à succès reproducteur élevé (> 3 satellites) et les nids à succès reproducteur faible (0-3 satellites) : nombre total de nids se trouvant à moins de 5 m, et nombre de nids à succès reproducteur élevé (> 3 satellites) se trouvant à moins de 5 m. Il y a significativement plus de nids autour des nids à succès reproducteur élevé autour des nids à succès reproducteur élevé (test t de Student).

	A	B	t	P
NOMBRE TOTAL DE NIDS	4.5	3.4	2.616	≤ 0.01
NIDS DE SUCCES ELEVE	1.4	0.5	2.620	≤ 0.01
A = Nids à succès élevé. B = Nids à succès faible.				

TABLEAU 12 : *Symphodus ocellatus*. Découpage de la zone de travail en 8 secteurs et de la saison de reproduction en 7 périodes. Chaque case résultant de ce découpage donne le succès reproducteur moyen d'un secteur donné pour une période donnée (le succès reproducteur moyen est exprimé en fonction du nombre moyen de mâles satellites et de mâles parasites gravitant autour des nids).

SECTEURS	1	2	3	4	5	6	7	8
	PERIODES							
1	0	0.7	1.0	0	0.8	2.2	0	1.1
2	0.5	2.8	1.1	3.2	1.5	0.5	2.0	2.4
3	4.8	4.4	0.6	5.4	1.6	2.6	0.8	1.8
4	2.7	0.8	0	2.0	0	0.4	0.2	2.4
5	1.8	2.8	1.5	2.3	0.4	1.3	0.1	2.0
6	1.8	0.7	2.3	4.7	3.0	1.1	5.5	2.1
7	4.8	2.4	3.8	0	3.6	2.1	0	0.7

TABLEAU 13 : *Symphodus ocellatus*. Analyse de variance du succès reproducteur (exprimé en nombre moyen de satellites) entre les 8 secteurs et les 7 périodes de notre zone de travail au cours de la saison de reproduction 1986 (voir tableau précédent). Les différences de succès reproducteur observées entre les secteurs de la zone de travail ne sont pas significatives. Par contre, les différences observées entre les périodes de la saison de reproduction atteignent le seuil significatif. Un test de TUKEY effectué a posteriori sur cette analyse « par période » montre que la différence significative détectée par l'analyse de variance ne provient que de la première période, ce qui reflète le faible taux d'activité des tout premiers jours de la saison.

	F	p	DDL				
ENTRE PERIODES	2.451	0.036	6				
ENTRE SECTEURS	0.644	0.717	7				
Un test de TUKEY montre que seule la première période est significativement différente des autres qui sont toutes semblables entre elles.							
PERIODES	1	2	3	4	5	6	7
SUCCES MOYEN	0.725	1.750	2.750	1.063	1.525	2.650	2.175

TABLEAU 14 : *Symphodus ocellatus*. Longueur des mâles nidificateurs (Longueur Standard moyenne en mm \pm 1 SE) exprimée en fonction de leur succès reproducteur (nombre de satellites). Il n'y a pas de différence significative entre les catégories par ANOVA, F = 2.301; 0.10 < p \leq 0.25.

CATEGORIES	LS	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
0 satellite	74.4	0.4	69	76	29
1-3 satellites	75.1	0.7	69	82	24
> 3 satellites	75.8	0.4	71	79	32

SATELLITES = nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid.
 LS = longueur standard.
 SE = 1 erreur standard.
 MIN = valeur minimum.
 MAX = valeur maximum.

TABLEAU 15 : *Symphodus ocellatus*. Couleur des mâles nidificateurs (moyenne \pm 1 SE) exprimée en fonction de leur succès reproducteur (nombre de satellites). Il n'y a pas de différence significative entre les catégories par ANOVA, F = 2.991; 0.05 < p \leq 0.10.

CATEGORIES	PC	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
0 satellite	1.7	0.2	1	4	35
1-3 satellites	1.4	0.1	1	3	26
> 3 satellites	1.3	0.1	1	3	44

SATELLITES = nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid.
 PC = patron de coloration.
 SE = 1 erreur standard.
 MIN = valeur minimum.
 MAX = valeur maximum.

TABLEAU 16 : *Symphodus ocellatus*. Profondeur de construction du nid (moyenne en m \pm 1 SE) exprimée en fonction du succès reproducteur du mâle nidificateur (nombre de satellites). Il n'y a pas de différence significative entre les catégories par ANOVA, F = 0.353; p > 0.25.

CATEGORIES	PR	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
0 satellite	7.3	0.3	2.5	9.8	45
1-3 satellites	7.0	0.4	2.5	10.5	40
> 3 satellites	7.2	0.2	3.0	10.0	43

SATELLITES = nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid.
 R = profondeur de construction du nid.
 SE = 1 erreur standard.
 MIN = valeur minimum.
 MAX = valeur maximum.

TABLEAU 17 : *Symphodus ocellatus*. Diamètre du nid (moyenne en cm \pm 1 SE) exprimé en fonction du succès reproducteur du mâle nidificateur (nombre de satellites). Il n'y a pas de différence significative entre les catégories par ANOVA, F = 2.211; 0.10 < p \leq 0.25.

CATEGORIES	DN	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
0 satellite	17.3	0.6	10	24	45
1-3 satellites	15.9	0.5	10	21	40
> 3 satellites	16.9	0.4	11	21	43

SATELLITES = nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid.
 DN = diamètre extérieur du nid.
 SE = 1 erreur standard.
 MIN = valeur minimum.
 MAX = valeur maximum.

TABLEAU 18 : *Symphodus ocellatus*. Exposition du nid à la vue (moyenne \pm 1 SE) exprimée en fonction du succès reproducteur du mâle nidificateur (nombre de satellites). Il n'y a pas de différence significative entre les catégories par ANOVA, $F = 1.282$; $p > 0.25$.

CATEGORIES	EN	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
0 satellite	3.0	0.2	2	4	25
1-3 satellites	2.9	0.3	1	5	18
> 3 satellites	3.4	0.2	0	5	35

SATELLITES = nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid.
 EN = exposition du nid à la vue.
 SE = 1 erreur standard.
 MIN = valeur minimum.
 MAX = valeur maximum.

TABLEAU 19 : *Symphodus ocellatus*. Inclinaison du substrat sur lequel est construit le nid (moyenne en degrés \pm 1 SE) exprimée en fonction du succès reproducteur du mâle nidificateur (nombre de satellites). Il n'y a pas de différence significative entre les catégories par ANOVA, $F = 2.438$; $0.05 < p \leq 0.10$.

CATEGORIES	IS	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
0 satellite	15.4	3.2	0	50	23
1-3 satellites	24.5	6.2	0	75	19
> 3 satellites	32.0	6.1	0	90	28

SATELLITES = nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid.
 IS = inclinaison du substrat.
 SE = 1 erreur standard.
 MIN = valeur minimum.
 MAX = valeur maximum.

TABLEAU 20 : *Symphodus ocellatus*. Largeur du substrat sur lequel est construit le nid (moyenne en cm \pm 1 SE) exprimée en fonction du succès reproducteur du mâle nidificateur (nombre de satellites). Il n'y a pas de différence significative entre les catégories par ANOVA, $F = 1.331$; $p > 0.25$.

CATEGORIES	LAS	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
0 satellit	13.0	0.9	5	34	34
1-3 satellites	14.6	1.3	5	34	30
> 3 satellites	15.4	0.9	8	25	31

SATELLITES = nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid.
 LAS = largeur du substrat sous-jacent.
 SE = 1 erreur standard.
 MIN = valeur minimum.
 MAX = valeur maximum.

TABLEAU 21 : *Symphodus ocellatus*. Orientation du nid (moyenne en degrés \pm 1 SE) exprimée en fonction du succès reproducteur du mâle nidificateur (nombre de satellites). Il n'y a pas de différence significative entre les catégories par ANOVA, $F = 1.705$; $0.10 < p \leq 0.25$.

CATEGORIES	ON	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
0 satellite	178.9	20.1	0	340	38
1-3 satellites	227.2	19.0	18	350	32
> 3 satellites	198.0	13.7	0	355	52

SATELLITES = nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid.
 ON = orientation du nid.
 SE = 1 erreur standard.
 MIN = valeur minimum.
 MAX = valeur maximum.

TABLEAU 22 : *Symphodus ocellatus*. Evolution du succès reproducteur des mâles lors des deux expériences d'enlèvement de la population des mâles nidificateurs. Le succès reproducteur est exprimé en fonction du nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour du nid. AV/AP = Succès reproducteur des mâles avant la manipulation et après celle-ci.

PREMIERE EXPERIENCE			DEUXIEME EXPERIENCE		
MALE	AV	AP	MALE	AV	AP
1	5	10	1	9	1
2	0	10	2	1	9
3	8	0	3	1	3
4	4	8	4	0	3
5	9	10	5	6	3
6	0	8	6	20	9
7	1	6	7	8	1
8	6	10	8	10	5
9	5	6	9	0	2
10	3	7			
11	8	10			
12	10	6			
13	6	4			
14	0	0			
15	3	0			
16	7	0			
17	10	6			
18	7	6			

TABLEAU 23 : *Symphodus ocellatus*. Proportion des mâles qui changent de succès reproducteur en changeant de site de nidification à cours des deux expériences d'enlèvement de la population des mâles nidificateurs (voir tableau précédent). Le succès reproducteur est exprimé en fonction du nombre de mâles satellites et parasites gravitant autour des nids. Les changements retenus sont ceux qui concernent les changements de catégorie (0 satellite; 1-3 satellites; >3 satellites).

	% CGMTS	% ATION	% DTION	EFFECTIF
EXPER 1	33.	66.7	33.3	18
EXPER 2	66.7	50.0	50.0	9
MOYENNE	44.4	58,3	41,7	27

% CGMTS = proportion des mâles qui changent de succès reproducteur en changeant de site de nidification ou des sites qui changent de succès en changeant de mâle.

% ATION = proportion des mâles ou des sites changeant de succès dont le succès reproducteur augmente.

% DTION = proportion des mâles ou des sites changeant de succès dont le succès reproducteur diminue.

TABLEAU 24 : *Symphodus ocellatus*. Evolution de divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles nidificateurs lors des 11 expériences de diminution du nombre de mâles parasites et de mâles satellites gravitant autour du nid : I. Situation avant l'expérience.

AVANT	MOYENNE	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
SATELLITES	8.6	0.9	6	15	11
FEM.PAS/H	78.0	7.3	42	126	11
FEM.ENT/H	79.5	11.5	18	136	11
PON/H	43.0	11.2	0	106	11
FEM.PON/H	30.2	8.0	0	76	11
PON/FEM	1.3	0.2	0	1.9	11
FEC/H (MALE N)	25.2	7.8	0	83	11
FEC/H (MALE S)	9.7	2.5	0	26.3	11
% PON PARASIT	23 %	473 pontes			
% FEM PONDANT	20 %			1705 entrées	

SATELLITES = nombre de mâles parasites et de mâles satellites qui gravitent autour du nid avant l'expérience.

FEM.PAS/H = nombre de femelles passant à moins de 50 cm du nid sans y entrer par heure d'observation.

FEM.ENT/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.

PON/H = nombre de pontes effectuées dans le nid par heure d'observation.

FEM.PON/H = nombre de femelles pondant dans le nid par heure d'observation.

PON/FEM = nombre de pontes pour chaque femelle qui pond.

FEC/H (MALE N) = nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur par heure d'observation (1).

FEC/H (MALE S) = nombre de pontes fécondées par un mâle parasite ou satellite par heure d'observation (1).

% PON PARASIT. = pourcentage de pontes incluant la participation de mâles parasites ou satellites.

% FEM PONDANT = pourcentage de femelles entrant dans le nid et qui y pondent.

(1) Chaque ponte est partagée entre tous les mâles qui la fécondent selon la méthode de WARNER ET LEJEUNE (1985).

TABLEAU 25 : *Symphodus ocellatus*. Evolution de divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles nidificateurs lors des onze expériences de diminution du nombre de mâles parasites et de mâles satellites gravitant autour du nid : II. Situation après la manipulation.

APRES	MOYENNE	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
SATELLITES	4.5	0.6	3	10	11
FEM.PAS/H	32.5	7.9	0	74	11
FEM.ENT/H	102.2	13.5	34	196	11
PON/H	128.4	24.1	74	352	11
FEM.PON/H	64.7	12.0	30	176	11
PON/FEM	2.0	0.1	1.2	2.8	11
FEC/H (MALE N)	102.1	19.8	44.3	285	11
FEC/H (MALE S)	19.5	4.4	1.0	50.0	11
% PON PARASIT.	15 %				1412 pontes
% FEM PONDANT	61 %				1181 entrées

SATELLITES = nombre de mâles parasites et de mâles satellites qui gravitent autour du nid après la manipulation.

FEM.PAS/H = nombre de femelles passant à moins de 50 cm du nid sans y entrer par heure d'observation.

FEM.ENT/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.

PON/H = nombre de pontes effectuées dans le nid par heure d'observation.

FEM.PON/H = nombre de femelles pondant dans le nid par heure d'observation.

PON/FEM = nombre de pontes pour chaque femelle qui pond.

FEC/H (MALE N) = nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur par heure d'observation (1).

FEC/H (MALE S) = nombre de pontes fécondées par un mâle parasite ou satellite par heure d'observation (1).

% PON PARASIT. = pourcentage de pontes incluant la participation de mâles parasites ou satellites.

% FEM PONDANT = pourcentage de femelles entrant dans le nid et qui y pondent.

(1) Chaque ponte est partagée entre tous les mâles qui la fécondent selon la méthode de WARNER ET LEJEUNE (1985).

TABLEAU 26 : *Symphodus ocellatus*. Evolution de divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles nidificateurs lors des onze expériences de diminution du nombre de mâles parasites et de mâles satellites gravitant autour du nid : III. résultats de l'analyse de variance. Tous les paramètres mesurés varient significativement sauf le nombre de femelles entrant dans les nids par heure d'observation et le succès reproducteur des mâles satellites et parasites (exprimé en nombre de pontes fécondées par heure d'observation).

	AV	AP	F	p
SATELLITES	8.6	4.5	13.813	0.0001 < p ≤ 0.005
FEM.PAS/H	78.0	32.5	17.7	0.0001 < p ≤ 0.005
FEM.ENT/H	79.5	102.2	1.643	0.10 < p ≤ 0.25
PON/H	43.0	128.4	10.287	0.0001 < p ≤ 0.005
FEM.PON/H	30.2	64.7	5.728	0.025 < p ≤ 0.05
PON/FEM	1.3	2.0	10.475	0.0001 < p ≤ 0.005
FEC/H (MALE N)	25.2	102.1	13.043	0.0001 < p ≤ 0.005
FEC/H (MALE S)	9.7	19.5	3.567	0.05 < p ≤ 0.10

SATELLITES = nombre de mâles parasites et de mâles satellites qui gravitent autour du nid.

FEM.PAS/H = nombre de femelles passant à moins de 50 cm du nid sans y entrer par heure d'observation.

FEM.ENT/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.

PON/H = nombre de pontes effectuées dans le nid par heure d'observation.

FEM.PON/H = nombre de femelles pondant dans le nid par heure d'observation.

ON/FEM = nombre de pontes pour chaque femelle qui pond.

FEC/H (MALE N) = nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur par heure d'observation (1).

FEC/H (MALE S) = nombre de pontes fécondées par un mâle parasite ou satellite par heure d'observation (1).

AV/AP = avant et après l'enlèvement des mâles parasites.

(1) Chaque ponte est partagée entre tous les mâles qui la fécondent selon la méthode de WARNER ET LEJEUNE (1985).

TABLEAU 27 : *Symphodus ocellatus*. Expériences d'échanges des nids : évolution de divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles nidificateurs lors des tests simulant l'échange (moyenne par heure d'observation ± 1 erreur standard).

PARAMETRES	MOYENNE	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
FEM.ENT/H	AV 100.0 AP 89.5	12.1 49.1	58 6	158 166	10 10
PON/H	AV 49.2 AP 25.8	8.7 24.6	8 0	94 78	10 10
PARASIT	AV 19.5 AP 12.8	3.3 2.8	4 0	36 26	10 10

FEM.ENT/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.

PON/H = nombre de pontes effectuées dans le nid par heure d'observation.

PARASIT = nombre de pontes incluant la participation de mâles parasites ou satellites.

AV/AP = avant et après le test.

TABLEAU 28 : *Symphodus ocellatus*. Expériences d'échanges des nids : évolution de divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles nidificateurs lors des tests simulant l'échange (moyenne par heure d'observation ± 1 erreur standard). Le succès reproducteur ne change pas de façon significative après l'expérience (ANOVA).

PARAMETRES	F	p	DDL
FEM.ENT/H	0.284	p > 0.25	19
PON/H	4.004	p > 0.25	19
PARASIT	2.422	p > 0.25	19

FEM.ENT/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.

PON/H = nombre de pontes effectuées dans le nid par heure d'observation.

PARASIT = nombre de pontes incluant la participation de mâles parasites ou satellites.

TABLEAU 29 : *Symphodus ocellatus*. Expériences d'échanges des nids : évolution de divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles nidificateurs présentant un succès élevé avant l'échange (moyenne par heure d'observation ± 1 erreur standard).

PARAMETRES		MOYENNE	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
FEM.ENT/H	AV	101.8	11.9	36	232	16
	AP	48.8	10.3	3	136	16
PON/H	AV	68.3	9.2	22	168	16
	AP	21.3	6.2	0	80.	16
PARASIT	AV	41.5	7.8	4	104	16
	AP	15.4	5.3	0	68	16

FEM.ENT/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 PON/H = nombre de pontes effectuées dans le nid par heure d'observation.
 PARASIT = nombre de pontes incluant la participation de mâles parasites ou satellites.
 AV/AP = avant et après l'échange des nids.

TABLEAU 30 : *Symphodus ocellatus*. Expériences d'échanges des nids : évolution de divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles nidificateurs présentant un succès élevé avant l'échange (moyenne par heure d'observation ± 1 erreur standard). Le succès reproducteur diminue de façon significative après l'échange (ANOVA).

PARAMETRES	F	p	DDL
FEM.ENT/H	11.347	0.0001 < p ≤ 0.005	31
PON/H	18.019	0.0001 < p ≤ 0.005	31
PARASIT	7.744	0.005 < p ≤ 0.01	31

FEM.ENT/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 PON/H = nombre de pontes déposées dans le nid par heure d'observation.
 PARASIT = nombre de pontes incluant la participation de mâles parasites ou satellites.

TABLEAU 31 : *Symphodus ocellatus*. Expériences d'échanges des nids : évolution de divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles nidificateurs présentant un succès faible avant l'échange (moyenne par heure d'observation ± 1 erreur standard).

PARAMETRES		MOYENNE	SE	MIN	MAX	EFFECTIF
FEM.ENT/H	AV	8.3	2.0	0	22	16
	AP	16.1	8.2	0	114	16
PON/H	AV	3.1	1.8	0	24	16
	AP	6.4	2.9	0	34	16
PARASIT	AV	0.7	0.7	0	10	16
	AP	0.3	0.2	0	2	16

FEM.ENT/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 PON/H = nombre de pontes effectuées dans le nid par heure d'observation.
 PARASIT = nombre de pontes incluant la participation de mâles parasites ou satellites.
 AV/AP = avant et après l'échange des nids.

TABLEAU 32 : *Symphodus ocellatus*. Expériences d'échanges des nids : évolution de divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles nidificateurs présentant un succès élevé avant l'échange (moyenne par heure d'observation ± 1 erreur standard). Le succès reproducteur ne change pas de façon significative après l'expérience (ANOVA).

PARAMETRES	F	p	DDL
FEM.ENT/H	0.843	p > 0.25	31
PON/H	0.934	p > 0.25	31
PARASIT	0.335	p > 0.25	31

FEM.ENT/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 PON/H = nombre de pontes effectuées dans le nid par heure d'observation.
 PARASIT = nombre de pontes incluant la participation de mâles parasites ou satellites.

TABEAU 33 : *Symphodus tinca*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur moyen des mâles nidificateurs et non nidificateurs en 1986 et 1987 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

	1986 N	1987 N	1986 NN	1987 NN
FEC/H	43.4 \pm 8.1 n = 170	85. \pm 13.4 n = 77	9.3 \pm 3.8 n = 67	41.6 \pm 6.4 n = 107
FEM/H	15.6 \pm 1.7 n = 170	41.7 \pm 5.6 n = 77	11.7 \pm 0.9 n = 67	17.5 \pm 1.4 n = 107
FEC/F	2.8 \pm 0.3 n = 170	2.4 \pm 0.5 n = 530	0.7 \pm 0.3 n = 43	2.5 \pm 0.4 n = 323
TG/F	46.3 \pm 3.3 n = 163	41.5 \pm 5.9 n = 530	— n = 323	64.7 \pm 6.6
CHA/H	33.7 \pm 4.5 n = 170	81.0 \pm 10.3 n = 77	0.6 \pm 0.3 n = 53	8.6 \pm 1.3 n = 107

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles, ou nombre de femelles entrant dans le nid, par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle par heure d'observation.
 N = mâle nidificateur.
 NN = mâle non nidificateur.

TABEAU 34 : *Symphodus tinca*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur moyen des mâles nidificateurs (1 à 7) en 1986 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

	1	2	3	4	5	6	7
FEC/H	51.3 \pm 23.3 n = 11	71.3 \pm 22.6 n = 18	22.8 \pm 7.5 n = 24	20.3 \pm 8.4 n = 13	21.1 \pm 6.4 n = 29	59.1 \pm 20.6 n = 20	58.2 \pm 14.5 n = 46
FEM/H	15.8 \pm 4.9 n = 11	20.3 \pm 4.3 n = 18	6.5 \pm 1.8 n = 24	19.1 \pm 5.5 n = 13	17.0 \pm 3.6 n = 29	15.3 \pm 3.4 n = 20	15.4 \pm 2.3 n = 46
FEC/F	2.6 \pm 0.8 n = 7	2.7 \pm 0.6 n = 16	3.6 \pm 0.9 n = 11	1.8 \pm 0.9 n = 10	1.5 \pm 0.6 n = 22	3.7 \pm 1.2 n = 15	3.4 \pm 0.8 n = 31
TG/F	—	39.3 \pm 4.4 n = 10	59.7 \pm 14.8 n = 6	45.2 \pm 16.0 n = 10	45.1 \pm 13.3 n = 10	37.5 \pm 11.5 n = 8	50.9 \pm 14.0 n = 14
CHA/H	36.1 \pm 13.7 n = 6	39.3 \pm 6.2 n = 18	20.1 \pm 3.5 n = 23	30.0 \pm 8.7 n = 13	52.3 \pm 14.3 n = 25	18.4 \pm 4.7 n = 15	39.6 \pm 4.7 n = 40

FEC/H = nombre de pontes fécondées par le mâle par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par le mâle par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel le mâle garde ses femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle par heure d'observation.

TABLEAU 35 : *Symphodus tinca*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur moyen des mâles nidificateurs (1 à 8) en 1987 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

	1	2	3	4	5	6	7	8
FEC/H	169.7 \pm 56.7 n = 7	82.6 \pm 33.3 n = 12	47.6 \pm 11.2 n = 17	96.0 \pm 50.0 n = 5	89.3 \pm 38.2 n = 8	68.6 \pm 25.3 n = 16	74.4 \pm 40.2 n = 5	54.9 \pm 21.3 n = 7
FEM/H	49.7 \pm 12.1 n = 7	37.3 \pm 5.9 n = 12	62.0 \pm 10.7 n = 17	25.2 \pm 4.8 n = 5	51.8 \pm 16.7 n = 8	43.9 \pm 5.1 n = 16	51.6 \pm 15.9 n = 5	12 \pm 2.6 n = 7
FEC/F	3.4 \pm 0.6 n = 58	1.6 \pm 0.5 n = 72	0.7 \pm 0.2 n = 174	3.8 \pm 1.1 n = 21	2.0 \pm 0.6 n = 38	1.6 \pm 0.3 n = 114	1.5 \pm 0.6 n = 44	4.6 \pm 0.8 n = 9
TG/F	44.8 \pm 5.2 n = 58	25.4 \pm 3.1 n = 72	23.1 \pm 2.5 n = 174	73.7 \pm 15.8 n = 21	41.3 \pm 8.6 n = 38	37.4 \pm 3.8 n = 114	32.1 \pm 6.6 n = 44	54.4 \pm 5.9 n = 9
CHA/H	60.9 \pm 18.4 n = 7	82.4 \pm 8.1 n = 12	100.5 \pm 14.1 n = 17	144.0 \pm 35.4 n = 5	61.5 \pm 9.5 n = 8	76.9 \pm 8.4 n = 16	62.0 \pm 15.5 n = 5	60.0 \pm 10.5 n = 7

FEC/H = nombre de pontes fécondées par le mâle par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par le mâle par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel le mâle garde ses femelles (en secondes)
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle par heure d'observation.

TABLEAU 36 : *Symphodus tinca*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur moyen des mâles non nidificateurs (1 à 7) en 1986 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

	1	2	3	4	5	6	7
FEC/H	8.2 \pm 4.6 n = 11	12.0 \pm 10.0 n = 9	12.6 \pm 9.0 n = 10	1.6 \pm 1.1 n = 15	29.1 \pm 20.0 n = 7	0.0 - n = 6	1.3 \pm 0.9 n = 9
FEM/H	12.0 \pm 3.1 n = 11	9.3 \pm 4.8 n = 9	14.4 \pm 3.9 n = 10	8.4 \pm 3.6 n = 15	14.6 \pm 5.7 n = 7	12.0 \pm 4.4 n = 6	11.3 \pm 5.0 n = 9
FEC/	0.7 \pm 0.4 n = 7	1.0 \pm 0.6 n = 5	0.6 \pm 0.4 n = 9	0.1 \pm 0.1 n = 7	2.3 \pm 1.4 n = 4	0.0 - n = 4	0.2 \pm 0.1 n = 7
CHA/H	0.5 \pm 0.5 n = 11	0.0 - n = 7	1.8 \pm 1.3 n = 9	0.4 \pm 0.4 n = 7	0.0 - n = 4	0.0 - n = 6	1.3 \pm 0.9 n = 9

FEC/H = nombre de pontes fécondées par le mâle par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par le mâle par femelle.
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle par heure d'observation.

TABLEAU 37 : *Symphodus tinca*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur moyen des mâles non nidificateurs (1 à 8) en 1987 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

	1	2	3	4	5	6	7	8
FEC/H	67.7 \pm 22.8 n = 14	54.1 \pm 31.5 n = 6	3.4 \pm 3.4 n = 7	6.3 \pm 4.4 n = 8	48.3 \pm 25.6 n = 6	38.0 \pm 19.7 n = 6	19.0 \pm 14.7 n = 6	80.3 \pm 31.3 n = 6
FEM/H	22.8 \pm 4.4 n = 14	11.7 \pm 3.9 n = 6	10.3 \pm 4.3 n = 7	9.0 \pm 4.2 n = 8	16.7 \pm 4.4 n = 6	23.0 \pm 5.2 n = 6	16.0 \pm 5.9 n = 6	30.9 \pm 7.5 n = 6
FEC/F	3.1 \pm 1.1 n = 53	5.9 \pm 3.1 n = 14	0.3 \pm 0.3 n = 12	0.5 \pm 0.2 n = 17	3.2 \pm 1.9 n = 17	2.1 \pm 0.9 n = 23	1.2 \pm 0.8 n = 16	2.6 \pm 1.0 n = 33
TG/F	59.6 \pm 12.5 n = 54	104.1 \pm 51.3 n = 14	27.2 \pm 10.5 n = 12	30.6 \pm 7.2 n = 17	121.1 \pm 58.2 n = 17	63.0 \pm 15.7 n = 23	38.1 \pm 10.6 n = 16	62.5 \pm 19.0 n = 33
CHA/H	6.3 \pm 2.0 n = 14	5.5 \pm 2.4 n = 6	2.6 \pm 1.8 n = 7	5.3 \pm 2.9 n = 8	7.7 \pm 6.9 n = 6	13.0 \pm 4.5 n = 6	2.0 \pm 2.0 n = 6	14.4 \pm 5.1 n = 6

FEC/H = nombre de pontes fécondées par le mâle par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par le mâle par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel le mâle garde ses femelles (en secondes)
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle par heure d'observation.

TABLEAU 38 : *Symphodus tinca*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur moyen des mâles nidificateurs au cours de la saison 1986. Le succès reproducteur (FEC/H) ne varie pas significativement entre les mâles. Les variations des paramètres annexes n'atteignent pas le seuil significatif non plus.

PARAMETRES	F	p	DDL
FEC/H	1.765	0.10 < p ≤ 0.25	160
FEM/H	1.654	0.10 < p ≤ 0.25	160
FEC/F	1.050	p > 0.25	111
TG/F	0.311	0.10 < p ≤ 0.25	58
CHA/H	2.056	0.05 < p ≤ 0.10	139

TABLEAU 39 : *Symphodus tinca*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur moyen des mâles nidificateurs au cours de la saison 1987. Le succès reproducteur (FEC/H) ne varie pas significativement entre les mâles. Les paramètres annexes varient de façon significative.

PARAMETRES	F	p	DDL
FEC/H	1.249	p > 0.25	76
FEM/H	2.252	0.025 < p ≤ 0.05	76
FEC/F	6.421	p ≤ 0.0001	529
TG/F	6.729	p ≤ 0.0001	529
CHA/H	2.751	0.01 < p ≤ 0.025	76

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle territorial par heure d'observation.
 DDL = nombre de degrés de liberté.

TABLEAU 40 : *Symphodus tinca*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur moyen des mâles non nidificateurs au cours de la saison 1986. Le succès reproducteur (FEC/H) ne varie pas significativement entre les mâles. Les variations des paramètres annexes n'atteignent pas le seuil significatif non plus.

PARAMETRES	F	p	DDL
FEC/H	1.438	0.10 < p ≤ 0.25	66
FEM/H	0.322	p > 0.25	66
FEC/F	1.953	0.05 < p ≤ 0.10	42
CHA/H	0.845	p > 0.25	60

TABLEAU 41 : *Symphodus tinca*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur moyen des mâles non nidificateurs au cours de la saison 1987. Le succès reproducteur (FEC/H) ne varie pas significativement entre les mâles. Les variations des paramètres annexes n'atteignent pas le seuil significatif non plus.

PARAMETRES	F	p	DDL
FEC/H	1.622	0.10 < p ≤ 0.25	58
FEM/H	2.069	0.05 < p ≤ 0.10	58
FEC/F	1.113	p > 0.25	184
TG/F	1.315	0.10 < p ≤ 0.25	185
CHA/H	1.448	0.10 < p ≤ 0.25	58

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle par heure d'observation.
 DDL = nombre de degrés de liberté.

TABLEAU 42 : *Symphodus tinca*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur de l'ensemble des mâles rangés par classe de taille (1 à 3) en 1987. Les variations du succès reproducteur (FEC/H) observées entre les classes n'atteignent pas le seuil significatif. Les paramètres annexes varient significativement sauf le nombre de pontes fécondées par femelle.

CLASSES	1	2	3	F	p	DDL
PARAMETRES						
FEC/H	21.8 ± 11.4	65.5 ± 18.7	84.6 ± 16.4	3.059	0.05 < p ≤ 0.10	83
FEM/H	11.9 ± 3.1	38.6 ± 4.3	48.2 ± 5.5	11.015	p ≤ 0.0001	83
FEC/F	2.4 ± 1.0	1.8 ± 0.3	1.6 ± 0.2	0.853	p > 0.25	523
TG/F	1.2 ± 0.4	28.3 ± 3.1	30.8 ± 2.2	14.172	P ≤ 0.0001	527
CHA/H	5.0 ± 1.5	56.2 ± 8.3	93.7 ± 8.7	25.619	p ≤ 0.0001	83

TABLEAU 43 : *Symphodus tinca*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur de l'ensemble des mâles rangés en deux classes de taille en 1987 (< 200 mm et ≥ 200 mm). Le succès reproducteur (FEC/H) varie significativement. Les paramètres annexes varient significativement aussi sauf le nombre de pontes fécondées par femelle.

CLASSES	1	2-3	F	p	DDL
PARAMETRES					
FEC/H	21.8 ± 11.4	77.5 ± 12.4	5.476	0.01 < p ≤ 0.025	83
FEM/H	11.9 ± 3.1	44.6 ± 3.8	20.039	P ≤ 0.0001	83
FEC/F	2.4 ± 1.0	1.6 ± 0.2	1.527	0.10 < p ≤ 0.25	523
TG/F	1.2 ± 0.4	30.0 ± 1.8	7.899	p ≤ 0.0001	527
CHA/H	5.0 ± 1.5	79.9 ± 6.7	36.452	p ≤ 0.0001	83

TABLEAU 44 : *Symphodus tinca*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur, pendant les cinq premiers jours de nidification, des mâles qui garderont leur nid plus de cinq jours (moyenne sur 7 mâles).

JOURS	1	2	3	4	5
PARAMETRES					
FEC/H	55.6 ± 23.3	52.3 ± 32.8	69.7 ± 34.7	81.4 ± 34.6	119.7 ± 57.5
FEM/H	15.4 ± 2.9	23.1 ± 3.6	31.7 ± 9.2	53.6 ± 11.1	58.3 ± 8.4
FEC/F	4.0 ± 1.4	2.3 ± 0.9	2.0 ± 0.5	1.6 ± 0.4	1.9 ± 0.5
TG/F	111.3 ± 27.0	52.4 ± 10.4	50.5 ± 8.6	36.9 ± 4.3	34.2 ± 4.2
CHA/H	57.4 ± 21.2	55.7 ± 16.7	66.0 ± 18.0	76.3 ± 15.9	82.9 ± 14.1

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle nidificateur par heure d'observation.

TABLEAU 45 : *Symphodus tinca*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur, pendant les cinq premiers jours de nidification, des mâles qui garderont leur nid cinq jours maximum (moyenne sur 4 mâles).

JOURS	1	2	3	4	5
PARAMETRES					
FEC/H	103.5 ± 64.5	24.8 ± 8.5	39.0 ± 33.0	48.0 ± 12	36.0
FEM/H	27.0 ± 13.5	27.8 ± 8.3	24.0 ± 12.0	30.0 ± 6.0	18.0
FEC/F	4.0 ± 1.2	1.1 ± 0.4	1.6 ± 1.0	1.5 ± 0.7	0.0
TG/F	72.0 ± 17.4	37.4 ± 7.8	59.5 ± 13.1	54.1 ± 19.5	43.7 ± 14.5
CHA/H	123.0 ± 23.3	179.3 ± 109.3	189.0 ± 57.0	129.0 ± 33.0	162.0

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle nidificateur par heure d'observation.

TABLEAU 46 : *Symphodus tinca*. Analyse (par test t de Student) de divers paramètres utilisés pour mesurer le succès reproducteur des mâles nidificateurs qui gardent leur nid cinq jours maximum et des mâles nidificateurs qui le gardent plus longtemps (moyennes établies sur les cinq premiers jours de nidification ± 1 erreur standard).

PARAMETRES	> 5 JOURS	≤ 5 JOURS	t	p	DDL
FEC/H	75.7 ± 16.6	52.8 ± 21.2	0.758	0.10 < p ≤ 0.375	46
FEM/H	36.4 ± 4.3	26.5 ± 4.7	1.282	0.10 < p ≤ 0.375	46
FEC/F	2.0 ± 0.3	2.2 ± 0.5	-0.247	p > 0.40	207
TG/F	46.2 ± 3.7	54.3 ± 7.3	-1.032	0.10 < p ≤ 0.375	211
CHA/H	67.7 ± 8.9	154.4 ± 32.9	-3.534	p ≤ 0.0005	46

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles entrant dans le nid par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle nidificateur par heure d'observation.
 DDL = nombre de degrés de liberté.
 > 5 JOURS = nids gardés plus de cinq jours.
 ≤ 5 JOURS = nids abandonnés après 5 jours maximum.

TABLEAU 47 : *Symphodus tinca*. Résultats de la mesure des divers paramètres utilisés pour caractériser les mâles nidificateurs (1 à 7) au cours de la saison de reproduction 1986.

MALES	1	2	3	4	5	6	7
PARAMETRES							
TAILLE	232	252	276	-	281	263	282
PROF. NID.	7.0	5.0	3.5	7.0	5.0	6.0	5.0
AGRESSIV.	36.1	39.3	20.1	30.0	52.3	18.4	39.6
SOINS PAR.	45.5% n = 10	72.1% n = 10	74.5% n = 17	64.6% n = 9	63.6% n = 6	62.8% n = 28	49.9% n = 34

TAILLE = Longueur Standard en mm.
 PROF. NID. = profondeur de nidification en m.
 AGRESSIV. = nombre de mâles parasites chassés par le mâle par heure d'observation.
 SOINS PAR. = pourcentage de survie des œufs dans le nid (n = effectif).

TABLEAU 48 : *Symphodus tinca*. Résultats de la mesure des divers paramètres utilisés pour caractériser les mâles nidificateurs (1 à 8) au cours de la saison de reproduction 1987.

MALES	1	2	3	4	5	6	7	8
PARAMETRES								
TAILLE	252	243	250	277	-	218	-	-
PROF. NID.	3.5	3.5	2.5	3.0	2.5	4.5	7.0	4.0
AGRESSIV.	60.9	82.4	100.5	144.0	61.5	76.9	62.0	60.0

TAILLE = Longueur Standard en mm.
 PROF. NID. = profondeur de nidification en m.
 AGRESSIV. = nombre de mâles parasites chassés par le mâle par heure d'observation.

TABLEAU 49 : *Symphodus tinca*. Absence de corrélation entre les divers paramètres utilisés pour caractériser les mâles et leur succès reproducteur (exprimé en nombre de pontes fécondées par heure d'observation) au cours de la saison de reproduction 1986.

	R ²	C. C.	F	p
PARAMETRES				
TAILLE	0.229	- 0.479	1.189	p > 0.25
PROF. NID.	0.01	0.091	0.050	p > 0.25
AGRESSIV.	0.0003	- 0.018	0.002	p > 0.25
SOINS PAR.	0.072	- 0.287	0.385	p > 0.25

TABLEAU 50 : *Symphodus tinca*. Absence de corrélation entre les divers paramètres utilisés pour caractériser les mâles et leur succès reproducteur (exprimé en nombre de pontes fécondées par heure d'observation) au cours de la saison de reproduction 1987.

	R ²	C. C.	F	p
PARAMETRES				
TAILLE	0.133	0.364	0.306	p > 0.25
PROF. NID.	- 0.108	0.012	0.071	p > 0.25
AGRESSIV.	0.014	- 0.120	0.087	p > 0.25

TAILLE = Longueur Standard en mm.
 PROF. NID. = profondeur de nidification en m.
 AGRESSIV. = nombre de mâles parasites chassés par le mâle par heure d'observation.
 SOINS PAR. = pourcentage de survie des œufs dans le nid (n = effectif).

TABLEAU 51 : *Symphodus tinca*. Répartition des femelles en trois classes de taille et selon le type de stratégie adoptée pour la ponte (ponte dans un nid ou ponte hors des nids). Pour la ponte hors des nids, la répartition des femelles dans les trois classes de taille définies suit celle qu'on observe pour l'ensemble de la population. Par contre, la taille des femelles qui pondent dans les nids se répartit différemment entre ces mêmes classes (les femelles de taille moyenne et grande forment la majorité).

	P	M	G	EFFECTIF
HORS NIDS	81 %	17 %	2 %	105
NIDS	45 %	34 %	21 %	253

P = petite taille (± 100 mm).
 M = taille moyenne (± 150 mm).
 G = grande taille (± 200 mm).

TABLEAU 52 : *Symphodus tinca*. Evolution de la stratégie de ponte adoptée par les femelles, et du nombre de nids disponibles, au cours de la saison de reproduction (1986 et 1987). On distingue pour chaque année trois pics d'activité en dehors des nids (en début et fin de saison et lors du pic d'activité sexuelle de la saison).

PERIODES	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1986 #NIDS	0	0	1	2	4	4	4	2	2
PON/H	4	12	3.5	6.3	24.5	0	6.9	0	13.3
1987 #NIDS	0	8	10	11	9	4	4	1	0
PON/H	41	67	38	73	21	24	0	0	80

PERIODES = 9 périodes successives de sept jours.
 #NIDS = nombre de nids disponibles (actifs depuis au moins cinq jours et ne devant pas être abandonnés avant cinq jours).
 PON/H = nombre moyen de pontes effectuées par heure d'observation en dehors des nids.

TABLEAU 53 : *Symphodus tinca*. Expérience de mortalité des œufs dans les nids et hors des nids.

SITUATION		% SURVIE	EFFECTIF
TOTAL NIDS		59 %	132
TOTAL HORS NIDS		26 %	110
NIDS	PERIODE 1	61.5 %	50
	PERIODE 2	60.7 %	81
HORS NIDS	PERIODE 1	35 %	38
	PERIODE 2	17 %	72
MALES	1	62.8 %	28
	2	74.5 %	17
	3	49.2 %	34
	4	63.6 %	6
	5	45.5 %	10
	6	53.1 %	19
	7	64.6 %	9
	8	72.1 %	10

TOTAL NIDS = survie moyenne établie avec la totalité des échantillons placés dans les nids (du 5 au 17 mai 1986)
 TOTAL HORS NIDS = survie moyenne établie avec la totalité des échantillons placés hors des nids (du 5 au 17 mai 1986)
 PERIODE 1 = survie moyenne établie avec les échantillons placés du 5 au 7 mai 1986
 PERIODE 2 = survie moyenne établie avec les échantillons placés du 15 au 17 mai 1986
 MALES = survie moyenne établie avec les échantillons placés dans les nids des mâles 1 à 8 (du 5 au 17 mai 1986)

TABLEAU 54 : *Symphodus tinca*. Analyse (ANOVA) des expériences de mortalité des œufs. Comparaison du pourcentage de survie moyen des échantillons placés dans les nids avec le pourcentage de survie moyen des échantillons placés hors des nids (pour les deux périodes) : les différences observées sont significatives. Comparaison des pourcentages de survie des œufs entre les mâles nidificateurs : les différences observées ne sont pas significatives au cours de la période 1, mais sont significatives au cours de la période 2.

SITUATION	F	p	DDL
NIDS - HN 1 - HN 2	64	P ≤ 0.0001	241
MALES PERIODE 1	2.227	0.10 < P ≤ 0.25	51
	PERIODE 2	2.336	0.025 < P ≤ 0.05

HN 1 - HN 2 = hors des nids, période 1 (du 5 au 7 mai 1986) et période 2 (du 15 au 17 mai 1986).
 DDL = nombre de degrés de liberté.

TABLEAU 55 : *Symphodus tinca*. Expérience de manipulation du nombre de mâles satellites. Analyse de divers paramètres utilisés pour mesurer le succès reproducteur des mâles nidificateurs (moyenne ± l'erreur standard). Toutes les différences sont significatives par ANOVA (p < 0.05 entre les colonnes 1 et 2, 2 et 3, 1 et 4) sauf celles pour lesquelles le niveau de probabilité est donné dans la table (tiré de VAN DEN BERGHE, WERNERUS et WARNER, 1989).

PARAMETRES	AVANT (n = 11 nids)	APRES (n = 11 nids)	RETOUR (n = 6 nids)	ABSENCE (n = 3 nids)
SATELLITES	5,7 ± 0,3	1,3 ± 0,2	4,3 ± 0,3	0,7 ± 0,3
FEM/10 min	11,8 ± 1,1	7,5 ± 0,8 p = 0,09	10,5 ± 2,0	7,3 ± 1,1
PON/10 min	6,8 ± 1,9	40,7 ± 4,5	2,7 ± 1,3	38,3 ± 8,8
FEM QUITTE	9,0 ± 1,2	1,0 ± 0,3	7,8 ± 2,0	0,0
PON/F	2,3 ± 0,4	6,0 ± 0,2	1,3 ± 0,5	6,3 ± 2,0
FEC/H (MALE N)	1,5 ± 1,0	40,7 ± 5,4	2,6 ± 1,2	38,2 ± 8,7
FEC/H (MALE S)	5,4 ± 1,7	0,7 ± 0,3 p = 0,43	2,1 ± 1,2 p = 0,18	0,3 ± 0,3
% PON PARASIT.	74 % n = 77	2 % n = 447	100 % n = 8	1 % n = 115
% FEM PONDENT	31 % n = 114	81 % n = 82	25 % n = 65	91 % n = 22

AVANT = juste avant l'expérience.
 PDT = pendant que les satellites sont maintenus à l'écart.
 RETOUR = les satellites sont de nouveau présents 24 heures après l'expérience.
 ABSENCE = les satellites sont toujours absents après 24 heures.
 SATELLITES = nombre de mâles parasites et de mâles satellites qui gravitent autour du nid.
 PON/10 min = nombre de pontes effectuées dans le nid en 10 minutes.
 FEM/10 min nombre de femelles entrant dans le nid en 10 minutes.
 FEM QUITTE = nombre de femelles quittant le nid sans pondre.
 PON/F = nombre de pontes pour chaque femelle qui pond.
 FEC/H (MALE N) = nombre de pontes fécondées par le mâle nidificateur en 10 minutes.
 FEC/H (MALE S) = nombre de pontes fécondées par un mâle parasite ou satellite en 10 minutes.
 % PON PARASIT. = pourcentage de pontes incluant la participation de mâles parasites ou satellites.
 % FEM PONDENT = pourcentage de femelles entrant dans le nid et qui y pondent.

TABEAU 56 : *Symphodus melanocercus*. Divers paramètres mesurant le succès reproducteur moyen des mâles territoriaux, par année (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

PARAMETRES	ANNEE 1985	ANNEE 1986	ANNEE 1987
FEC/H	77.5 \pm 8.7 n = 124	69.9 \pm 12.9 n = 67	56.4 \pm 10.7 n = 58
FEM/H	8.8 \pm 1.2 n = 81	15.8 \pm 2.6 n = 67	13.5 \pm 1.9 n = 58
FEC/F	5.6 \pm 1.1 n = 124	5.9 \pm 2.0 n = 185	5.5 \pm 0.9 n = 129
TG/F	195.4 \pm 26.3 n = 124	168.0 \pm 38.9 n = 185	189.0 \pm 27.3 n = 130
CHA/H	59.1 \pm 6.5 n = 124	39.1 \pm 11.3 n = 66	18.0 \pm 1.7 n = 58
<p>FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation. FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation. FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle. TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes). CHA/H = 1985 : pourcentage des couples mâle territorial-femelle qui se séparent suite à l'interaction d'un autre mâle. 1986 et 1987 : nombre de mâles parasites chassés par les mâles territoriaux par heure d'observation.</p>			

TABEAU 57 : *Symphodus melanocercus*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles territoriaux en 1985 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

PARAMETRES	B1	C1	D1	E1	F1	G1	H1
FEC/H	71.6 \pm 8.8 n = 10	84.4 \pm 10.0 n = 23	40.5 14.2 n = 10	95.6 \pm 30.6 n = 10	111.6 \pm 21.6 n = 8	61.7 \pm 20.8 n = 18	77.3 \pm 15.3 n = 16
FEM/	10.5 \pm 1.6 n = 23	10.9 \pm 1.0 n = 9	4.1 \pm 3.0 n = 2	8.2 \pm 2.5 n = 10	11.3 \pm 5.4 n = 9	11.5 \pm 1.5 n = 19	4.8 \pm 1.9 n = 14
FEC/F	4.7 \pm 1.0 n = 39	4.8 \pm 1.4 n = 24	2.2 \pm 0.8 n = 10	11.3 \pm 3.9 n = 10	6.3 \pm 2.2 n = 8	2.9 \pm 1.8 n = 18	7.4 \pm 1.3 n = 16
TG/F	245 \pm 35 n = 39	180 \pm 35 n = 23	140 \pm 30 n = 10	330 \pm 130 n = 10	175 \pm 50 n = 8	140 \pm 50 n = 18	160 \pm 40 n = 16
CHA/H	76%	82%	66%	44%	50%	61%	35%
<p>FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation. FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation. FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle. TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes). CHA/H = pourcentage de couples mâle territorial-femelle qui se séparent à cause d'un autre mâle.</p>							

TABLEAU 58 : *Symphodus melanocercus*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles territoriaux en 1986 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

PARAMETRES	B1	D1	E2	F2	G2
FEC/H	64.2 \pm 12.6 n = 13	36.3 \pm 14.0 n = 11	113.2 \pm 23.9 n = 10	79.6 \pm 18.6 n = 15	56.2 \pm 9.9 n = 18
FEM/H	17.5 \pm 2.2 n = 13	9.4 \pm 3.0 n = 11	10.1 \pm 1.9 n = 10	19.2 \pm 2.2 n = 15	22.6 \pm 2.9 n = 18
FEC/F	3.7 \pm 1.1 n = 48	4.8 \pm 2.3 n = 19	13.8 \pm 4.4 n = 17	4.2 \pm 0.9 n = 40	3.0 \pm 0.7 n = 63
TG/F	145 \pm 25 n = 48	175 \pm 75 n = 19	320 \pm 88 n = 17	115 \pm 25 n = 40	100 \pm 20 n = 61
CHA/H	64.2 \pm 5.0 n = 10	12.9 \pm 4.6 n = 10	12.9 \pm 4.2 n = 15	43.3 \pm 9.2 n = 13	62.6 \pm 7.1 n = 18

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 EM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle territorial par heure d'observation

TABLEAU 59 : *Symphodus melanocercus*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles territoriaux en 1987 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

PARAMETRES	B2	D1	E2	G3
FEC/H	51.8 \pm 12.6 n = 11	35.2 \pm 12.9 n = 15	52.0 \pm 10.7 n = 25	86.4 \pm 26.2 n = 7
FEM/H	18.8 \pm 3.1 n = 11	10.1 \pm 1.6 n = 15	11.1 \pm 0.9 n = 25	13.8 \pm 3.1 n = 7
FEC/F	3.5 \pm 0.8 n = 34	4.8 \pm 2.5 n = 27	5.5 \pm 1.1 n = 45	8.0 \pm 2.4 n = 23
TG/F	116 \pm 23 n = 35	212 \pm 58 n = 27	180 \pm 31 n = 45	182 47 23
CHA/H	21.8 \pm 5.3 n = 11	19.6 \pm 5.2 n = 15	14.5 \pm 2.1 n = 25	16.0 \pm 3.9 n = 7

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle territorial par heure d'observation

TABLEAU 60 : *Symphodus melanocercus*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur des mâles territoriaux au cours de la saison 1986. Tous ces paramètres varient significativement.

PARAMETRES	F	p	DDL
FEC/H	2.799	0.025 < p ≤ 0.05	66
FEM/H	4.833	0.0001 < p ≤ 0.005	66
FEC/F	5.837	0.0001 < p ≤ 0.005	186
TG/F	4.288	0.0001 < p ≤ 0.005	184
CHA/H	7.661	p ≤ 0.0001	65

TABLEAU 61 : *Symphodus melanocercus*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur des mâles territoriaux au cours de la saison 1987. Le nombre de visites de femelle par heure d'observation varie significativement.

PARAMETRES	F	p	DDL
FEC/H	1.510	0.10 < p ≤ 0.25	57
FEM/H	4.296	0.005 < p ≤ 0.01	57
FEC/F	1.124	p > 0.25	128
TG/F	1.112	p > 0.25	129
CHA/H	0.745	p > 0.25	57

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle territorial par heure d'observation.
 DDL = nombre de degrés de liberté.

TABLEAU 62 : *Symphodus melanocercus*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles parasites en 1986 (moyenne ± 1 erreur standard, n = effectifs).

PARAMETRE	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7
FEC/H	82.6 ± 14.6 n = 11	25.8 ± 10.6 n = 7	23.7 ± 14.9 n = 7	33.0 +16.0 n = 5	68.5 ± 19.1 n = 14	38.4 ± 15.0 n = 16	48.6 ± 24.9 n = 7
FEM/H	18.9 ± 3.4 n = 11	9.7 n = 7	10.8 ± 2.3 n = 7	11.9 ± 3.3 n = 5	20.9 ± 3.3 n = 14	20.9 ± 2.5 n = 16	22.8 ± 4.9 n = 7
FEC/F	5.1 ± 1.1 n = 34	3.3 ± 1.3 n = 15	3.1 ± 1.8 n = 16	2.7 ± 1.5 n = 12	3.5 ± 0.8 n = 42	1.8 ± 0.6 n = 40	2.9 ± 1.1 n = 16
TG/F	153 ± 26 n = 34	228 ± 65 n = 15	151 ± 55 n = 16	138 ± 40 n = 12	84 ± 15 n = 42	43 ± 10 n = 40	87 ± 15 n = 16
CHA/H	22.1 ± 4.6 n = 11	14.9 ± 4.9 n = 7			22.8 ± 4.3 n = 14	4.2 ± 1.9 n = 16	37.3 ± 37.3 n = 7

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 G/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle par heure d'observation.

TABLEAU 63 : *Symphodus melanocercus*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur des mâles parasites au cours de la saison 1986. Le nombre de femelles paradées par heure d'observation et le temps pendant lequel les mâles gardent ces femelles varie significativement.

PARAMETRES	F	p	DDL
FEC/H	1.526	0.10 < p ≤ 0.25	66
FEM/H	2.276	0.025 < p ≤ 0.05	66
FEC/F	1.257	p > 0.25	174
TG/F	2.935	0.0001 < p ≤ 0.005	174

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 DDL = nombre de degrés de liberté.

TABLEAU 64 : *Symphodus melanocercus*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur de l'ensemble des mâles rangés par classe de taille en 1986. Le nombre de fécondations par heure d'observation varie significativement.

PARAMETRES	F	p	DDL
FEC/H	3.510	0.025 < p ≤ 0.05	133
FEM/H	0.419	p > 0.25	133
FEC/F	1.543	0.10 < p ≤ 0.25	376
TG/F	158.4	0.05 < p ≤ 0.10	359
CHA/H	0.022	p > 0.25	50

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle territorial par heure d'observation.
 DDL = nombre de degrés de liberté.

TABLEAU 65 : *Symphodus melanocercus*. Valeurs de R² et équation des droites de régression montrant la forte corrélation existant entre le nombre de pontes fécondées par chaque mâle territorial et le temps pendant lequel il se trouve effectivement avec une femelle. Les résultats du test t de Student effectué entre les pentes des droites de régression n'indiquent aucune différence significative entre les mâles.

MALES	EQUATION DES DROITES	VALEUR DE R ²
B	y = 2.539 x + (- 1.479)	0.993
D	y = 1.490 x + (- 0.633)	0.994
E	y = 1.863 x + 3.441	0.920
G	y = 1.398 x + 3.33	0.904

Résultats des tests t de Student effectués entre les droites de régression.

MALES	B	D	E
G	p > 0.20	p > 0.80	p > 0.20
E	p > 0.50	p > 0.50	
D	p > 0.20		

TABLEAU 66 : *Symphodus melanocercus*. Absence de corrélation entre la longueur (en mm et en Longueur Standard) des mâles territoriaux et leur succès reproducteur (exprimé en fonction du nombre de pontes fécondées par heure d'observation).

ANNEE 1985							
MALES	B 1	C1	D1	E1	F1	G1	H1
LS FEC/H	80 71.6	76 84.4	75 40.5	79 95.6	78 111.6	80 61.7	79 77.3
	R ²	Coefficient de corrélation		F	p		
	0.07	0.265		0.379	> 0.25		
ANNEE 1986							
MALES	B1	D1	E2	F2	G2		
LS FEC/H	83 64.2	80 36.3	75 113.2	80 79.6	75 56.2		
	R ²	Coefficient de corrélation		F	p		
	0.167	-0.409		0.601	> 0.25		
ANNEE 1987							
MALES	B 2	D1	E2	G3			
LS FEC/H	79 51.8	83 35.2	80 52.0	79 86.4			
	R ²	Coefficient de corrélation		F	p		
	0.530	-0.728		2.251	> 0.25		
LS = Longueur Standard des mâles territoriaux. FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles territoriaux par heure d'observation.							

TABLEAU 67 : *Symphodus melanocercus*. Absence de corrélation entre la surface du territoire (en m²) défendu par les mâles territoriaux et leur succès reproducteur (exprimé en fonction du nombre de pontes fécondées par heure d'observation).

ANNEE 1985							
MALES	B 1	C1	D1	E1	F1	G1	H1
SURFACE FEC/H	328 71.6	127 84.4	290 40.5	455 95.6	434 111.6	231 61.7	219 77.3
	R ²	Coefficient de corrélation			F	p	
	0.209	0.457			1.323	> 0.25	
ANNEE 1986							
MALES	B 1	D1	E2	F2	G2		
SURFACE FEC/H	558 64.2	627 36.3	455 113.2	533 79.6	354 56.2		
	R ²	Coefficient de corrélation			F	p	
	0.123	-0.351			0.421	> 0.25	
ANNEE 1987							
MALES	B 2	D1	E2	G3			
SURFACE FEC/H	558 51.8	627 35.2	1154 52.0	317 86.4			
	R ²	Coefficient de corrélation			F	p	
	0.246	-0.496			0.652	> 0.25	
SURFACE = surface plane du territoire, exprimée en m ² FEC/H = nombre de pontes fécondées par le mâle territorial par heure d'observation							

TABEAU 68 : *Symphodus melanocercus*. Mesure de l'inclinaison du substrat sur lequel s'effectuent les pontes et mesure de la profondeur à laquelle elles s'effectuent (moyenne ± 1 erreur standard, n = nombre de mesures). Absence de corrélation entre ces paramètres et le succès reproducteur exprimé en nombre de pontes fécondées par heure d'observation.

MALES	B1	C1	D1	E1	F1	G1	H1
FEC/H	71.6	84.4	40.5	95.6	111.6	61.7	77.3
INCLINAISON DU SUBSTRAT	41.2 ± 2.7 n = 178	47.1 ± 3.3 n = 131	57.0 ± 8.2 n = 57	45.7 ± 2.7 n = 134	34.4 ± 3.5 n = 51	35.5 ± 3.1 n = 57	37.3 ± 3.3 n = 76
	R²	Coefficient de corrélation				F	p
	0.297	- 0.545				2.11	> 0.10
PROFONDEUR DE PONTE	9.0 ± 0.2 n = 31	8.7 ± 0.3 n = 32	9 ± 0.2 n = 12	7.9 ± 0.5 n = 19	6.0 ± 0.5 n = 14	6.2 ± 0.3 n = 24	6.7 ± 0.3 n = 18
	R²	Coefficient de corrélation				F	p
	0.187	- 0.432				1.15	> 0.25
FEC/H = nombre de pontes fécondées par le mâle territorial par heure d'observation. Inclinaison du substrat = exprimée en degrés par rapport à l'horizontale (0 degré). Profondeur de ponte = exprimée en mètres.							

TABEAU 69 : *Symphodus melanocercus*. Localisation des femelles dans les différents territoires au cours de la période journalière d'activité sexuelle (nombre d'observations par territoire). Seules les femelles marquées totalisant plus de cinq observations ont été retenues. On constate que 85 % des femelles visitent au moins trois des quatre territoires (46.5 % des femelles sont observées dans tous les territoires et 38.5 % sur trois des quatre territoires).

FEMELLES	Territoire D	Territoire B	Territoire E	Territoire G
1*	7	2	3	3
2	1	1	5	-
3	17	1	3	-
4	36	8	4	2
5	8	4	2	2
6	3	5	11	4
7	3	23	11	-
8	7	2	3	-
9	-	-	3	8
10*	2	1	12	11
11	-	3	3	2
12	7	2	5	3
13	-	-	6	3
* Les femelles marquées d'un astérisque sont des femelles que nous avons suivies jusqu'au bout du chemin de migration.				

TABLEAU 70 : *Symphodus melanocercus*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles territoriaux lors de l'expérience d'enlèvement du mâle B1 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

PARAMETRE	B1	S1	B2	D1		E2	
				AV	AP	AV	AP
FEC/H	64.2 \pm 12.6 n = 13	82.6 \pm 14.6 n = 11	66.5 \pm 12.2 n = 15	36.3 \pm 14.0 n = 11	58.7 \pm 32.3 n = 3	113.2 \pm 23.9 n = 10	26.9 \pm 14.2 n = 3
FEM/H	17.5 \pm 2.2 n = 13	18.9 \pm 3.4 n = 11	16.0 \pm 2.1 n = 15	9.4 \pm 3.0 n = 11	12.8 \pm 2.3 n = 3	10.1 \pm 1.9 n = 10	9.2 \pm 1.9 n = 3
FEC/F	3.7 \pm 1.1 n = 48	5.1 \pm 1.1 n = 34	5.4 \pm 1.7 n = 15	4.8 \pm 2.3 n = 19	4.5 \pm 2.3 n = 3	13.8 \pm 4.4 n = 17	3.3 \pm 1.8 n = 3
TG/F	146 \pm 26 n = 48	153 \pm 26 n = 34	150 \pm 36 n = 15	175 \pm 75 n = 19	148 \pm 38 n = 3	321 \pm 88 n = 17	162 \pm 28 n = 3
CHA/H	27.4 \pm 5.0 n = 13	22.1 \pm 4.6 n = 11	25.5 \pm 5.6 n = 15	12.9 \pm 4.6 n = 11	31.3 \pm 10.2 n = 3	12.9 \pm 4.2 n = 10	17.9 \pm 3.0 n = 3

NOTE : S1 et B2 sont un seul et même mâle (parasite avant l'expérience, territorial à la place de B1 après l'expérience). D1 et E2 sont mesurés simultanément en qualité de témoins, le tableau donne leur succès avant l'expérience (AV) et après celle-ci (AP).

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.

FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.

FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.

TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).

CHA/H = pourcentage de couples mâle territorial-femelle qui se séparent à cause d'un autre mâle.

TABLEAU 71 : *Symphodus melanocercus*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur des mâles B1, S1 et B2 lors de l'expérience d'enlèvement du mâle B1. S1 et B2 sont un seul et même mâle, parasite avant l'expérience, territorial à la place de B1 après : voir tableau précédent. Aucun des paramètres mesurés ne varie significativement.

PARAMETRES	F	p	DDL
FEC/H	0.535	p > 0.25	38
FEM/H	0.333	p > 0.25	38
FEC/F	0.585	p > 0.25	96
TG/F	0.016	p > 0.25	96
CHA/H	0.233	p > 0.25	38

TABLEAU 72 : *Symphodus melanocercus*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur du mâle D1 mesuré avant et après l'enlèvement du mâle B1. Aucun des paramètres mesurés ne varie significativement.

PARAMETRES	F	p	DDL
FEC/H	0.509	p > 0.25	13
FEM/H	0.308	p > 0.25	13
FEC/F	0.003	p > 0.25	21
TG/F	0.019	p > 0.25	21
CHA/H	3.416	0.05 < p \leq 0.10	12

TABLEAU 73 : *Symphodus melanocercus*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur du mâle E2 mesuré avant et après l'enlèvement du mâle B1. Aucun des paramètres mesurés ne varie significativement.

PARAMETRES	F	p	DDL
FEC/H	3.587	0.05 < p \leq 0.10	12
FEM/H	0.065	p > 0.25	12
FEC/F	0.976	p > 0.25	19
TG/F	0.542	p > 0.25	19
CHA/H	0.396	p > 0.25	12

TABLEAU 74 : *Symphodus melanocercus*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur du mâle D1 lors de l'expérience de déviation du chemin des femelles. Le succès reproducteur du mâle D1 varie significativement (nombre de pontes fécondées par heure d'observation) ainsi que le nombre de visites de femelle par heure d'observation.

PARAMETRES	A	B	C	F	p	DDL
FEC/H	43.4	35.2	4.9	5.376	≤ 0.01	60
FEM/H	18.9	10.1	3.4	19.389	≤ 0.0001	60
FEC/F	3.7	4.8	2.7	0.303	> 0.25	88
TG/F	118	212	166	1.770	> 0.10	88
CHA/H	24.2	19.6	18.5	0.559	> 0.25	54

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle territorial par heure d'observation.
 A = chemin de migration dévié vers l'Ouest (vers le territoire D).
 B = situation normale.
 C = chemin de migration dévié vers l'Est (à l'opposé de D).

TABLEAU 75 : *Symphodus melanocercus*. ANOVA analysant divers paramètres mesurant le succès reproducteur du mâle B2 (mâle témoin) lors de l'expérience de déviation du chemin des femelles. Aucun des paramètres mesurés ne varie significativement.

PARAMETRES	A	B	C	F	p	DDL
FEC/H	71.1	52.3	68.7	0.558	> 0.25	46
FEM/H	13.5	15.4	17.3	1.132	> 0.25	46
FEC/F	7.7	5.4	4.8	0.793	> 0.25	46
TG/F	130	198	170	0.792	> 0.25	46
CHA/H	21.6	27.3	34.3	2.403	> 0.25	46

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles gardent leurs femelles (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par le mâle territorial par heure d'observation.
 A = chemin de migration dévié vers l'ouest (vers le territoire D).
 B = situation normale.
 C = chemin de migration dévié vers l'est (à l'opposé de D).

TABLEAU 76 : *Thalassoma pavo*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles territoriaux par année (moyenne ± 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

PARAMETRES	ANNEE 1986	n	ANNEE 1987	n
FEC/H	3.1 ± 0.8	41	2.1 ± 0.2	58
FEM/H	9.4 ± 1.6	41	6.4 ± 1.6	58
FEC/F	0.4 ± 0.1	110	0.4 ± 0.04	479
TG/F	-		89 ± 10.9	479
CHA/H	8.2 ± 2.6	41	14.1 ± 2.0	19

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte (en secondes).
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par les mâles territoriaux par heure d'observation.

TABLEAU 77 : *Thalassoma pavo*. Localisation des femelles sur les trois territoires exprimée en fonction du nombre de visites qu'elles y effectuent. Quatre femelles sur six visitent tous les territoires tandis que globalement, les territoires semblent tous visités régulièrement (n = nombre total d'observations par femelle).

FEMELLES	TERRITOIRE 1	TERRITOIRE 2	TERRITOIRE 3	n
1	67.3 %	32.7 %	0 %	7
2	14.8 %	43.2 %	42.0 %	17
3	29.8 %	42.6 %	27.6 %	30
4	13.3 %	28.0 %	58.7 %	23
5	62.5 %	12.7 %	24.8 %	10
6	25.6 %	74.3 %	0 %	7
TOTAL	35.6 %	38.9 %	25.5 %	94

TABLEAU 78 : *Thalassoma pavo*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles territoriaux en 1986 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

PARAMETRES	MALE 1	n	MALE 2	n
FEC/H	2.9 \pm 0.7	41	3.6 \pm 2.4	5
FEM/H	11.2 \pm 1.8	41	4.8 \pm 2.9	5
FEC/F	0.3 \pm 0.1	105	0.8 \pm 0.2	6
CHA/H	8.1 \pm 3.3	41	8.4 \pm 4.5	5

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 CHA/H = nombre de mâles parasites chassés par les mâles territoriaux par heure d'observation.

TABLEAU 79 : *Thalassoma pavo*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles territoriaux en 1987 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

PARAMETRES	MALE A	MALE B	MALE C
FEC/H	2.7 \pm 0.3 n = 179	1.8 \pm 0.3 n = 163	1.1 \pm 0.3 n = 44
FEM/H	7.8 \pm 0.8 n = 179	6.5 \pm 1.0 n = 163	2.6 \pm 0.7 n = 44
FEC/F	0.5 \pm 0.1 n = 213	0.4 \pm 0.1 n = 234	0.5 \pm 0.1 n = 32
TG/F	81.2 \pm 13.0 n = 213	67.6 \pm 9.7 n = 234	230.8 \pm 49.5 n = 32

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte (en secondes).

TABLEAU 80 : *Thalassoma pavo*. Analyse de divers paramètres mesurant le succès reproducteur des mâles territoriaux en 1987. Toutes les différences observées entre les mâles sont significatives par ANOVA sauf pour le nombre de pontes fécondées par femelle.

PARAMETRES	MOYENNE	F	p	DDL
FEC/H	1.9	5.374	0.005 < p \leq 0.01	387
FEM/H	5.6	4.491	0.01 < p \leq 0.025	387
FEC/F	0.5	1.115	p > 0.25	478
TG/F	126.5	13.121	p \leq 0.0001	478

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte.

TABLEAU 81 : *Thalassoma pavo*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur des mâles territoriaux placés dans des conditions apparemment similaires sur les sites 1 et 2 de la zone de travail en 1987 (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

PARAMETRES	SITE 1	n	SITE 2	n
FEC/H	3.0 \pm 0.3	139	3.4 \pm 0.6	18
FEM/H	8.7 \pm 0.9	139	4.2 \pm 0.8	18
FEC/F	0.4 \pm 0.1	195	0.9 \pm 0.1	14
TG/F	82.5 \pm 14.7	195	90.5 \pm 40.1	14

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte.

TABLEAU 82 : *Thalassoma pavo*. Analyse de divers paramètres mesurant le succès reproducteur de deux mâles territoriaux placés dans des conditions apparemment similaires sur les sites 1 et 2 de la zone de travail en 1987. Le succès reproducteur (exprimé en fonction du nombre de pontes fécondées par heure d'observation) ne diffère pas de façon significative par test t de Student. Le nombre de visites de femelles et le nombre de pontes fécondées par femelle diffèrent significativement.

PARAMETRES	t	p	DDL
FEC/H	1.036	0.10 < P ≤ 0.375	405
FEM/H	- 2.085	0.01 < P ≤ 0.025	405
FEC/F	2.661	0.005 < P ≤ 0.01	493
TG/F	0.278	0.375 < P ≤ 0.40	493

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte.

TABLEAU 83 : *Thalassoma pavo*. Résultats de la mesure des divers paramètres utilisés pour caractériser les mâles et les territoires qu'ils défendent (celui qu'ils ont occupé le plus longtemps durant la saison de reproduction 1987, territoire 2 pour le mâle A, territoire 1 pour le mâle B et territoire 3 pour le mâle C).

PARAMETRES	A	B	C
TAILLE	140	127	110
INT. PARADE	66.5 ± 12.1	42.6 ± 6.8	-
SURFACE	3300	3000	2500
PROFONDEUR	5.5 2.0	13.0	3.5
COURANT	50 %	50 %	25 %

TAILLE = longueur du mâle mesurée en Longueur Standard et exprimée en mm.
 INT. PARADE = temps pendant lequel un mâle parade une femelle non réceptive (en secondes).
 SURFACE = surface du territoire, exprimée en m².
 PROFONDEUR = profondeur moyenne du site de ponte des territoires 1 (mâle C) et 3 (mâle B) et des deux sites de pontes du territoire 2 (mâle A), exprimée en m.
 COURANT = pourcentage des « jours à courant » (effet sensible pour le plongeur) sur le total des jours d'observation.

TABLEAU 84 : *Thalassoma pavo*. Répartition des pontes effectuées par six femelles marquées entre les trois territoires. Les femelles semblent privilégier le territoire 2 (n = nombre total d'observations par femelle).

FEMELLES	TERRITOIRE 1	TERRITOIRE 2	TERRITOIRE 3	n
1	40.7 %	59.3 %	0 %	7
2	0 %	69.8 %	30.2 %	17
3	30.1 %	41.5 %	28.4 %	30
4	0 %	43.5 %	56.5 %	23
5	58.3 %	14.1 %	27.6 %	10
6	0 %	100 %	0 %	7
TOTAL	25 %	54.7 %	20.3 %	94

TABLEAU 85 : *Thalassoma pavo*. Divers paramètres analysant le succès reproducteur moyen des mâles territoriaux qui se sont succédés sur chacun des trois territoires en 1987 (moyenne ± 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

PARAMETRES	TERRITOIRE 1	TERRITOIRE 2	TERRITOIRE 3
FEC/H	1.5 ± 0.2 n = 153	2.8 ± 0.3 n = 175	1.8 ± 0.5 n = 58
FEM/H	3.4 ± 0.5 n = 153	8.4 ± 0.8 n = 175	9.2 ± 1.9 n = 58
FEC/F	0.5 ± 0.1 n = 87	0.4 ± 0.1 n = 269	0.3 ± 0.1 n = 123
TG/F	119.5 ± 21.6 n = 87	73.5 ± 13.5 n = 269	61.9 ± 10.9 n = 123

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte.

TABLEAU 86 : *Thalassoma pavo*. Analyse des divers paramètres utilisés pour mesurer le succès reproducteur des mâles territoriaux qui se sont succédés sur chacun des trois territoires (1 à 3) en 1987. Toutes les différences observées entre les territoires sont significatives par ANOVA, sauf le nombre de pontes fécondées par femelle (FEC/F).

PARAMETRES	1	2	3	F	p	DDL
FEC/H	1.5	2.8	1.8	6.16	0.0001 < P ≤ 0.005	153
FEM/H	3.4	8.4	9.2	13.776	P ≤ 0.0001	153
FEC/F	0.5	0.4	0.3	2.165	0.10 < P ≤ 0.25	478
TG/F	119.5	73.5	61.9	2.623	0.05 < P ≤ 0.10	478

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte.

TABLEAU 87 : *Thalassoma pavo*. Succès reproducteur des mâles territoriaux en 1987 exprimé en fonction du nombre de pontes fécondées par heure d'observation et en fonction des territoires que ces mâles ont occupés successivement (moyenne ± 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

FEC/H	MALE A	MALE B	MALE C
TERRITOIRE 1	1.9 ± 0.6 n = 40	1.6 ± 0.4 n = 69	1.1 ± 0.3 n = 44
TERRITOIRE 2	3.0 ± 0.3 n = 139	2.3 ± 0.5 n = 36	
TERRITOIRE 3		1.8 ± 0.5 n = 58	

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.

TABLEAU 88 : *Thalassoma pavo*. Succès reproducteur des mâles territoriaux en 1987 exprimé en fonction du nombre de visites de femelle par heure d'observation et en fonction des territoires que ces mâles ont occupés successivement (moyenne ± 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

FEM/H	MALE A	MALE B	MALE C
TERRITOIRE 1	4.7 ± 0.9 n = 40	3.4 ± 0.7 n = 69	2.6 ± 0.7 n = 44
TERRITOIRE 2	8.7 ± 0.9 n = 139	7.7 ± 1.9 n = 36	
TERRITOIRE 3		9.2 ± 1.9 n = 58	

FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.

TABLEAU 89 : *Thalassoma pavo*. Succès reproducteur des mâles territoriaux en 1987 exprimé en fonction du nombre de pontes fécondées par femelle et en fonction des territoires que ces mâles ont occupés successivement (moyenne ± 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

FEC/F	MALE A	MALE B	MALE C
TERRITOIRE 1	0.7 ± 0.1 n = 18	0.5 ± 0.1 n = 37	0.5 ± 0.1 n = 32
TERRITOIRE 2	0.4 ± 0.1 n = 195	0.3 ± 0.1 n = 74	
TERRITOIRE 3		0.3 ± 0.1 n = 123	

FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.

TABLEAU 90 : *Thalassoma pavo*. Succès reproducteur des mâles territoriaux en 1987 exprimé en fonction du temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte et en fonction des territoires que ces mâles ont occupés successivement (moyenne \pm 1 erreur standard, n = nombre de mesures).

TG/F	MALE A	MALE B	MALE C
TERRITOIRE 1	76.6 \pm 31.4 n = 18	90.6 \pm 14.9 n = 37	230.8 \pm 49.5 n = 32
TERRITOIRE 2	82.5 \pm 14.7 n = 195	19.3 \pm 3.7 n = 74	
TERRITOIRE 3		61.9 \pm 10.9 n = 123	
TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte.			

TABLEAU 91 : *Thalassoma pavo*. Analyse de divers paramètres mesurant le succès reproducteur du mâle territorial B en fonction des territoires que celui-ci a successivement occupés en 1987 (T 1 à 3) (ANOVA). Les différences de succès reproducteur (exprimé en fonction du nombre de pontes fécondées par heure d'observation) observées entre les territoires n'atteignent pas le seuil significatif. Les paramètres annexes varient significativement d'un territoire à l'autre sauf le nombre de pontes fécondées par femelle.

PARAMETRES	T 1	T 2	T 3	F	p	DDL
FEC/H	1.6	2.3	1.8	0.473	p > 0.25	162
FEM/H	3.4	7.7	9.2	4.433	0.01 < p \leq 0.025	162
FEC/F	0.5	0.3	0.3	0.677	p > 0.25	233
TG/F	90.6	19.3	61.9	4.903	0.01 < p \leq 0.025	233
FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation. FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation. FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle. TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte.						

TABLEAU 92 : *Thalassoma pavo*. Analyse de divers paramètres mesurant le succès reproducteur du mâle territorial A en fonction des territoires que celui-ci a successivement occupés en 1987 (T1 et T2) (test t de Student). Les différences de succès reproducteur (exprimé en fonction du nombre de pontes fécondées par heure d'observation) observées entre les territoires sont significatives. Les paramètres annexes varient significativement d'un territoire à l'autre sauf le temps pendant lequel le mâle parade avant d'obtenir une ponte.

PARAMETRES	T 1	T 2	t	p	DDL
FEC/H	1.9	3.0	- 1.726	0.025 < p \leq 0.05	178
FEM/H	4.7	8.7	- 2.312	0.01 < p \leq 0.025	178
FEC/F	0.7	0.4	1.899	0.025 < p \leq 0.05	212
TG/F	76.6	82.5	- 0.183	p \geq 0.40	212
FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation. FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation. FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle. TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte.					

TABLEAU 93 : *Thalassoma pavo*. Analyse des divers paramètres utilisés pour mesurer le succès reproducteur des mâles territoriaux A, B et C sur le territoire 1 qu'ils ont occupé l'un après l'autre. Toutes les différences observées entre les mâles sont non significatives par ANOVA sauf le temps de parade du mâle C, nettement plus élevé que celui des deux autres mâles.

PARAMETRES	A 1	B 1	C 1	F	p	DDL
FEC/H	1.9	1.6	1.1	0.816	p > 0.25	152
FEM/H	4.7	3.4	2.6	1.568	0.10 < p \leq 0.25	152
FEC/F	0.5	0.7	0.5	0.96	p > 0.25	86
TG/F	90.6	76.6	230.8	7.437	0.005 < p \leq 0.01	86
FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation. FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation. FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle. TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte.						

TABLEAU 94 : *Thalassoma pavo*. Analyse des divers paramètres utilisés pour mesurer le succès reproducteur des mâles territoriaux A et B sur le territoire 2 qu'ils ont occupé l'un après l'autre. Toutes les différences observées entre les mâles sont non significatives par test t de Student sauf le temps de parade de A qui est plus élevé que celui de B.

PARAMETRES	A 2	B 2	t	p	DDL
FEC/H	3.0	2.3	- 1.211	0.10 < p ≤ 0.375	175
FEM/H	6.0	8.7	0.544	0.10 < p ≤ 0.375	175
FEC/F	0.3	0.4	0.814	0.10 < p ≤ 0.375	268
TG/F	82.5	20.0	5.47	p ≤ 0.0005	268

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte.

TABLEAU 95 : *Thalassoma pavo*. Analyse des divers paramètres utilisés pour mesurer simultanément le succès reproducteur des mâles territoriaux A, B et C sur les territoires qu'ils ont occupés le plus longtemps : territoire 2 pour le mâle A (A2), territoire 3 pour le mâle B (B3) et territoire 1 pour le mâle C (C1). Toutes les différences observées entre les mâles sont significatives sauf le nombre de pontes fécondées par femelle (ANOVA).

PARAMETRES	A 2	B 3	C 1	F	p	DDL
FEC/H	3.0	1.8	1.1	6.699	0.0001 < p ≤ 0.005	221
FEM/H	8.7	9.2	2.6	7.403	0.0001 < p ≤ 0.005	221
FEC/F	0.4	0.3	0.5	1.036	p > 0.25	268
TG/F	82.5	69.9	230.8	10.882	0.0001 < p ≤ 0.005	268

FEC/H = nombre de pontes fécondées par les mâles par heure d'observation.
 FEM/H = nombre de femelles paradées par les mâles par heure d'observation.
 FEC/F = nombre de pontes fécondées par les mâles par femelle.
 TG/F = temps pendant lequel les mâles paradent avant d'obtenir une ponte.

Glossaire⁽¹⁾

AIRE DE REPOS NOCTURNE : Zone géographique à l'intérieur de laquelle un poisson sédentaire retourne tous les soirs pour passer la nuit (cas particulier du *home range**).

ARENE DE REPRODUCTION (LEK) : Les mâles sont territoriaux seulement au moment de la période d'activité sexuelle. A ce moment, ils forment des « agrégations » de petits territoires sur des sites précis que les femelles viennent visiter.

DIANDRIE (DIANDRY) : une même population contient des mâles primaires* et des mâles secondaires*.

DICHROMATISME (DICHROMATISM) : certains mâles (mâles terminaux*) ont un patron de coloration différent de celui des autres mâles et des femelles (individus initiaux*).

DICHROMATISME NON PERMANENT ou TEMPORAIRE : les mâles terminaux* peuvent revenir au patron de coloration initial*.

DICHROMATISME PERMANENT : les mâles terminaux* ne peuvent pas revenir au patron de coloration initial*.

FECONDATION PARASITE (STREAKING) : action d'un mâle qui s'associe à une ponte en couple* pour tenter de féconder une partie des œufs de la femelle du couple.

FECONDATION VOLEE (SNEAKING) : un mâle non territorial parade avec une femelle et féconde ses œufs dans le territoire d'un mâle territorial.

GONOCHORISME (GONOCHORISM) :

relatif à des individus qui n'ont pas la faculté de changer de sexe ou une espèce qui n'est pas hermaphrodite.

HAREM (HAREM) : mâle ayant un territoire permanent* et y maintenant un groupe de femelles qui ne pondent qu'avec lui.

HERMAPHRODISME PROTANDRE (PROTANDROUS HERMAPHRODITISM) : mâle qui change de sexe pour devenir une femelle.

HERMAPHRODISME PROTOGYNE (PROTOGYNOUS HERMAPHRODITISM) : femelle qui change de sexe pour devenir un mâle.

⁽¹⁾ La plupart des définitions sont reprises de LEJEUNE (1985) et suivent la mise au point terminologique concernant la biologie de la reproduction des Labroides de WARNER et ROBERTSON (1978). L'expression anglo-saxonne se trouve entre parenthèses après l'expression francophone.

HERMAPHRODISME PROTOGYNE STRICT : voir protogynie stricte.

HOME RANGE : zone géographique à l'intérieur de laquelle se maintient un poisson sédentaire

INDIVIDU INITIAL : voir phase initiale.

INDIVIDU TERMINAL : voir phase terminale.

INDIVIDU INTERMEDIAIRE : individu en train de changer de sexe.

LONGUEUR STANDARD (*STANDARD LENGTH*) : taille d'un poisson mesurée du bout des lèvres à la dernière vertèbre (celle qui soutient les os hypuraux) (LS).

LONGUEUR TOTALE (*TOTAL LENGTH*) : taille d'un poisson mesurée du bout des lèvres au bout de la queue (LT).

MALE INITIAL (*INITIAL PHASE MALE*) : mâle appartenant à la phase initiale*.

MALE PARASITE (*STREAKER*) : mâle effectuant des fécondations parasites*.

MALE PRIMAIRE (*PRIMARY MALE*) : mâle ne provenant pas de l'inversion sexuelle d'une femelle, mais né comme tel.

MALE SATELLITE (*SATELLITE MALE*) : mâle non nidificateur qui reste à proximité du même nid pendant toute la phase d'activité sexuelle du mâle nidificateur (*Symphodus* nidificateurs), ou mâle non territorial qui reste plus ou moins longtemps dans le territoire d'un mâle territorial (p.ex. toute la saison de reproduction).

MALE SECONDAIRE (*SECONDARY MALE*) : mâle provenant de l'inversion sexuelle d'une femelle.

MALE TERMINAL (*TERMINAL PHASE MALE*) : mâle appartenant à la phase terminale*.

MODE D'APPARIEMENT : voir système d'appariement.

PARASITAGE : voir fécondation parasite.

PARASITER : voir fécondation parasite.

POPULATION : ensemble limité d'« individus », d'unités de même espèce trouvés ensemble, sur lesquels on fait des statistiques.

SYSTEME D'APPARIEMENT (*MATING SYSTEM*) : ensemble des relations sociales qui président à la rencontre des sexes pour la reproduction.

PHASE INITIALE (*INITIAL PHASE*) : patron de coloration caractéristique des jeunes adultes mâles et des femelles chez une espèce dichromatique*.

PHASE TERMINALE (*TERMINAL PHASE*) : patron de coloration caractéristique des grands mâles chez une espèce dichromatique*.

PONTE EN COUPLE (*PAIR SPAWNING*) : un seul mâle pond avec une seule femelle.

PROTOGYNIE : voir hermaphrodisme protogynie.

PROTOGYNIE STRICTE : tous les mâles de la population ou de l'espèce sont des mâles secondaires*.

SUCCES REPRODUCTEUR ou D'APPARIEMENT (*MATING SUCCESS*) : pour les espèces à fécondation externe, nombre de pontes fécondées par un mâle, ou déposées par une femelle, abstraction faite de phénomènes de sélection naturelle tels que la prédation ou l'abondance de ressources nutritives.

TERRITOIRE PERMANENT : territoire maintenu toute la journée pendant toute la période de reproduction.

Bibliographie

- ALATALO, R.V., CARLSON, A. et LUNDBERG, A. (1988). — The search cost in mate choice of the pied flycatcher. *Anim. Behav.*, **36**, 289-291.
- ALBONETTI, M.E. et D'UDINE, B. (1986). — Social experience occurring during adult life : its effects on sociosexual olfactory preferences in inbred mice, *Mus musculus*. *Anim. Behav.*, **34**, 1844-1847.
- ARAK, A. (1983). — Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. *In* : Mate Choice, Ed. P. Bateson, Cambridge University Press, 181-210.
- ARNOLD, S.J. (1976). — Sexual behaviour, sexual interference, and sexual defense in the salamanders *Ambystoma maculatum*, *A. tigrinum*, and *Plethodon jordani*. *Z. Tierpsychol.*, **42**, 247-300.
- ARNOLD, S.J. (1983). — Sexual selection: the interface of theory and empiricism. *In* : Mate Choice, Ed. P. Bateson, Cambridge University Press, 67-108.
- ARNOLD, S.J. (1985). — Quantitative genetic models of sexual selection. *Experientia*, **41**, 1296-1310.
- ARNOLD, S.J. et WADE, M.J. (1984 a). — On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution*, **38**, (4), 709-719.
- ARNOLD, S.J. et WADE, M.J. (1984 b). — On the measurement of natural and sexual selection : applications. *Evolution*, **38**, (4), 720-734.
- BARLOW, G.W. (1981). — Pattern of parental investment, dispersal, and size among coral reef fishes. *Env. Biol. Fish.*, **6**, (1), 65-85.
- BATEMAN, A.J. (1948). — Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, **2**, 349-368.
- BAUCHOT, M.L. et PRAS, A. (1980). — Guide des Poissons marins d'Europe. Ed. Delachaux et Niestlé, Lausanne-Paris, 427 p.
- BAY, D. (1978). — Etude *in situ* de la production primaire d'un herbier de posidonies (*Posidonia oceanica* (L.) Delile) de la baie de Calvi - Corse. Thèse de Doctorat, Université de Liège, 251 p.
- BAY, D. et LEJEUNE, P. (1987). — Les systèmes sociaux de type « harem » chez les poissons Labroïdes : comparaison de trois espèces d'origine tropicale atlantique. NOAA : Hydrolab 1984, Rapport final, sous presse.
- BAYLIS, J.R. (1981). — The evolution of parental care in fishes, with reference of Darwin's rule of male sexual selection. *Env. Biol. Fish.*, **6**, (2), 223-251.
- BEKOFF, M. et WELLS, M.C. (1982). — Behavioral ecology of coyotes: social organization, rearing patterns, space use, and resource defense. *Z. Tierpsychol.*, **60**, 281-305.
- BELL, G. (1978). — The handicap principle in sexual selection. *Evolution*, **32**, (4), 872-885.
- BOAKE, C.R.B. (1986). — A method for testing adaptative hypotheses of mate choice. *Am. Nat.*, **127**, (5), 654-666.

- BORGIA, G. et GORE, M.A. (1986). — Feather stealing in the satin bowerbird (*Ptilonorhynchus violaceus*): male competition and the quality of display. *Anim. Behav.*, **34**, 727-738.
- BRADBURY, J.W. et GIBSON, R.M. (1983). — Leks and mate choice. *In*: Mate Choice, Ed. P. Bateson, Cambridge University Press, 109-140.
- BROCKMANN, H.J. et DAWKINS, R. (1979). — Joint nesting in a digger wasp as an evolutionarily stable preadaptation to social life. *Behaviour*, **71**, 203-245.
- BROCKMANN, H.J., GRAFEN, A. et DAWKINS, R. (1979). — Evolutionarily stable nesting strategy in a digger wasp. *J. Theor. Biol.*, **77**, 473-496.
- BROWN, L. (1978). — Polygamy, female choice and the mottled sculpin, *Cottus bairdi*. Ph.D. thesis, Ohio State University.
- BROWN, L. (1981). — Patterns of female choice in mottled sculpins (*Cottidae*, *Teleostei*). *Anim. Behav.*, **29**, 375-382.
- BROWN, L. et DOWNHOWER, J.F. (1983). — Constraints on female choice in the mottled sculpin. *Social Behavior of Female Vertebrates*, **3**, 39-54.
- CADE, W. (1979). — The evolution of alternative male strategies in the field crickets. *In*: Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects, Eds M. Blum et N.A. Blum, Academic Press, London, 343-379.
- CALDECOTT, J.O. (1986). — Mating patterns, societies, and the ecogeography of macaques. *Anim. Behav.*, **34**, 208-220.
- CARAVELO, H.E. et CAMERON, G.N. (1987). — The effect of sexual selection on the foraging behaviour of the Gulf Coast fiddler crab, *Uca panacea*. *Anim. Behav.*, **35**, 1864-1874.
- CASIMIR, V.M. (1969). — Zum Verhalten des Putzerfisches *Symphodus melanocercus* (RISSO). *Z. Tierpsychol.*, **26**, 225-229.
- CHARNOV, E.L. (1982). — The Theory of Sex Allocation. Princeton Univ. Press.
- CLUTTON-BROCK, T.H., ALBON, S.D. et GUINNESS, F.E. (1984). — Maternal dominance, breeding success, and birth sex ratios in red deer. *Nature*, **308**, 358-360.
- COATES, D. (1982). — Some observation on the sexuality of humbug damselfish, *Dascillus aruanus* (*Pisces*, *Pomacentridae*) in the field. *Z. Tierpsychol.*, **59**, 7-18.
- DARWIN, C. (1859). — The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London.
- DARWIN, C. (1871). — The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. John Murray, London.
- DE BOER, B.A. (1981). — Influence on population density on the territorial, courting, and spawning behaviour of male *Chromis cyanea* (*Pomacentridae*). *Behaviour*, **77**, 99-120.
- DE CARAFFA, T. (1929). — Les Poissons de Mer et la Pêche sur les Côtes de la Corse. Laffitte Reprints (1980), Marseille, 336 p.
- DOWNHOWER, J.F. et BROWN, L. (1980). — Mate preferences of female mottled sculpins, *Cottus bairdi*. *Anim. Behav.*, **28**, 728-734.
- DOWNHOWER, J.F. et BROWN, L. (1983). — Mad river sculpins: just another fish story? *Am. Biol. Teacher*, **45**, (6), 320-324.
- DOWNHOWER, J.F. et YOST, R.J. (1977). — The significance of male parental care in the mottled sculpin, *Cottus bairdi*. *Am. Zool.*, **17**, 936 (Abstract).
- DUNBAR, R.I.M. (1983). — Life history tactics and alternative strategies of reproduction. *In*: Mate Choice, Ed. P. Bateson, Cambridge University Press, 423-434.
- EMLEN, S.T. et ORING, L.W. (1977). — Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, (4300), 215-223.
- FIEDLER, K. (1964). — Verhaltensstudien an lippfischen des gattung *Crenilabrus* (*Labridae*, *Perciformes*). *Z. Tierpsychol.*, **21**, (5), 521-591.
- FISCHER, E.A. (1980). — The relationship between mating system and simultaneous hermaphroditism in the coral reef fish *Hypoplectrus nigricans* (*Serranidae*). *Anim. Behav.*, **28**, 620-633.
- FISHER, R.A. (1930). — The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford.
- FISHER, R.A. (1958). — The Genetical Theory of Natural Selection. Dover, New York.

- FISHER, R.A. et YATES, F. (1974). — Statistical Tables for Biological, Medical and Agricultural Research, 6th ed. Longman, London.
- FRICKE, H. (1975). — Evolution of social systems through site attachment in fish. *Z. Tierpsychol.*, **39**, 206-210.
- FRICKE, H.W. (1983). — Social control of sex : field experiments with the anemonefish *Amphiprion bicinctus*. *Z. Tierpsychol.*, **61**, 71-77.
- GHISELIN, M.T. (1969). — The evolution of hermaphroditism among animals. *Quart. Rev. Biol.*, **44**, 189-208.
- GHISELIN, M.T. (1974). — The Economy of Nature and the Evolution of Sex. Univ. of California Press.
- GOODMAN, D. (1982). — Optimal life histories, optimal notation, and the value of reproductive value. *Am. Nat.*, **111**, 803-823.
- GROSS, M.R. (1979). — Cuckoldry in sunfishes (*Lepomis : Centrarchidae*). *Can. J. Zool.*, **57**, 1507-1509.
- GROSS, M.R. (1982). — Sneakers, satellites, and parentals : polymorphic mating strategies in North-American sunfishes. *Z. Tierpsychol.*, **60**, 1-26.
- HALLIDAY, T.R. (1983). — The study of mate choice. In : Mate Choice, Ed. P. Bateson, Cambridge University Press, 3-32.
- HAMILTON, W.D. (1964). — The genetical theory of social behaviour. *J. Theor. Biol.*, **7**, 1-52.
- HASTINGS, P.A. (1988). — Female choice and male reproductive success in the angel blenny, *Corraliozetus angelica* (Teleostei : Chaenopsidae). *Anim. Behav.*, **36**, 115-124.
- HELAS, Th. (1981). — Les patrons de coloration dans la reproduction des Crénilabres méditerranéens. Mémoire de Licence, Université de Liège, 70 p.
- HELAS, Th., MICHEL, Ch., LEJEUNE, P. et VOSS, J. (1982). — *Symphodus (Crenilabrus) tinca*. *Rev. fr. Aquariol.*, **9**, 37-40.
- HEYMER, A. (1972). — Ethologische Freiwasserbeobachtungen an Putzsymbiosen im Mittelmeer. *Rev. comp. Animal.*, **6**, 17-24.
- HOFFMAN, S.G. (1980). — Sex-related social, mating, and foraging behavior in some sequentially hermaphroditic reef fishes. Ph.D. diss., Univ. of California, Santa Barbara.
- HOFFMAN, S.G. (1983). — Sex-related foraging behavior in sequentially hermaphroditic hogfishes (*Bodianus spp.*). *Ecology*, **64**, 798-808.
- HOGAN-WARBURG, A.J. (1966). — Social behaviour of the ruff, *Philomachus pugnax* (L.). *Ardea*, **54**, 109-229.
- HOWARD, R.D. (1978). — The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbiana*. *Evolution*, **32**, 850-871.
- JANETOS, A.C. (1980). — Strategies of female mate choice : a theoretical analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **7**, 107-112.
- JOHNSGARD, P.A. (1978). — Ducks, geese and swans of the world. University of Nebraska Press, Lincoln.
- JONES, G.P. (1980). — Contribution to the biology of the redbanded perch *Ellerkeldia huntii* (Hector), with a discussion on hermaphroditism. *J. Fish Biol.*, **17**, 197-207.
- JONES, G.P. (1981). — Spawning-site choice by female *Pseudolabrus celidotus* (Pisces : Labridae) and its influence on the mating system. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **8**, 129-142.
- JONES, G.P. et THOMPSON, S.M. (1980). — Social inhibition of maturation in females of the temperate wrasse *Pseudolabrus celidotus* and a comparison with the blennioid *Tripterygion varium*. *Mar. Biol.*, **59**, 247-256.
- KEENLEYSIDE, M.H. (1972). — Intraspecific intrusions into nests of spawning longear sunfish (Pisces : Centrarchidae). *Copeia*, **1972**, 272-278.
- KEENLEYSIDE, M.H.A., RANGELEY, R.W. et KUPPERS, B.V. (1985). — Female mate choice and male parental defense behaviour in the cichlid fish : *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Can. J. Zool.*, **63**, (11), 2489-2493.

- KREBS, J.R. et DAVIES, N.B. (1981). — An Introduction to Behavioural Ecology. Sinauer Associates, Inc., 292 p.
- LATIMER, W. et SIPPEL, M. (1987). — Acoustic cues for female choice and male competition in *Tettigonia cantans*. *Anim. Behav.*, **35**, 887-900.
- LANDE, R. (1980). — Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution*, **34**, (2), 292-305.
- LANDE, R. (1981). — Model of speciation by sexual selection of polygenic traits. *Proc. of the Nat. Acad. of Sc. U.S.A.*, **78**, 3721-3725.
- LE BOEUF, B.J. (1974). — Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *Amer. Zool.*, **14**, 163-176.
- LEE, J.D. et LEE, T.D. (1982). — Statistics and Numerical Methods in BASIC for Biologists. Ed. Van Nostrand Reinhold Co., Ltd., London, 267 p.
- LEIGH, E.G., Jr., CHARNOV, E.L. et WARNER, R.R. (1976). — Sex ratio, sex change, and natural selection. *PNAS*, **73**, 3656-3660.
- LEJEUNE, P. (1978). — Etude *in situ* des comportements du *Symphodus (Crenilabrus) melanocercus* (Risso 1810). Mémoire de Licence, Université de Liège, 70 p.
- LEJEUNE, P. (1985). — Etude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridés méditerranéens des genres *Symphodus* RAFFINESQUE, 1810, et *Coris* LACEPEDE, 1802. *Cah. Ethol. Appl.*, **5**, (2), 208 p.
- LEJEUNE, P. (1987). — The effect of local stock density on social behavior and sex change in the Mediterranean labrid *Coris julis*. *Environ. Biol. Fishes*, **18**, (2), 135-141.
- LEJEUNE, P. et VOSS, J. (1979). — *Symphodus (Crenilabrus) melanocercus* (RISSO 1810). *Rev. fr. Aquariol.*, **6**, 30-32.
- LEJEUNE, P. et VOSS, J. (1980). — Observation *in situ* des comportements agonistiques territoriaux et reproducteurs du poisson nettoyeur méditerranéen *Symphodus (Crenilabrus) melanocercus* (RISSO 1810). *Ann. Inst. Océanogr.*, **56**, 5-12.
- LENNINGTON, S. (1980). — Female choice and polygyny in redwinged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Anim. Behav.*, **28**, 347-361.
- LIGHTBODY, J.P. (1986). — Female settling patterns and polygyny in the yellow-headed blackbird (*Xanthocephalus xanthocephalus*). Ph.D. thesis, Carleton University, Ottawa.
- LIGHTBODY, J.P. et WEATHERHEAD, P.J. (1987). — Polygyny in the yellow-headed blackbird : female choice versus male competition. *Anim. Behav.*, **35**, 1670-1684.
- LIGHTBODY, J.P. et WEATHERHEAD, P.J. (sous presse). — Female settling patterns and polygyny : tests of a neutral mate choice hypothesis. *Am. Nat.*
- LOSEY, G.S. Jr., STANTON, F.G., TELECKY, T.M., TYLER, W.A. III., and the Zoology 691 Graduate Seminar Class (1986). — Copying others, an evolutionarily stable strategy for mate choice : a model. *Am. Nat.*, **128**, 653-664.
- LYTHGOE, J. et LYTHGOE, G. (1976). — Vissen van de Europese Kustwateren en de Middellandse Zee. Ed. Moussault's Uitgeverij bv, Baarn, 335 p.
- MARCONATTO, A. et BISAZZA, A. (1986). — Males whose nests contain eggs are preferred by female *Cottus gobio* L. (*Pisces, Cottidae*). *Anim. Behav.*, **34**, 1580-1582.
- MAURIN, Cl. (1969). — Exposé sur la systématique des poissons. Institut des Pêches maritimes, laboratoire de Sète, 171 p.
- MAYNARD SMITH, J. (1974). — The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. Theor. Biol.*, **47**, 209-221.
- MAYNARD SMITH, J. (1976). — Evolution and the theory of games. *Amer. Sci.*, **64**, 41-45.
- MAYNARD SMITH, J. (1978). — The Evolution of Sex. Cambridge University Press, England.
- McKINNEY, F., DERRICKSON, S.R. et MINEAU, P. (1983). — Forced copulation in waterfowl. *Behaviour*, **86**, (3-4), 250-294.
- McPHAILL, J.D. (1969). — Predation and the evolution of a stickleback, *Gasterosteus*. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **26**, 3183-3208.

- MICHEL, Ch., HELAS, Th., DALIMIER, N. et VOSS, J. (1983). — Identification individuelle des poissons en milieu naturel sans recours au marquage. *Ann. Inst. Océanogr.*, **59**, (1), 57-64.
- MICHEL, Ch., HELAS, Th. et VOSS, J. (1982). — Le polymorphisme chez les Crénilabres méditerranéens du genre *Symphodus*. *Rev. fr. Aquariol.*, **9**, 23-24.
- MICHEL, Ch., LEJEUNE, P. et VOSS, J. (1987). — Biologie et comportement des Labridés européens. *Rev. fr. Aquariol.*, **1 et 2**, 1-80. ●
- MICHEL, Ch. et VOSS, J. (1988). — Communication au Colloque sur la Recherche Océanographique en Méditerranée, 17 mars 1988, Université de Liège.
- MOEHLMAN, P.D. (1979). — Jackal helpers and pup survival. *Nature*, London, **277**, 382-383.
- MOODIE, G.E.E. (1972). — Predation, natural selection, and adaptation in an unusual three-spined stickleback. *Heredity*, **28**, 155-167.
- MOORE, A.J. et MOORE, P.J. (1988). — Female strategy during mate choice : threshold assesment. *Evolution*, **42**, (2), 387-391.
- MYRBERG, A.A., Jr., MOHLER, M. et CATALA, J.D. (1986). — Sound production by males of a coral reef fish (*Pomacentrus partitus*) : its significance to females. *Anim. Behav.*, **34**, 913-923.
- O'DONALD, P. (1967). — A general model of sexual and natural selection. *Heredity*, **22**, 499-518.
- O'DONALD, P. (1977). — Theoretical aspects of sexual selection. *Theor. Popul. Biol.*, **12**, 298-334.
- O'DONALD, P. (1980). — Genetic Models of Sexual Selection. Cambridge University Press, Cambridge.
- O'DONALD, P. (1983). — Sexual selection by female choice. *In* : Mate Choice, Ed. P. Bateson, Cambridge University Press, 53-66.
- PARKER, G.A. (1983). — Mate quality and mating decision. *In* : Mate Choice, Ed. P. Bateson, Cambridge University Press, 141-166.
- PARTRIDGE, L. (1980). — Mate choice increases a component of offspring fitness in fruit flies. *Nature*, London, **283**, 290-291.
- PERRET, M. (1982). — Influence du groupement social sur la reproduction de la femelle de *Microcerebus murinus* (Miller, 1777). *Z. Tierpsychol.*, **60**, 47-65.
- PERRIL, S.A., GERHARDT, H.C. et DANIEL, R. (1978). — Sexual parasitism in the green tree frog, *Hyla cinerea*. *Science*, N.Y., **200**, 1179-1180.
- POTTS, G.W. (1968). — The ethology of *Crenilabrus melanocercus*, with notes on cleaning symbiosis. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48**, 279-293.
- QUIGNARD, J.P. (1966). — Recherches sur les *Labridae* (Poissons téléostéens perciformes) des côtes européennes - Systématique et biologie. *Naturalia Monspeliensia*, ser. Zoo., **V**, 7-247.
- REINBOTH, R. (1967). — Biandric teleost species. *Gen. Comp. Endocrinol.*, Abstracts, **9**, (3), 146.
- REINBOTH, R. (1970). — Intersexuality in fishes. *Mem. Soc. Endocr.*, **18**, 515-543.
- RIDET, J. et BAUCHOT, R. (1984). — L'olfaction chez les téléostéens. *Cybium*, **8**, (1), 15-25.
- RIDLEY, M. et RECHTEN, C. (1981). — Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs. *Behaviour*, **76**, 152-161.
- ROBERTSON, D.R. et HOFFMAN, S.G. (1977). — The role of female mate choice and predation in the mating systems of some tropical labroid fishes. *Z. Tierpsychol.*, **45**, 298-320.
- ROBERTSON, D.R. et WARNER, R.R. (1978). — Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean. II. The parrotfishes (*Scaridae*). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **255**, 1-26.
- ROBERTSON, D.R. (1981). — The social and mating system of two labrid fishes, *Halichoeres maculipinna* and *H. garnoti*, off the Caribbean coast of Panama. *Mar. Biol.*, **64**, 327-340.
- ROBERTSON, J.G. (1986). — Female choice, male strategies, and the role of vocalisations in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Anim. Behav.*, **34**, 773-784.
- ROSS, M.R. (1983). — The frequency of nest construction and satellite male behavior in the fallfish minnow. *Env. Biol. Fish.*, **9**, (1), 65-70.
- SCHAEFFER, S.W., BROWN, C.J. et ANDERSON, W.W. (1984). — Does mate choice affect fitness ? *Genetics*, **107**, 94.

- SCHWARZ, D. (1963). — Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Ed. Flammarion Médecine-Sciences, Paris, 318 p.
- SEMLER, D.E. (1971). — Some aspects of adaptation in a polymorphism for breeding colours in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *J. Zool. Lond.*, **165**, 291-302.
- SHAPIRO, L.E., AUSTIN, D., WARD, S.E. et DEWSBURY, D.A. (1986). — Familiarity and female mate choice in two species of voles (*Microtus ochrogaster* and *Microtus montanus*). *Anim. Behav.*, **34**, 90-97.
- SIMMONS, L.W. (1986 a). — Inter-male competition and mating success in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer). *Anim. Behav.*, **34**, 567-579.
- SIMMONS, L.W. (1986 b). — Female choice in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer). *Anim. Behav.*, **34**, 1463-1470.
- SOLJAN, T. (1930 a). — Die Fortpflanzung und das Wachstum von *Crenilabrus ocellatus* Forsk, einem lippfisch des Mittelmeeres. *Z. Wiss. Zool.*, **137**, 150-174.
- SOLJAN, T. (1930 b). — Nestbau eines adriatischen lippfisches (*Crenilabrus ocellatus* Forsk). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **17**, 145-153.
- STEELE, R.H. (1986). — Courtship feeding in *Drosophila subobscura*. II. Courtship feeding by males influences female mate choice. *Anim. Behav.*, **34**, 1099-1108.
- SULLIVAN, B.K. (1982). — Sexual selection in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). I. Chorus organization. *Anim. Behav.*, **30**, 680-686.
- SULLIVAN, B.K. (1983). — Sexual selection in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). II. Female choice. *Anim. Behav.*, **31**, 1011-1017.
- SULLIVAN, B.K. (1987). — Sexual selection in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). I. Seasonal variation in male mating success. *Anim. Behav.*, **35**, 912-919.
- TABORSKY, M. et LIMBERGER, D. (1981). — Helpers in fish. *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, **8**, 143-145.
- TABORSKY, M., HUDDE, B. et WIRTZ, P. (1987). — Reproductive behaviour and ecology of *Symphodus (Crenilabrus) ocellatus*, a European wrasse with four types of male behaviour. *Behaviour*, **100**, 82-117.
- THOMPSON, S. (1986). — Male spawning success and female choice in the mottled triplefin, *Fosterygion varium* (Pisces : Tripterygiidae). *Anim. Behav.*, **34**, 580-589.
- THORNHILL, R. (1980). — Mate choice in *Hylobittacus apicalis* (Insecta : Mecoptera) and its relation to some models of female choice. *Evolution*, **34**, (3), 519-538.
- THRESHER, R.E. (1979). — Social behavior and ecology of 2 sympatric wrasses Labridae *Halichoeres* spp. off the coasts of Florida, U.S.A. *Mar. Biol.*, **53**, (2), 161-172.
- TRAIL, P.W. (1984). — The lek mating system of the Guianan cock-of-the-rock : a field study of sexual selection. Ph.D. diss. Cornell University, Ithaca, N.Y.
- TRIVERS, R.L. (1972). — Parental investment and sexual selection. *In* : Sexual Selection and the Descent of Man, Ed. B. Campbell, Aldine, Chicago, 139-179.
- TURNER, G. (1986). — Teleost mating : systems and strategies. *In* : The Behaviour of Teleost Fishes, Ed. T.J. Pritcher, 253-274.
- VAN DEN BERGHE, E.P., WERNERUS, F.M. et WARNER, R.R. (1989). — Female choice and the mating cost of satellite males. *Anim. Behav.* (sous presse).
- VAN RIJN, J.G. (1973). — Behavioural dimorphism in male ruffs *Philomachus pugnax* (L.). *Behaviour*, **47**, 153-229.
- VON WAHLERT, G. et H. (1961). — Le comportement de nettoyage de *Crenilabrus melanocercus* (Labridae, Pisces) en Méditerranée. *Vie et Milieu*, **12**, (1), 1-9.
- VOSS, J. (1974). — A propos de quelques poissons de la Méditerranée : *Coris julis*. *Thalassoma pavo*. *Rev. fr. Aquariol.*, **3**, 77-80
- VOSS, J. (1976). — A propos de quelques poissons de la Méditerranée : *Symphodus (Cr.) melops*, *Symphodus (Cr.) ocellatus*. *Rev. fr. Aquariol.*, **3**, 93-98.
- VOSS, J. (1981). — L'étude du comportement des poissons : complémentarité de la recherche en aquarium et en plongée sous-marine. *Vie marine*, **3**, 103-112.

- WADE, M.J. et ARNOLD, S.J. (1980). — The intensity of sexual selection in relation to male sexual behaviour, female choice, and sperm precedence. *Anim. Behav.*, **28**, 446-461.
- WARNER, R.R. (1975). — The adaptative significance of sequential hermaphroditism in animal. *Amer. Natur.*, **106**, 61-82.
- WARNER, R.R. (1982). — Mating systems, sex change, and sexual demography in the rainbow wrasse, *Thalassoma lucasanum*. *Copeia*, 1982, 653-661.
- WARNER, R.R. (1984). — Mating behavior and hermaphroditism in coral reef fishes. *American Scientist*, **72**, 128-136.
- WARNER, R.R. (1985). — Alternative mating behaviors in a coral reef fish : a life-history analysis. *Proc. Fifth Int. Coral Reef Congress*, Tahiti, **4**, 145-150.
- WARNER, R.R. (1986). — The environmental correlates of female infidelity in a coral reef fish. In : *Indo-Pacific fish biology: Proceedings of the 2nd International Conference on Indo-Pacific Fishes*, Ed. T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi, K. Matsuura, Tokyo : Ichthyological Society of Japan, 803-810.
- WARNER, R.R. (1987). — Female choice of site vs mate in a coral reef fish, *Thalassoma bifasciatum*. *Anim. Behav.*, **35**, 1470-1478.
- WARNER, R.R. et HOFFMAN, S.G. (1980 a). — Population density and the economics of territorial defense in a coral reef fish. *Ecology*, **61**, 772-780.
- WARNER, R.R. et HOFFMAN, S.G. (1980 b). — Local population size as a determinant of a mating system and sexual composition in two tropical reef fishes *Thalassoma spp.*. *Evolution*, **34**, 508-518.
- WARNER, R.R. et LEJEUNE, P. (1985). — Sex change limited by paternal care : a test using four Mediterranean labrid fishes, genus *Symphodus*. *Mar. Biol.*, **87**, 89-99.
- WARNER, R.R. et ROBERTSON, D.R. (1978). — Sexual patterns in the labroid fishes of the Western Caribbean. I. The wrasses (*Labridae*). *Smithsonian Contribution to Zoology*, **254**, 1-27.
- WARNER, R.R., ROBERTSON, D.R. et LEIGH, E.G. (1975). — Sex change and sexual selection. *Science*, **190**, 633-638.
- WERNERUS, F.M. (1985). — Etude des paramètres orientant le choix du partenaire de reproduction chez *Symphodus melanocercus* (RISSO 1810) et *Symphodus ocellatus* (FORSKÅL 1775) Labridés méditerranéens. Mémoire de Licence, Université de Liège, 75 p.
- WERNERUS, F.M. (1988). — Note concernant le comportement reproducteur et social de *Thalassoma pavo*. *Rev. fr. Aquariol.*, **1**,
- WERNERUS, F.M., MICHEL, Ch. et VOSS, J. (1987). — Introduction à l'étude de la sélection sexuelle chez *Symphodus ocellatus* (FORSKÅL 1775) et *S. melanocercus* (RISSO 1810), poissons labridés méditerranéens. *Cahiers d'Ethologie Appliquée*, **7**, (2), 19-38.
- WERNERUS, F.M., LEJEUNE, P. et VAN DEN BERGHE, E.P. (1989). — Transfer of reproductive success among neighboring males in the Mediterranean labrid fish *Symphodus ocellatus*. *Biology of Behaviour*, (sous presse).
- WIRTZ, P. (1982). — Territory holders, satellite males and bachelor males in a high density population of waterbuck (*Kobus ellipsiprymnus*) and their associations with conspecifics. *Z. Tierpsychol.*, **58**, 277-300.
- WITTENBERGER, J.F. (1983). — Tactics of mate choice. In : *Mate Choice*, Ed. P. Bateson, Cambridge University Press, 435-448.
- ZAHAVI, A. (1975). — Mate selection - A selection for a handicap. *J. Theor. Biol.*, **53**, 205-214.
- ZAHAVI, A. (1977). — The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.*, **67**, 603-605.



Photo 9. *Symphodus ocellatus* : mâle territorial au-dessus de son nid.

(Photo Ch. MICHEL)

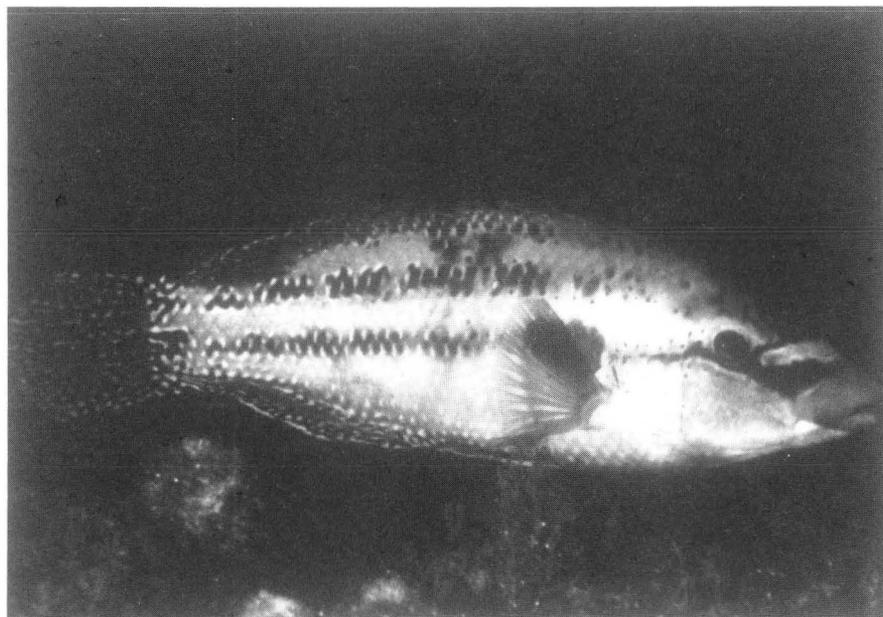


Photo 10. *Symphodus tinca* : mâle en parade territoriale.

(Photo J. VOSS)

Les **Cahiers d'Ethologie** sont publiés
par le **service d'Ethologie de l'Université de Liège**

Grâce à la fidélité de leurs **abonnés**

Avec l'aide financière

du service de la Recherche Scientifique de la Direction Générale
de l'Enseignement supérieur et de la Recherche Scientifique
du **Ministère de l'Education nationale,**

du service des Etudes et de la Recherche Scientifique
de la Direction Générale de l'Enseignement, de la Formation et de la Recherche
du **Ministère de la Communauté française,**

de la **Fondation Universitaire,**

et avec la collaboration

du personnel du Troisième Circuit de Travail n° 6339
du **Ministère du Travail**
près l'association Faune, Education, Ressources Naturelles FERN,
via le bureau de Liège de l'Office national de l'Emploi ONEM

Dessin de couverture : A.-M. MASSIN

