

OBSERVATION EN BAIE DE CALVI DU COMPORTEMENT SOCIAL
CHEZ *Symphodus (Crenilabrus) cinereus* (Bonnaterre 1788)
(Pisces : Labridae)

par

Ch. MICHEL et J. VOSS *

RESUME

Ce travail décrit le système social de *Symphodus (Crenilabrus) cinereus* (Poisson : Labridae) au cours de cycles de reproduction successifs observés en plongée à Calvi (Corse) de mars à juin 1981.

Après une redescription détaillée de l'éthogramme de l'espèce, on met en évidence quatre types d'activités comportementales (défense territoriale - construction du nid - parade et ponte - ventilation des oeufs), qui s'enchaînent en phases successives et se répètent au cours des cycles suivants.

La structure sociale de l'espèce résulte de deux phénomènes : d'une part, la territorialité des mâles nidificateurs qui se cantonnent sur les zones sableuses parsemant l'herbier; d'autre part, les déplacements des femelles et leur choix d'un mâle lorsqu'elles parcourent l'herbier à la recherche de partenaires de reproduction.

La population de *S. cinereus* comprend trois catégories de mâles (nidificateurs - non nidificateurs - satellites) et deux de femelles (reproductrices et non reproductrices). Le rôle exercé par les mâles satellites est comparé aux données recueillies chez d'autres labridés méditerranéens et tropicaux. Le problème du polymorphisme et des statuts sociaux et comportementaux différents est également discuté.

* Université de Liège, Service d'Ethologie et Psychologie Animale
(Prof. J.CI. RUWET);
Laboratoire de l'Aquarium "Dubuisson", Unité d'Ethologie marine.
22 Quai Van Beneden - B 4020 LIEGE.

SUMMARY

The social system of *Symphodus (Crenilabrus) cinereus* (Pisces : Labridae) has been studied during various reproduction cycles covering the breeding period from March to June 1981. This work must be considered as a part of a more general study about the relationships between adaptation to the environment, reproductive strategy and intraspecific communication in this family.

As a first step, a complete ethogram is reported in details.

The succession in phases of the four main behavioural activities (territorial defense - nest construction - courtship and spawning - fry ventilation) is emphasized.

The social structure of this species is the result of two intermingling phenomena : on the one hand, the territoriality of breeding males established on sandy patches in the sea grass beds; on the other hand, the choice of a partner by the moving females when they swim above the sea grass beds, searching for the males.

S. cinereus populations show three types of males (breeding - non breeding and satellites males) and two types of females (mature and immature). The significance of polymorphism and of different social categories and status is discussed.

A. INTRODUCTION

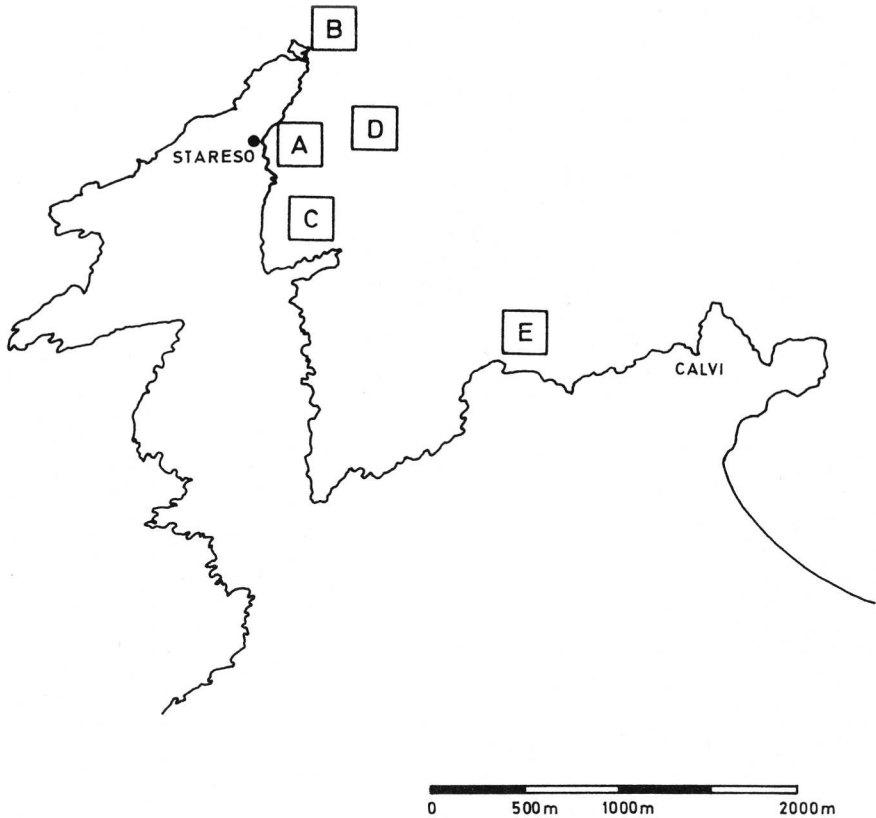
Avec KEENLYSIDE (1979) nous estimons que l'évolution concomitante des structures sociales et des moyens de communication est liée à la recherche de satisfaction des exigences élémentaires des individus, à savoir l'exploitation des ressources (abris et nourriture), la protection contre les prédateurs et les impératifs de la reproduction (accouplement et soins à la progéniture).

Dans sa lutte pour sa survie, chaque espèce développe ainsi plusieurs stratégies comportementales qui concourent constamment à donner à l'espèce une meilleure adaptation aux caractéristiques environnementales. Ceci semble impliquer que les moyens de communication intraspécifiques, qui régissent les relations entre congénères, soient étroitement liés aux particularités sociales; ces dernières étant elles-mêmes liées à l'utilisation du milieu.

Si l'étude des moyens de communication nécessite des travaux mixtes, en laboratoire et en milieu naturel, l'étude des structures sociales ne peut généralement être réalisée qu'en milieu naturel. L'étude du comportement social des poissons est, de ce fait, particulièrement malaisée. C'est cependant avec le triple objectif d'éclaircir les interrelations entre l'éco-éthologie, les aspects sociaux et les communications, que les chercheurs de l'Aquarium Universitaire "Dubuisson" ont entrepris l'étude des principales familles de poissons côtiers méditerranéens, en particulier les Labridés et les Serranidés (Travaux de VOSS, LEJEUNE, BOVEROUX, HELAS et MICHEL).

Nos travaux ont principalement été réalisés dans la baie de Calvi (Corse) au voisinage de la station Océanographique Stareso (42° 34' 42" N. ; 8° 43' 27" E.).

Fig. 1 : Carte générale



- | | | |
|----------------------|---|---|
| A : Stareso | : | 0 à -15 m (herbier et taches), |
| B : Pointe Revellata | : | -35 m (herbier et taches; éboulis jusqu'à -15m), |
| C : Ocelluccia | : | -12 m (tache de sable isolée), |
| D : Baie de Calvi | : | -38 m (limite inférieure de l'herbier; taches), |
| E : Bibliothèque | : | -30 m (herbier et taches; éboulis jusqu'à -27 m). |

(d'après la carte 4.860 de l'Institut Océanographique de Monaco)

La présente publication se veut un résumé de nos travaux sur l'évolution des relations sociales chez S. (C.) cinereus au cours de la saison de reproduction 1981; (de mars à juin).

L'espèce choisie nous semblait particulièrement intéressante pour plusieurs raisons :

- elle est bien représentée dans la baie de Calvi. Néanmoins, la densité de population est assez faible; ce qui permet des recensements localement précis et une reconnaissance individuelle des poissons étudiés;
- bien qu'inféodée au milieu particulier de l'herbier de Posidonies, l'espèce se reproduit dans les zones sableuses et les chenaux intermattes qui parsèment cet herbier. L'observation des poissons en reproduction est donc relativement aisée;
- comme la plupart des autres Crenilabrus, S. (C.) cinereus aménage une surface de ponte. Dans ce cas, cependant, le nid est particulièrement élaboré;
- l'espèce est relativement peu farouche. Ainsi, la meilleure distance d'observation n'excède pas deux mètres. A cette distance, le poisson est suffisamment visible et ne semble pas dérangé par la présence du plongeur.

B. MATERIEL ET METHODES

Nos observations ont été réalisées "in-situ", entre mars et juin 1981; elles ont nécessité plus de 200 heures de plongée, de 0 à 50 mètres.

Pour la récolte des informations en milieu subaquatique, nous avons fait appel à la plupart des techniques précédemment mises au point par le laboratoire de l'Aquarium :

1. Ecriture sous-marine : plaquette de PVC dépolie, sur laquelle il est aisé d'écrire à l'aide d'un crayon gras. Cette plaquette est munie d'un thermomètre et d'une règle graduée (mesure des dimensions des nids et des poissons).
2. Photographie sous-marine : nous avons utilisé un appareil 24x36 reflex Canon de type F-1, optique de 85 mm, placé sous boîtier Ikelite et muni d'un flash Vivitar 283, également sous boîtier Ikelite. Péllicules utilisées : Ektachrome 200 ASA et Agfapan 400 ASA.
3. Cinématographie sous-marine : au moyen d'une caméra S-8 étanche de marque Eumig "Nautica".
4. Magnétophone sous-marin : cette méthode s'est avérée la plus pratique; elle permet au plongeur de décrire ses observations de façon exacte, sans quitter les poissons des yeux. Ce matériel permet également de réaliser des analyses d'activités : il suffit pour cela d'enregistrer en continu durant une période déterminée le type d'activité auquel le poisson se livre et ce, durant le temps exact ou il s'y livre. Le dépouillement de ces enregistrements permet d'analyser de manière quantitative l'évolution du budget d'activité des poissons plusieurs jours de suite. Le matériel d'enregistrement utilisé comprend un magnétophone à cassette, placé dans un boîtier étanche relié

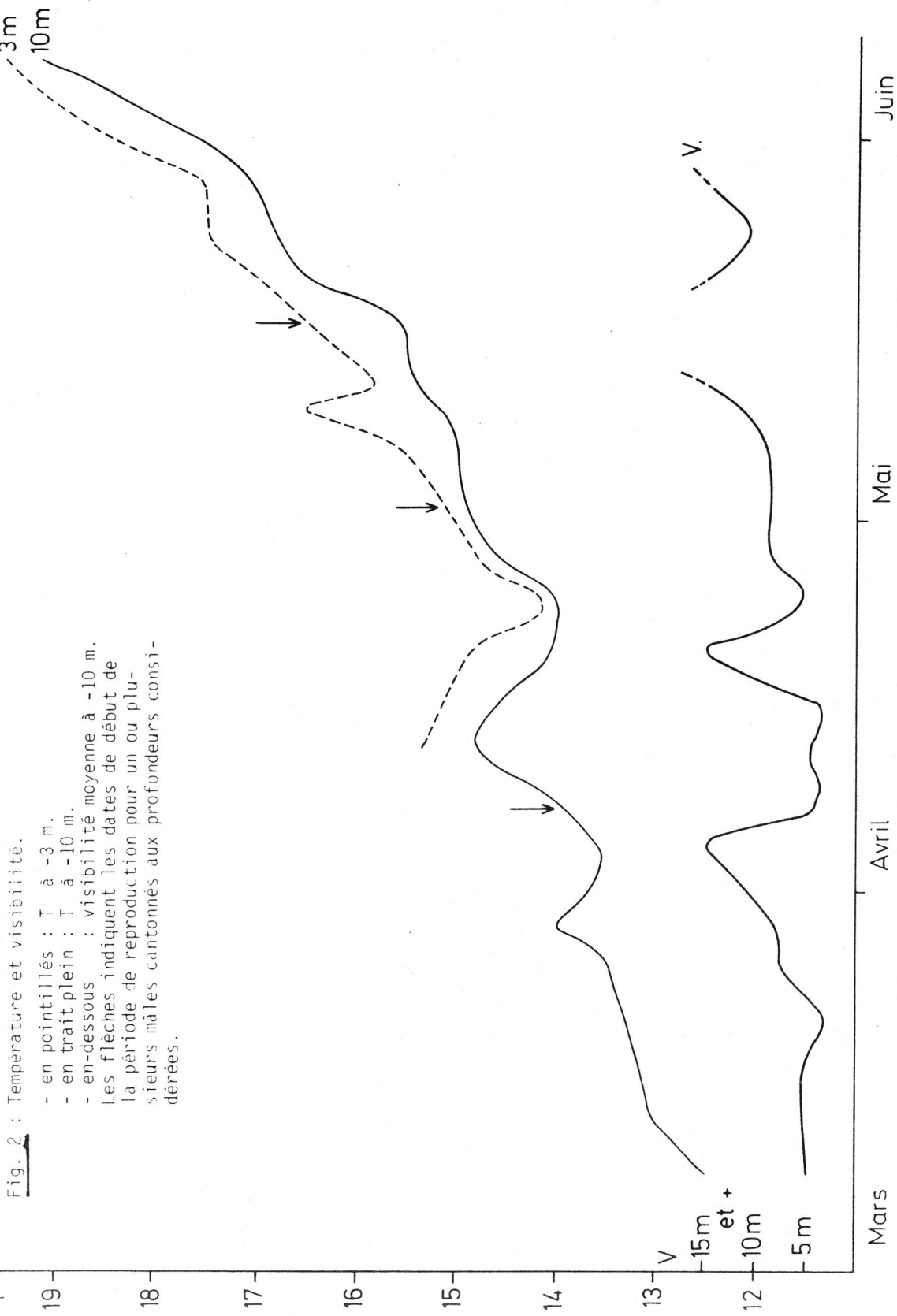


Fig. 2 : Température et visibilité.

- en pointillés : T à -3 m.
 - en trait plein : T à -10 m.
 - en-dessous : visibilité moyenne à -10 m.
- Les flèches indiquent les dates de début de la période de reproduction pour un ou plusieurs mâles cantonnés aux profondeurs considérées.

à un microphone "à conduction osseuse". Ce dernier est placé dans l'embout d'un détendeur.

En plus de ces méthodes déjà éprouvées, nous avons pu mettre au point diverses techniques moins courantes.

5. Reconnaissance individuelle des poissons : de façon à reconnaître individuellement les poissons sans recours aux méthodes traumatisantes de capture et de marquage, nous avons relevé la forme exacte de la tache bleue noirâtre caudale de chaque mâle étudié. Les variations individuelles sont telles que chaque poisson est caractérisé par la forme et les dimensions de sa tache caudale. La reconnaissance en plongée est aisée (MICHEL, HELAS, DALIMIER et VOSS, 1982).
6. Marquage des territoires : l'utilisation de petits flotteurs, déplacés par l'expérimentateur en fonction des déplacements des frontières interterritoriales s'est avéré très utile pour connaître l'évolution des dimensions territoriales des mâles nidificateurs.
7. Capture : la présentation d'un miroir déclenche chez le mâle des comportements agonistiques. Il est alors aisé de la recouvrir d'un récipient rigide en plastique transparent appliqué contre le fond.
8. Température : elles ont été relevées journalièrement à -10 m et à -3 m à l'aide de thermomètres de plongée ($P = 0,2^{\circ}\text{C}$) (voir Fig. 2).
9. Visibilité : la visibilité moyenne journalière a été évaluée à l'aide d'une "échelle de visibilité", constituée de flotteurs blancs équidistants de 5 m et disposés en ligne. Le nombre de flotteurs visibles à partir du point "0" détermine la visibilité (voir Fig. 2).

Dans les pages qui suivent, nous nous proposons de présenter nos observations et nos expérimentations en deux chapitres successifs :

- redescription de l'éthogramme, sur base de nos propres observations en milieu naturel,
- présentation du système social observé chez S. (C.) cinereus et de son évolution au cours de la période de reproduction.

C. ETHOGRAMME

1. Livrées :

La coloration de base est gris beige. Cependant, 2,5% des individus sont verts. Ces derniers appartiennent aux différentes catégories sociales décrites plus loin. Les similitudes de comportement et l'interfécondité (constatée par la reproduction croisée) nous font conclure à un phénomène de polymorphisme (polychromisme) (MICHEL, HELAS et VOSS, 1982).

Le mâle porte deux taches noires bleutées, la première est située sur la nageoire dorsale, l'autre couvre la partie inférieure du pédoncule caudal.

Chez la femelle, cette dernière tache est parfois visible mais de façon plus estompée.

Chez les deux sexes, on observe un masque facial brun sombre, souvent fort atténué.

La livrée de reproduction du mâle est rehaussée par la présence de liserés bleus aux nageoires et de lignes bleus sous la gorge; l'iris de l'oeil est alors rouge cuivre, veiné de vert. A ce moment, la femelle se distingue nettement par sa papille génitale noire hypertrophiée et par des macules sombres qu'elle porte sous la gorge.

Dans certains cas d'excitation intense et lorsqu'il est au nid, le mâle présente une livrée sombre très camouflante, constituée par la fusion de bandes transversales irrégulières.

La livrée d'apaisement est caractérisée par deux bandes longitudinales sombres, l'une parallèle à la ligne latérale et l'autre passant par le milieu du flanc. Cette livrée est utilisée aussi bien par le mâle que par la femelle.

Le poisson effrayé s'éclaircit et perd les bandes sombres longitudinales et transversales qu'il portait éventuellement.

En dehors de la période de reproduction (en automne et en hiver) les mâles et les femelles sont porteurs d'une même livrée caractéristique comportant des marbrures foncées, renforcées par la présence de points blancs nacrés, l'ensemble constituant une mosaïque extrêmement irrégulière. Cependant le "masque facial" reste très marqué.

2. Comportements généraux :

Il ne nous semble pas utile de redécrire les comportements généraux (nage, prise de nourriture, baïllement). Ceux-ci sont communs à tous les Crenilabrus et ont déjà fait l'objet de diverses descriptions (FIEDLER, 1964; LEJEUNE et VOSS, 1980).

S. (C.) cinereus passe la nuit dans l'herbier; seuls les mâles nidificateurs en phase de ventilation passent la nuit au nid.

Signalons encore les possibilités de nettoyage par les poissons nettoyeurs habituels : S. (C.) melanocercus et Coris julis. Il arrive également que les poissons se frottent directement sur les Posidonies.

3. Comportements agonistiques :

Chez le crénilabre cendré, les combats entre mâles territoriaux comprennent généralement quatre étapes successives d'importance croissante, correspondant à l'augmentation de la motivation : - l'écartement des nageoires - la parade latérale - des cercles ascensionnels accompagnés de coups de queue - une morsure (FIEDLER, 1966). Nous n'avons jamais observé de combat dépassant le stade de la parade latérale. A ce moment, le mâle inférieur prend la fuite ou arbore la livrée d'apaisement, en s'inclinant sur le côté.

Le mâle peut également poursuivre les autres individus : sa livrée s'éclaircit, il dresse la nageoire dorsale et poursuit l'intrus en tentant de le mordre. Il peut également attaquer certains poissons susceptibles de menacer le frai : S. (C.) ocellatus, S. (C.) tinca ♀, Coris julis, Gobius sp.

Le combat entre femelles se limite à une simple parade latérale, avec exhibition des papilles.

4. Comportements cycliques liés à la reproduction :

1°) Les 4 activités principales liées à la reproduction (défense du territoire - construction d'un nid - parade - ventilation du frai) sont observées de façon cyclique.

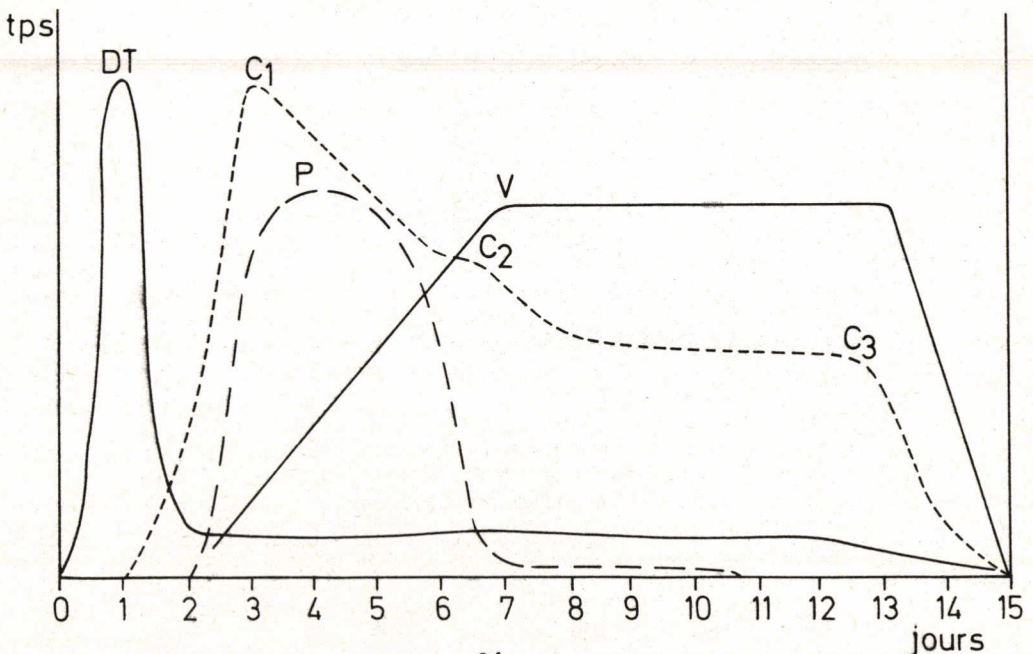
Nous avons ainsi pu mettre en évidence qu'au cours des trois mois de la période de reproduction, chaque mâle effectue plusieurs cycles, d'une durée moyenne de 14,7 jours. Ces cycles sont parfois séparés par de courts intervalles. Chaque cycle est constitué de plusieurs phases reprenant les différentes activités comportementales; ces différentes phases ne sont pas nettement tranchées et se chevauchent davantage qu'elles ne se succèdent. Nous pouvons représenter ces différentes phases sur la Fig. 3 qui présente, sur une durée moyenne de 15 jours, les temps relatifs consacrés par le mâle aux différentes activités. Les analyses d'activités réalisées fournissent des chiffres qui illustrent relativement bien ce graphé.

Fig. 3 : Composition en "phases" du cycle de reproduction.

Il représente le temps (tps) consacré par le poisson aux différentes activités liées à la reproduction. On constate que les différentes activités se chevauchent au long du cycle et ne constituent pas de véritables "phases" bien tranchées.

DT : défense du territoire
C : construction
P : parade et reproduction
V : ventilation

Note : Faute de données suffisantes, les ordonnées de ce graphé ont été choisies arbitrairement. Il n'en constitue pas moins un élément important pour la bonne compréhension du phénomène.



Le début plus ou moins précoce de la période annuelle de reproduction semble être fonction de la profondeur (ou d'un ou plusieurs facteurs qui y sont liés) : elle débute en mai à faible profondeur (-3 m), en avril à profondeur moyenne (-10 m) et est plus précoce encore en grande profondeur (jusqu'à -38m, limite inférieure de l'herbier).

Il semble que le principal facteur déterminant cette période soit la température. On constate en effet sur la Fig. 2 que dans chaque cas, le début de la reproduction du ou des mâles cantonnés aux profondeurs considérées coïncident avec une légère hausse suivie d'une baisse et d'une nouvelle hausse.

2°) Défense du territoire (DT)

Lorsqu'il s'est délimité un territoire - le plus souvent sans combats réels, étant donné la faible densité de population - le mâle l'inspecte en combinant ses allées et venues le long des frontières avec des passages aux endroits de nutrition et de prélèvements d'algues. Cette nage d'inspection s'effectue même en l'absence d'autres mâles.

3°) Construction du nid (C)

Elle débute par le creusement d'une légère dépression constitué d'une cuvette bordée d'un muret. Ensuite, le poisson enfonce des fragments d'algues et les entremêle (Fig. 4a). Ce coussin d'algues ainsi formé est principalement constitué de cystoseires, fortement épiphytées, que le mâle prélève sur les rochers avoisinants. Nous avons relevés les positions, profondeurs et orientations de tous les nids observés :

- la position du nid est aléatoire; le nid se trouve aussi bien au centre que sur les bords des petites zones sableuses. Dans le cas des grandes plages, les mâles se cantonnent aux voisinages immédiats de l'herbier et ne s'aventurent jamais au-dessus de la plage elle-même.
- la profondeur varie entre -3 et -38 m. Toutes les zones sableuses sont susceptibles d'être colonisées, même les plus petites.
- l'orientation est vraisemblablement fonction des micro-courants de fond, difficilement mesurables. Nous n'avons pas relevé d'orientation préférentielle absolue (par rapport à la côte) ou relative (par rapport au bord de la zone sableuse).

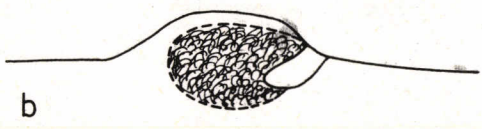
Ce n'est que lorsque le nid atteint un diamètre de 6-7 cm qu'il peut être utilisé pour la reproduction (C₁); il sera régulièrement remanié et entretenu durant toute la phase de parade (C₂). Ensuite, il sera recouvert de gravier et formera un monticule de 20 cm de diamètre et de 7-8 cm de haut (Fig. 4b). Seule subsiste une petite ouverture ovale au-dessus de laquelle le mâle se tient pour ventiler. A la fin du cycle (C₃), le nid n'est plus entretenu, il se dégrade et est abandonné.

4°) Parade et reproduction (P)

Les femelles aptes à la reproduction sont reconnaissables à leur abdomen rebondi, leur papille génitale noire hypertrophiée et les macules noires situées sous la gorge. A leur approche, le mâle quitte le nid, va à leur rencontre et pratique une nage d'invitation. La femelle s'approche en arborant la livrée d'apaisement; elle se présente au mâle en adoptant une posture en S. Si elle est acceptée, elle commence la parade

Fig. 4 :

- a) Nid durant la reproduction.
- b) Nid durant la ventilation, les algues ont été recouvertes de sédiment fin, seule subsiste une ouverture ovale communiquant avec une petite cavité centrale.



- d) Parade du couple : le mâle et la femelle cerclent ensemble au-dessus du nid. La femelle quitte le cercle pour pondre; le mâle élargit le cercle pour croiser la femelle et féconder.
- c) Parade de la femelle : elle effectue des demi-cercles au-dessus du mâle couché sur le nid.

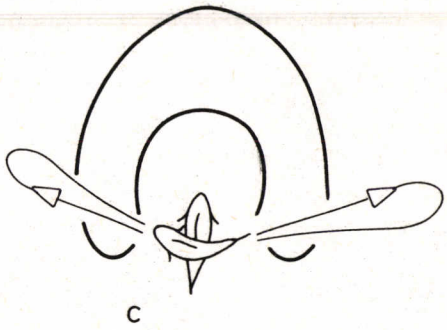
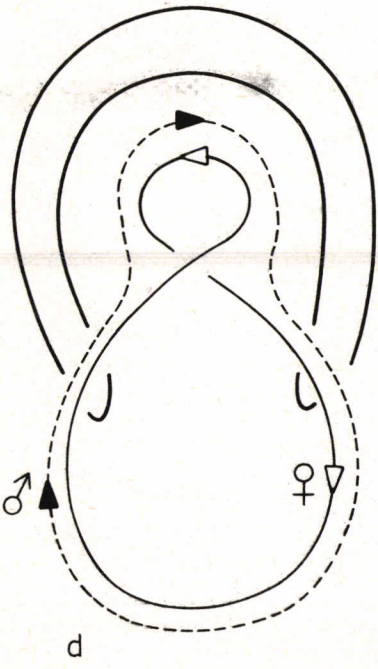
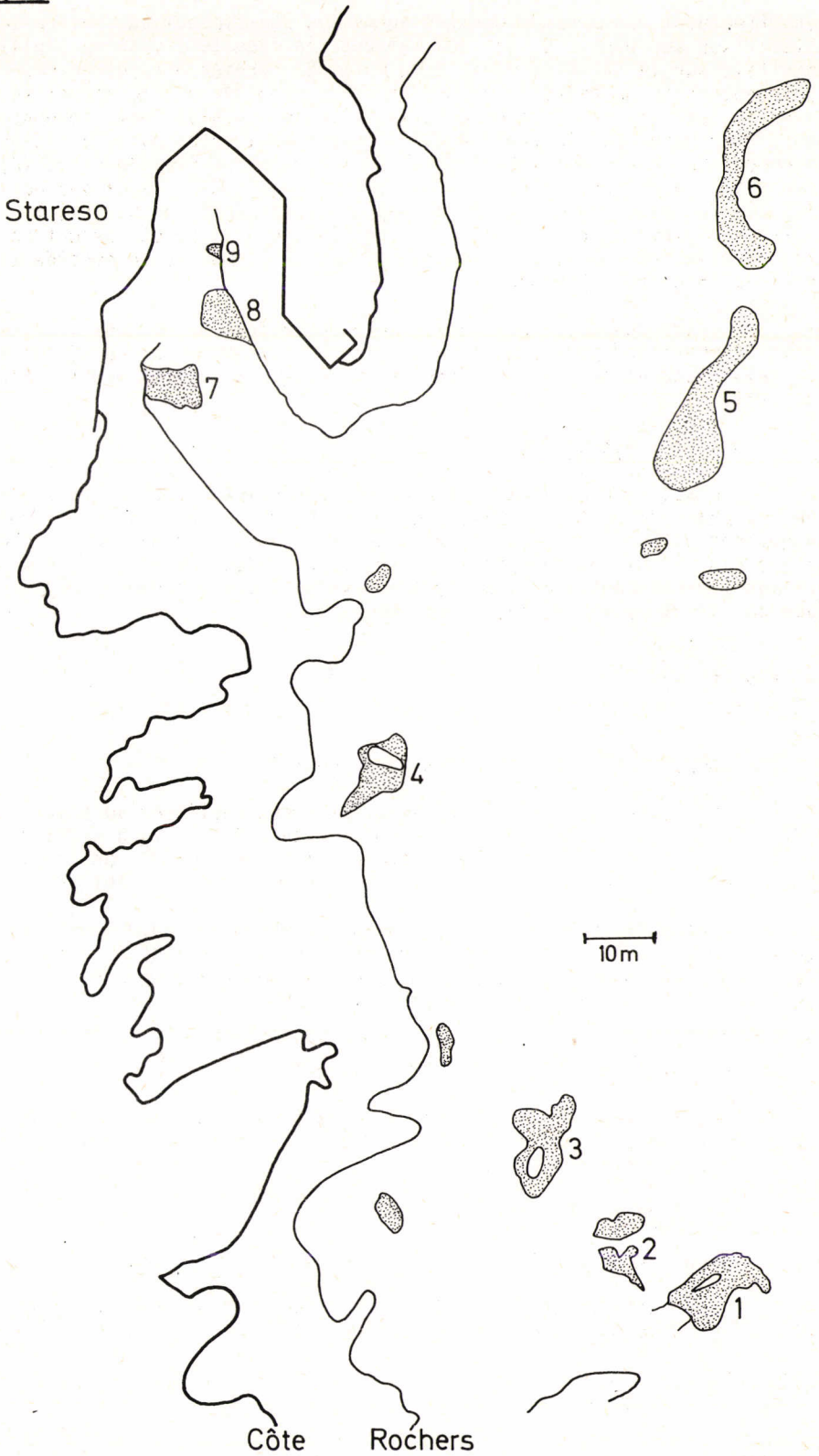


Fig. 5 : Relevés des taches et chenaux intermattes.



en effectuant des arcs de cercles au-dessus du mâle qui est revenu se placer sur son nid (Fig. 4c). Ce faisant, la femelle frotte sa papille génitale sur la nageoire dorsale du mâle. Ce dernier dresse progressivement cette nageoire. A un moment, il se soulève du nid et entame avec la femelle une série de cercles au dessus du nid. Cette séquence est interrompue par la femelle qui s'abat soudainement dans le nid pour y pondre. Elle est aussitôt croisée par le mâle qui féconde (Fig. 4d). Trois à cinq pontes successives sont alors émises puis la parade de la femelle au-dessus du mâle reprend. Après 2 à 5 séries de pontes, le mâle se désintéresse de la femelle. Celle-ci s'éloigne et revient parfois tenter une nouvelle approche. Différentes femelles se succèdent tout au long de la journée.

Cette phase de reproduction débute lorsque le nid est achevé; elle dure environ 5 jours. Après cela, le nid est recouvert de sédiments, le mâle n'accueille plus les femelles et se consacre à la ventilation du frai.

5° Ventilation (V)

L'activité de ventilation débute parfois avant ou en même temps que la phase de ponte. Le mâle est installé sur son nid et ventile des nageoires paires à un rythme élevé. De ce fait, il renouvelle l'eau contenue dans le nid et y apporte l'oxygénation indispensable aux oeufs et aux larves. La fin de l'activité de ventilation coïncide avec l'abandon du nid et la fin du cycle.

D. ASPECTS SOCIAUX

1. Importance de la population observée :

Nos observations ont été principalement réalisées au point A (Fig. 1). Cette zone est une bande côtière de 230 m de long sur 100 m de large environ (Fig. 5). Immédiatement après le tombant, on trouve une bande rocheuse, et enfin l'herbier, parsémé de zones sableuses.

Cet herbier a une superficie approximative de 23.000 m², mais les zones sableuses ne représentent guère plus de 300 m². Nos estimations de la population des poissons basées sur de nombreux comptages à vue, nous donnent les chiffres suivants :

- nombre moyen de mâles :	14,44 individus ± 1,59	} sex-ratio:
- nombre moyen de femelles :	19,67 individus ± 2,60	

Le total moyen des individus correspond à 33 ± 4,06, ce qui nous donne une densité approximative de 0,11 individus/m², soit encore 1 Symphodus (C.) cinereus/9,09 m² de fond.

2. Structure de la population :

Nous avons pu distinguer 3 types de mâles et 2 types de femelles.

Nos estimations de densité sont basées sur des comptages à vue et sont à considérer avec les précautions d'usage.

1°) 85% des mâles nidificateurs :

Ces mâles sont les seuls à présenter la totalité des activités de reproduction décrites plus haut. Durant cette période, ils arborent leur livrée caractéristique de la reproduction.

2°) 10% des mâles non-nidificateurs :

Ces individus sont soit des immatures, soit des adultes non motivés. *S. (C.) cinereus* mâle est adulte à l'âge de 2 ans (7-8 cm). Il meurt à l'âge de 4 ou 5 ans, après la reproduction (QUIGNARD, 1966).

3°) 5% des mâles satellites, intrus ou accessoires :

Ces différentes appellations sont reprises de différents auteurs (HOGAN-WARBURG, 1966; FIEDLER, 1964; DOMINEY, 1980) ayant été confrontés à ce même problème. Elles désignent des individus mâles, de petite taille, présentant constamment, en surimpression sur la livrée de reproduction les deux bandes longitudinales caractéristiques de cette livrée de soumission. En outre, le champ anal est foncé et légèrement hypertrophié, érigé en papille, à l'instar des femelles. Ces individus ne défendent pas de territoire, ne construisent pas et ne ventilent pas. Ils cherchent à s'approcher des territoires lorsqu'une parade y a lieu entre un mâle nidificateur et une femelle pour se ruer dans le nid et y féconder en lieu et place du mâle territorial.

4°) 85% des femelles reproductrices :

Elles se reproduisent normalement mais présentent parfois des comportements de pillage : au lieu de pondre, elles s'abattent dans le nid et y happent des oeufs et des algues. Nous ne pouvons encore fournir d'explications à ce comportement.

5°) 15% des femelles non-reproductrices :

Elles accompagnent les autres femelles mais ne participent à aucune activité de reproduction, elles sont soit immatures, soit adultes et non motivées.

3. Territorialité et hiérarchie :

Il n'y a pas de territorialité chez les femelles, elles se déplacent librement, parfois en bande sur l'herbier. Ces déplacements s'effectuent en ligne droite et sont dirigés vers les emplacements de mâles, négligeant les éventuels points de nutrition. Lors des rencontres, ces déplacements donnent parfois lieu à des parades latérales entre femelles.

Les mâles nidificateurs, quant à eux, sont fortement territoriaux, chacun d'entre eux délimite un territoire d'environ 20 à 25 m² qu'il défend contre toute intrusion des voisins (généralement peu nombreux). En fin de cycle, le territoire se restreint à une petite zone d'environ 1,5 m de rayon autour du nid. On peut donc parler de "pulsation territoriale".

Malgré une nette tendance à l'isolement, les femelles sont observées le plus souvent en groupe. Leurs rassemblements résultent en général

de la convergence vers certains centres d'intérêts : endroit de nutrition, mâle reproducteur, route de déplacement.

Malgré la rareté et la brièveté des parades latérales entre femelles, une certaine hiérarchie existe et se marque quand elles sont en présence du mâle. En effet, lorsqu'une femelle s'approche d'un mâle, les autres femelles se rassemblent et il n'est pas rare d'observer sept ou huit femelles tournoyant autour du nid. Le mâle n'accepte de parader que lorsqu'une seule femelle subsiste et que les autres se sont éloignées à distance raisonnable. Le choix de cette femelle s'effectue sans heurt et sans intervention apparente du mâle; la plupart d'entre elles s'écartent pour laisser la place à la femelle la plus motivée, généralement la plus grosse.

Il ne semble pas y avoir de hiérarchie caractérisée chez les mâles, les nidificateurs tolèrent les autres nidificateurs à distance raisonnable; ils tolèrent également les non-nidificateurs mais pourchassent toujours les satellites, même entre deux cycles de reproduction.

En dehors de la reproduction, mâles et femelles sont rassemblés en bandes mixtes de 20 à 25 individus, non hiérarchisés.

A la fin de la période hivernale (février), nous avons constaté l'existence de rassemblements de mâles en grande profondeur à la limite inférieure de l'herbier (-35 m). Les interactions de combat sont nombreuses bien que très faibles et de très courtes durées. Les mâles les plus petits sont porteurs de la livrée d'apaisement et les plus grands s'isolent des autres mâles et sont entourés par les femelles. Il semble donc qu'une certaine hiérarchie s'installe chez les mâles avant la saison de reproduction. Cette hiérarchie se maintient vraisemblablement durant toute cette période.

Avant la période de reproduction, la plupart des mâles sont cantonnés en compagnie des femelles. Celles-ci se séparent progressivement pour adopter le comportement de déplacement à la recherche des mâles.

E. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

1. Période de reproduction

La période de reproduction dure approximativement 3 mois chez *Symphodus (C.) cinereus*. Apparemment, elle commence d'abord chez les 1es individus cantonnés à grande profondeur (-38 m, mois de mars) et plus tardivement chez les poissons cantonnés dans les eaux les plus superficielles (-3 m, mois de mai). Notons à ce sujet que les déplacements verticaux rapides de grande amplitude ont été rarement observés; les déplacements les plus fréquents se font dans des zones isobathes.

La température semble être le facteur inductif déterminant de la ponte. Ainsi, des hausses de température séparées par une courte baisse coïncident presque toujours avec les débuts de période de reproduction. Il est curieux de constater que pareille manipulation du facteur thermique en aquariologie permet généralement l'induction de la ponte.

Pour un même mâle nidificateur, la période de reproduction est

constituée de plusieurs cycles successifs. Ces cycles ne sont pas synchrones chez les différents mâles, même s'ils sont directement voisins. Le cycle se compose de quatre phases qui s'enchaînent en se chevauchant. Chacune de ces phases est caractérisée par une activité comportementale liée à la reproduction : défense territoriale, construction du nid, parade et ponte, ventilation.

a) Défense territoriale :

Les combats entre ♂♂ nidificateurs sont rares et le taux d'agressivité est faible, vraisemblablement en raison de la faible densité de population. La phase correspondant à la défense territoriale est néanmoins bien délimitée.

b) Construction du nid :

La construction du nid pourrait constituer un stimulus attractif important vis à vis des femelles. Celles-ci ne s'approchent du mâle que lorsque le nid atteint 6-7 cm de diamètre et se trouve prêt à recevoir les pontes. Nous pensons que l'apparition des femelles pourrait constituer le signal de la fin de la construction; le mâle se contentant ensuite d'agrandir lentement son nid lors des réparations, durant la phase de parade et de ponte. Signalons à ce propos que nous avons observés un mâle isolé qui, ne recevant pas de femelles, a construit un nid atteignant 25 cm de diamètre, sans jamais dépasser ce stade de son cycle.

c) Parade et ponte :

Le mâle n'accepte que les femelles qui arborent les signes caractéristiques de l'aptitude à la reproduction : macules noires sous la gorge, papille génitale hypertrophiée, ventre rebondi. Les bandes longitudinales constituent une livrée d'apaisement : elles existent chez les deux sexes. La parade elle-même ne débute que lorsqu'une seule femelle, deux au plus, subsiste à proximité immédiate du nid, les autres s'étant éloignées à distance raisonnable (1,5 m).

d) Ventilation :

Ce mouvement apparaît en même temps (et quelque fois avant) la phase de parade et de ponte. Il se maintient jusqu'à la fin du cycle. Cette fin de cycle semble correspondre à l'éclosion des oeufs car les nids abandonnés contiennent des oeufs et des larves.

D'après QUIGNARD (1968), l'incubation des oeufs dure 10 jours à 12°C et 3 jours à 25-27°C. Aux températures relevées à Calvi durant nos observations (13 à 19°C), il est impossible que la totalité des oeufs mis durant les cinq jours consacrés à la ponte soient éclos au moment de l'abandon du nid. Seuls les oeufs pondus en début de cycle sont susceptibles d'être éclos : les autres, émis plus tardivement au cours du même cycle éclore dans les quelques jours qui suivent l'abandon du nid.

2. Le système social

Le système social s'apparente à celui que WARNER et ROBERTSON (1978) mentionnent sous le terme "leks" (arène de reproduction, par analogie au système connu chez les oiseaux) chez certaines espèces tropicales de Labridés.

Ainsi, les mâles se cantonnent dans un milieu particulier, en l'occurrence, les zones sableuses de l'herbier. Aux seules fins de la reproduction, ils y délimitent des territoires. Les mâles s'isolent donc sur une superficie définie. Corrélativement, les femelles développent un comportement de recherche; elles parcourent l'herbier selon des voies préférentielles, en ligne droite, à la recherche des sites de cantonnement des mâles nidificateurs en phase de parade et de ponte (sensu stricto; elles se rassemblent autour de ceux-ci). Au hasard de ces rassemblements se développe chez les femelles une certaine hiérarchie, basée principalement sur la taille et sur le degré de motivation à pondre. Le niveau hiérarchique détermine ainsi le niveau de préséance auprès du mâle.

Toutefois, il convient de remarquer que dans les conditions de densité observées, les mâles ne se combattent pas pour la possession des femelles et ne les retiennent pas; ils ne se constituent donc pas de "harems" ou d'autres groupements sociaux analogues.

Une des plus grandes particularités de ce système social est l'existence de mâles "intrus" (FIEDLER, 1966), encore appelés "satellites" (HOGAN-WARBURG, 1966) ou "mâles accessoires" (DOMINEY, 1980).

Ces auteurs distinguent chez les poissons plusieurs catégories de mâles satellites :

- les "imitateurs de femelles" ("female mimics") sont des individus mâles de petite taille dont l'aspect extérieur rappelle celui des femelles. Ils présentent les livrées et les comportements d'approche des femelles matures et peuvent donc parader avec les mâles nidificateurs qu'ils trompent en se faisant passer pour des femelles. Ces petits mâles, matures et féconds, retirent de ce mimétisme la possibilité d'approcher le mâle nidificateur et de participer ainsi à des parades de groupe et de fertiliser une partie des oeufs émis par les femelles dans le nid du grand mâle. Ce grand mâle les tolère car leur aspect de femelle gravide inhibe son agressivité. En revanche, le mâle résidant pourrait bénéficier de leur présence, si l'on admet que celle-ci constitue un signal attractif pour les femelles réelles, qui normalement hésitent à s'approcher seules du nid (DOMINEY, 1981). Il ne faut cependant pas perdre de vue que si les femelles sont hiérarchisées et qu'il existe une préséance basée sur cette hiérarchie; la présence de pseudo-femelles près du mâle peut au contraire constituer un signal répulsif pour les femelles réelles.
- les mâles intrus : dans certains cas, il s'agit d'individus de petite taille, ne présentant qu'une partie des comportements et livrées caractéristiques des femelles mais arborant aussi certaines caractéristiques de leur état de mâle apte à se reproduire. Leur reproduction s'effectue par le biais d'une irruption dans le nid du mâle occupé à pondre avec une femelle.

Dans d'autres cas étudiés par WARNER et ROBERTSON (1978), la structure sociale de la population comprend deux types d'individus :

- les individus primaires, mâles et femelles et les individus secondaires, tous mâles. Les mâles et femelles primaires sont semblables d'aspect; ils peuvent se transformer en mâles secondaires présentant une livrée différente, souvent beaucoup plus voyante. Dans le cas des femelles primaires, le changement de livrée s'accompagne évidemment d'une inversion sexuelle.

Chez ces poissons, les mâles intrus sont des mâles primaires qui présentent la même livrée que les femelles; ils ne sont pas tolérés par les mâles secondaires. Chez certaines espèces, les mâles intrus induisent les femelles à la ponte à l'intérieur du territoire du mâle secondaire résident ("sneaking"); chez d'autres, ils font subitement irruption dans le nid ou au milieu du couple à l'apogée de la parade et fécondent ainsi "à la sauvette" (streaking). Les termes "sneaking" et "streaking" proviennent de WARNER et ROBERTSON (1978) et de la littérature anglo-saxonne; nous les remplaçons par "induction sournoise" et "passage éclair".

Les intrus que nous avons pu observer chez *Symphodus (C.) cinereus* appartiennent à la seconde catégorie; ils ne sont pas tolérés par le mâle nidificateur, bien qu'ils présentent certaines caractéristiques femelles (papille génitale) ainsi que la livrée d'apaisement (bandes longitudinales). La présence de signaux propres aux mâles reproducteurs (liserés bleus sur les nageoires, lignes bleues sous la gorge) permet probablement aux mâles territoriaux de les reconnaître.

FIEDLER (1964) attribuait ce phénomène à un dérèglement hormonal; les intrus ne seraient pas à même de construire un nid.

Pour notre part, nous formulerons l'hypothèse suivante : cette faible partie de la population mâle (5%) serait éventuellement l'expression d'une inversion sexuelle protogyne, déjà constatée chez certains Labridés européens (QUIGNARD, 1966). Cette inversion est fréquente chez les Labridés tropicaux (WARNER et ROBERTSON, 1978). Nous pensons que ces individus en voie de masculinisation n'auraient pas acquis la totalité des caractères sexuels secondaires leur permettant de communiquer avec les femelles et de maîtriser par eux-mêmes les différentes phases successives du cycle de reproduction. Dès lors, la seule possibilité de reproduction pour ces "mâles en devenir" consisterait à féconder la ponte d'une femelle courtisée par un mâle nidificateur ("streaking" - passage éclair).

Il est intéressant de constater que les Crénilabres cendrés exhibent un système social adapté à la structure du milieu et à la densité de leur population.

D'une part la territorialité chez les mâles est complétée par le "comportement de recherche" des femelles, à qui incombe la recherche du partenaire.

D'autre part, la territorialité des mâles en milieu "ouvert", pauvre en cachettes naturelles, implique à la fois la possession d'une parure territoriale nécessaire à la signalisation du mâle auprès des femelles et de ses congénères et une livrée camouflante, nécessaire à la survie des individus dans un milieu propice à la prédation. Effectivement, parallèlement à l'adoption d'une livrée signalante de la reproduction, comprenant des éléments bleus très visibles, les Crénilabres cendrés possèdent aussi une livrée constituée de marbrures transversales, camouflant et caractérisant le mâle sur son nid.

Chez cette espèce, l'apparition de la livrée camouflante est très rapide et semble très efficace, car le taux de disparition de mâles nidificateurs dans notre zone de travail a été extrêmement faible (un seul mâle sur 19 suivis au long de leur cycle).

BIBLIOGRAPHIE

- BARLOW, G.W. 1975
On the Sociobiology of Four Puerto Rican Parrotfishes (Scaridae).
Marine Biology, 33 : 281-293.
- BARLOW, G.W. 1975
On the Sociobiology of Some Hermaphroditic Serranid Fishes, the
Hamlets, in Puerto Rico.
Marine Biology, 33 : 295-300.
- BINI, G. 1968
Atlante dei pesci delle coste italiane (8 volumes).
Ed. Mondo Sommerso.
- DOMINEY, W.J. 1981
Maintenance of female mimicry as a reproductive strategy in bluegill
sunfish (Lepomis macrochirus)
Env. Biol. Fish., Vol. 6 (1) : 59-64.
- FIEDLER, K. 1964
Verhaltensstudien an Lippfischen der Gattung Crenilabrus (Labridae,
Perciformes).
Zeitschrift für Tierpsychologie, 21 (5) : 521-591.
- G.E.R.S., 1977
La plongée et l'intervention sous la mer.
Ed. Arthaud : 234 p.
- HEMMINGS, C.C., 1971
Fish Behaviour.
Underwater Science, Oxford University Press : 141-174.
- HOGAN-WARBURG, A.J., 1966
Social behavior of the ruff Philomachus pugnax.
Ardea 54 : 109-229.
- KEENLEYSIDE, M.H.A., 1979
Diversity and Adaptation in Fish Behaviour.
Zoophysiology, Vol. 11, Ed. Springer-Verlag : 208 p.
- LEJEUNE, P. et VOSS, J., 1980
A propos de quelques poissons de la Méditerranée : S. (C.) cinereus
(Bonnaterre 1788).
Revue Française d'Aquariologie, 7, (1) : 29-32.
- MICHEL, Ch.; HELAS, T.; DALIMIER, N. et VOSS, J., 1982
Identification individuelle des poissons en milieu naturel sans re-
cours au marquage. Application à l'étude éthologique de Symphodus
(C.) cinereus (Bonnaterre), Symphodus (C.) roissali (Risso) et
Perca fluviatilis (L.).
Annales de l'Institut Océanographique de Paris, sous presse.
- MICHEL, Ch.; HELAS, T. et VOSS, J., 1982
Le polymorphisme chez les Crenilabres Méditerranéens du genre Symphodus.
Revue Française d'Aquariologie, (1): 2 p.

- QUIGNARD, J.-P., 1966
 Recherches sur les Labridés (Poissons Téléostéens Perciformes) des côtes européennes. Systématique et Biologie.
Naturalia Monspeliensia, série Zoologie 5 : 7-247.
- QUIGNARD, J.-P., 1968
 Nouvelles données sur le problème racial chez S. (C.) cinereus (Bonnaterra 1788). Fécondation artificielle et élevage expérimental de ce labridé.
Bulletin du Musée National d'Histoire Naturelle Paris, 2 (40), 2 : 265-274.
- ROBERTSON, D.R. et CHOAT, J.H., 1974
 Protogynous hermaphroditism and social systems in Labrid fishes. Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium I. Great Barrier Reef Committee Brisbane : 218-225.
- ROBERTSON, D.R. et HOFFMAN, S.G., 1977
 The roles of female mate choice and predations in the mating systems of some Tropical Labroid fishes.
Zeitschrift für Tierpsychologie, 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.
- RUWET, J.C., 1969.
 Ethologie : biologie du comportement.
 Ed. Dessart et Mardaga : 237 p.
- VOSS, J., 1975
 A propos de quelques poissons de la Méditerranée : Xyrichtys novacula L., Labrus merula L., Labrus berggylta Ascanius.
Revue française d'Aquariologie, (1) : 17-20.
- VOSS, J., 1975
 A propos de quelques poissons de la Méditerranée : Labrus bimaculatus L., Labrus viridis L., Ctenolabrus rupestris L.
Revue française d'Aquariologie, (4) : 131-135.
- 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.

