

Revue trimestrielle

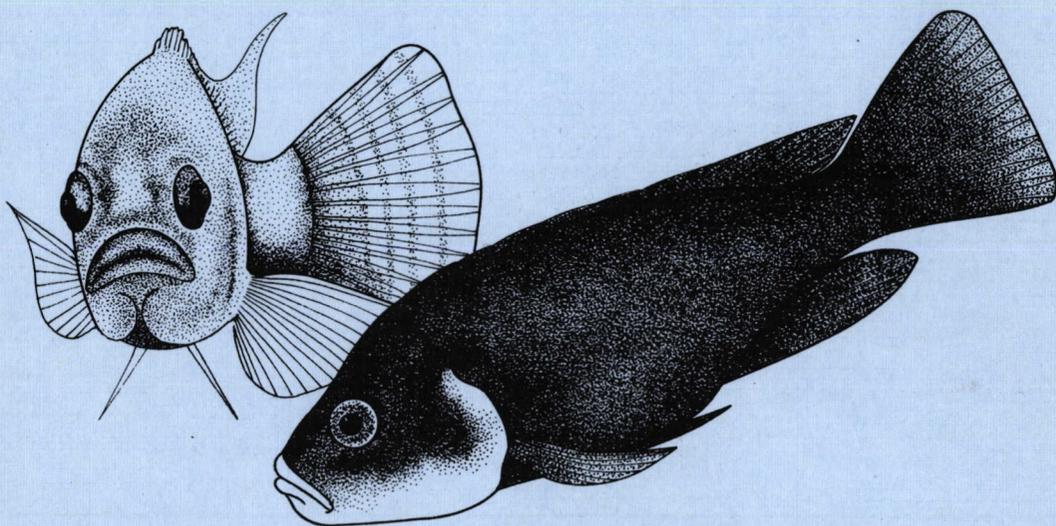
ANNEE 1983

Distribution : 2ème trim. 1984

Volume 3, Supplément 3

# 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 : 5



## ETHOLOGIE ET HYBRIDATION DES TILAPIAS

par

Christophe N'GOKAKA

Le service d'Ethologie et Psychologie animale de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège a commencé l'édition, à partir de l'année 1981, d'une nouvelle revue trimestrielle consacrée 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 (ornithologistes, aquariophiles, pêcheurs). Il côtoie des fundamentalistes, 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.

Les Cahiers d'Ethologie appliquée paraissent en 4 livraisons annuelle-  
ment : deux fascicules d'articles et chroniques, deux suppléments d'une  
collection "Enquêtes et dossiers".

Toute la correspondance relative aux Cahiers (Administration, Abonnements,  
Echanges, Recensions d'ouvrages, etc.) doit être adressée à :

Cahiers d'Ethologie appliquée - Service d'Ethologie - Institut de  
Zoologie de l'Université - Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique

### Abonnements

Institutions, Associations	1.000 F.B.
Particuliers	750 F.B.
Etudiants et diplômés depuis moins de deux ans (signaler la date de proclamation du diplôme)	500 F.B.

Pour l'étranger, le prix de l'abonnement est ma-  
joré du montant des frais bancaires, soit :

Institutions	1.250 F.B.
Particuliers	1.000 F.B.
Etudiants	750 F.B.

<u>Prix de vente au numéro</u> : Belgique	250 F.B.
Etranger	350 F.B.

Paiement exclusivement par virement au compte 340-0000044-82 du Patri-  
moine de l'Université de Liège, avec la mention "Abonnement Cahiers  
d'Ethologie, 6114/P07".

Pour l'étranger, en cas de paiement par chèque bancaire ou mandat inter-  
national, l'établir impersonnellement au nom de : Patrimoine de l'Univ.  
de Liège, Place du 20 Août 7, B-4020 Liège, Belgique, avec indication  
de la même mention que ci-dessus.

### Editeur responsable

Université de Liège - Institut de Zoologie  
Service d'Ethologie (Prof. J.CI. RUWET)  
Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique

Dépôt légal : D/1984/0480/7

Revue trimestrielle

Distribution : 2ème trim. 1984

ANNEE 1983

Volume 3, Supplément 3

# 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 : 5

## ETHOLOGIE ET HYBRIDATION DES TILAPIAS

citation complète :

CONTRIBUTION  
A L'ETUDE DES MECANISMES ETHOLOGIQUES  
DE L'ISOLEMENT REPRODUCTEUR  
DES POISSONS CICHLIDES AFRICAINS :  
ANALYSE DU COMPORTEMENT DE PARADE SEXUELLE  
CHEZ *Sarotherodon niloticus* (L.)  
et *Sarotherodon mossambicus* (Peters)

par

Christophe N'GOKAKA

Travaux du 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

## P R E F A C E

Pendant la guerre 1939-45, au plus fort de l'isolement de la Grande Bretagne, chaque citoyen de ce pays fut appelé à contribuer, dans sa spécialité, au colossal effort national. C'est ainsi que des biologistes développèrent la diététique et calculèrent les rations alimentaires pour planifier le ravitaillement de la population. Aujourd'hui, l'humanité doit s'engager dans une guerre sans merci contre la famine. Elle nous concerne tous, mais il n'est pas étonnant que les citoyens du Tiers-Monde y soient plus sensibles. Les rares biologistes universitaires diplômés de ces pays portent ainsi un intérêt tout particulier au développement et à l'exploitation des ressources alimentaires et des productions animales. Christophe N'GOKAKA est de ceux-là.

Né le 30 septembre 1948 à Kouï (République populaire du Congo), bachelier en 1969, il conquiert le diplôme d'ingénieur des techniques forestières à l'Université de Libreville (Gabon) en juin 1972, puis la Maîtrise ès Sciences à l'Université de Brazzaville en octobre 1975. Chef du Service des Pêches et de la Pisciculture de 1972 à 1976, Directeur des Eaux et Forêts et des Ressources naturelles en 1976-77, Directeur de Cabinet au Ministère de l'Economie rurale en 1977-78, Christophe N'GOKAKA se voit très rapidement confier des tâches d'administration et de gestion, dans les arcanes du pouvoir, et représente son pays à différentes réunions internationales de la FAO et de l'ONUDI, de 1974 à 1977. Il risque ainsi, comme tant d'autres, d'être progressivement stérilisé. Pour sortir un pays du sous-développement, administration et gestion, si elles sont essentielles, ne sont pas les voies les plus efficaces; le plus important en effet est de créer l'innovation et, à cet effet, on n'a pas encore inventé mieux que la recherche et l'éducation.

Dans les périodes de crise ou dans les régions où sévit le besoin, on a tendance à privilégier la recherche appliquée susceptible de conduire à des réalisations concrètes le plus immédiatement profitables. C'est parfaitement compréhensible et tout à fait légitime. Toutefois, les aménagements techniques et technologiques ne sont que l'application de faits déjà connus. On ne peut en attendre de réels bouleversements. Seule, la recherche fondamentale peut ouvrir de nouvelles portes, dégager de nouveaux créneaux.

S'il est des domaines dont l'utilité n'est contestée par personne, ce sont bien ceux de la pêche et de la pisciculture. La première a longtemps été empirique; la seconde découle des progrès réalisés dans la connaissance de la biologie de quelques espèces de poissons. Les progrès les plus marquants de la pisciculture ont toujours suivi les efforts portés dans les domaines fondamentaux de la systématique, de l'écologie, de l'éthologie, de la génétique, tant sur le terrain qu'en laboratoire.

Titulaire d'une bourse du Fonds Européen de Développement en vue de la réalisation d'un doctorat en sciences zoologiques, Ch. N'GOKAKA a rejoint en octobre 1978 le laboratoire d'Ethologie de l'Université de Liège. Affecté d'abord et tout naturellement à la station de pisciculture expérimentale de Tihange, il comprit rapidement que pour progresser dans son domaine de prédilection - l'hybridation des Tilapia en vue de la production d'alevins tous mâles à croissance rapide - il devait porter ses efforts vers la compréhension des mécanismes naturels de régulation de la reproduction et de la séparation des espèces. Pisciculteur à l'origine, il fut ainsi amené à approfondir l'éthologie comparée des Sarotherodon, et il conduisit l'essentiel de ses observations et de ses expériences dans les laboratoires de l'Aquarium de Liège. Sans jamais perdre de vue ses préoccupations de pisciculteur, gardant toujours les pieds sur terre, il a poussé très loin l'analyse quantitative des comportements de parade des couples monospécifiques et mixtes de ses poissons, pour évaluer l'efficacité et la relativité des barrières interspécifiques, la probabilité des erreurs, et pour dépister les voies et moyens possibles de favoriser les hybridations souhaitées. Il a fait ainsi oeuvre d'éthologiste.

Pour son jury de doctorat défendu en octobre 1983, jury composé de MM. J. GODEAUX (Biologie générale et marine, Président), G.P. BAERENDS (Ethologie, Groningen - Pays Bas), Ch. JEUNIAUX (Zoologie), J.K. LINDSEY (Statistiques appliquées aux Sciences sociales), J. VOSS (Conservateur de l'Aquarium) et J.C. RUWET (Ethologie, promoteur), ce n'est pas une mince satisfaction de se dire qu'il a tenu sur les fonds baptismaux l'éthologie congolaise et même africaine. N'GOKAKA est en effet, à ma connaissance, le premier universitaire d'Afrique noire proclamé Docteur en Sciences pour une thèse relevant spécifiquement de l'Ethologie. Pour le Professeur BAERENDS, qui avait déjà accordé sa bienveillante attention à l'éclosion de l'Ethologie à Liège dans les années soixante, et qui a accepté d'aider le jury de son incomparable expérience de l'Ethologie et des Cichlides, ce fut en quelque sorte l'occasion d'une démultiplication de son parrainage spirituel. Pour le service d'Ethologie, que Ch. N'GOKAKA fréquenta de 1978 à 1983, c'est un motif tout particulier de fierté et de satisfaction d'avoir mené à bien une forme nouvelle de coopération à l'échelle universitaire.

Rentré dans son pays, le Docteur Ch. N'GOKAKA s'est rapidement vu confier des charges d'enseignement à l'Institut supérieur des Sciences de l'Education et à l'Institut de Développement rural, charges qui relèvent de l'Ethologie fondamentale et appliquée. Ces désignations sont de bon augure pour lui permettre de se consacrer au progrès, à la diffusion et à l'utilisation de la science. Puisse-t-il conserver le temps et trouver les moyens de poursuivre une activité de recherche, et puissent nos laboratoires, sur un pied d'égalité et de fraternité, poursuivre et développer une fructueuse collaboration.

J.C.I. RUWET

## R E M E R C I E M E N T S

J'ai le plaisir de remercier ici tous ceux qui m'ont facilité la réalisation de ce travail ou qui ont accepté de le juger.

Monsieur le Professeur J.Cl. RUWET qui m'a orienté dans cette voie, a toujours porté un grand intérêt à mon travail. Nos discussions scientifiques ont toujours été fructueuses. Son sens critique aigu, ses suggestions ont été pour moi les meilleurs des encouragements. Je souhaite qu'il trouve ici l'expression de ma plus profonde gratitude.

Monsieur le Professeur J. GODEAUX a accepté de présider le jury de ma thèse. Je tiens à lui témoigner toute ma reconnaissance.

J'exprime également ma gratitude à Monsieur le Professeur J.K. LINDSEY qui, sans mesurer son temps, a rédigé les programmes utilisés pour le traitement des données sur ordinateur. Je lui dois le test statistique qui permet d'évaluer les possibilités de croisement entre les espèces étudiées.

Mademoiselle G. MERSCH, Maître de Conférences au service du Professeur BRENLY, m'a aidé à réunir les outils statistiques nécessaires à l'analyse des données. Qu'elle en soit vivement remerciée.

Je tiens également à remercier le Docteur J. VOSS, Conservateur de l'Aquarium, de ses innombrables suggestions et ses nombreux encouragements ainsi que de tous les efforts qu'il a déployés pour me faire bénéficier de son expérience dans le domaine de l'étude du comportement des Cichlides africains.

Mes remerciements vont également au Docteur J. BALTHAZART, Chargé de Recherches au F.N.R.S., pour l'aide qu'il m'a apportée dans la constitution de ma bibliographie relative à l'étude séquentielle du comportement animal.

De nombreux membres du laboratoire d'Ethologie-Aquarium m'ont prodigué leurs conseils; ainsi ai-je le plaisir de remercier le Docteur J.Cl. PHILIPPART, Chercheur qualifié F.N.R.S., R. LIBOIS, Assistant, Ch. MELARD, Chercheur IRSIA.

Ma gratitude s'adresse bien entendu à tous les membres du service d'Ethologie et Psychologie animale où j'ai trouvé un accueil chaleureux. Madame KEIRSSCHIETER a assuré avec compétence la dactylographie fastidieuse de la totalité du texte et a composé le présent volume des Cahiers d'Ethologie; Madame MAES a préparé tous les schémas qui illustrent le texte; Monsieur HUMPERTS a veillé à l'état du matériel d'enregistrement du comportement; Messieurs G. CASTERMANS et J. BOCKEN, collaborateurs très dévoués, se sont chargés de l'entretien des aquarium d'observation.

Ce travail a été rendu possible grâce au concours de la Commission des Communautés Européennes qui, en accord avec le Gouvernement de la République Populaire du Congo, m'a accordé une bourse d'étude. Qu'ils trouvent ici l'expression de mes remerciements.

Enfin, j'aurais pu difficilement mener ce travail à bien sans la compréhension et le soutien constants de mon épouse Evelyne et de mes parents. Qu'il me soit permis de leur dédier cette thèse.

Ch. N'GOKAKA

## T A B L E   D E S   M A T I È R E S

<u>RESUME</u> . . . . .	1
<u>INTRODUCTION GENERALE</u> . . . . .	3
<u>PREMIERE PARTIE</u>	
ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR L'HYBRIDATION DANS LE REGNE ANIMAL . . . . .	7
<u>CHAPITRE PREMIER :</u>	
HYBRIDATION CHEZ LES POISSONS TELEOSTENS . . . . .	7
HYBRIDATION CHEZ LES POISSONS TELEOSTENS DU GROUPE TILAPIA (par Ch. N'GOKAKA et J.C. PHILIPPART) . . . . .	8
I.O. AVANT-PROPOS . . . . .	8
I.I. HYBRIDATION CHEZ LES INCUBATEURS BUCCAUX . . . . .	8
I.II. HYBRIDATION CHEZ LES PONDEURS SUR SUBSTRAT . . . . .	9
I.III. HYBRIDATION ENTRE PONDEURS SUR SUBSTRAT ET INCUBATEURS BUCCAUX . . . . .	11
I.IV. INTERETS DE L'HYBRIDATION CHEZ LES POISSONS CICHLIDES . . . . .	11
I.IV.1. Intérêt écoéthologique fondamental . . . . .	11
I.IV.2. Intérêt pour la connaissance du déterminisme du sexe . . . . .	12
I.IV.3. Intérêt de l'hybridation du Tilapia en pisciculture. . . . .	13
<u>DEUXIEME PARTIE</u>	
<u>CHAPITRE DEUXIEME :</u>	
JUGEMENT CRITIQUE DES AVANTAGES ET DES DIFFICULTES DE L'ETUDE QUANTITATIVE DU COMPORTEMENT ANIMAL . . . . .	17
II.O. AVANTAGES ET DIFFICULTES DE L'ETUDE QUANTITATIVE DU COMPORTEMENT ANIMAL . . . . .	18
II.I. LES CATEGORIES DE COMPORTEMENT ET TYPE DE DONNEES . . . . .	23
<u>TROISIEME PARTIE</u>	
<u>CHAPITRE TROISIEME :</u>	
MATERIEL ET METHODES . . . . .	29
III.O. LES POISSONS . . . . .	30
III.O.1. Le choix de <u>S. niloticus</u> et de <u>S. mossambicus</u> . . . . .	30
III.O.2. Origine et distribution . . . . .	30
III.O.3. Caractères anatomiques . . . . .	30
III.O.4. Dimorphisme sexuel . . . . .	33
III.O.5. Pisciculture . . . . .	33
III.I. MATERIEL . . . . .	34

III.II. PROCEDURE EXPERIMENTALE ET METHODE D'OBSERVATION . . . . .	34
III.II.1. Choix des critères éthologiques . . . . .	34
III.II.2. Procédure expérimentale . . . . .	35
III.II.3. Le problème de choix des femelles . . . . .	36
III.II.4. Le rôle du milieu expérimental . . . . .	37
III.II.5. La prise des données . . . . .	37

QUATRIEME PARTIE

PRESENTATION DES RESULTATS . . . . .	39
--------------------------------------	----

CHAPITRE QUATRIEME :

LES MOUVEMENTS D'EXPRESSION : DESCRIPTION GENERALE ET COMPARAISON DES FREQUENCES D'APPARITION AU COURS DU COMPORTEMENT DE PARADE SEXUELLE . . . . .	39
IV.O. INTRODUCTION . . . . .	40
IV.I. METHODOLOGIE STATISTIQUE . . . . .	41
IV.II. ANALYSE DES RESULTATS ET DISCUSSION . . . . .	42
IV.II.1. Les actes sexuels mâles . . . . .	43
IV.II.2. Les actes sexuels femelles . . . . .	51
IV.III. CONCLUSION . . . . .	56

CHAPITRE CINQUIEME :

EVOLUTION DES COMPORTEMENTS AU COURS DE LA PARADE SEXUELLE . . . . .	59
V.O. INTRODUCTION . . . . .	60
V.I. METHODOLOGIE . . . . .	60
V.II. RESULTATS ET DISCUSSION . . . . .	60
V.II.1. Evolution des comportements chez les mâles . . . . .	61
V.II.2. Evolution des comportements chez les femelles . . . . .	70
V.III. CONCLUSION . . . . .	72

CHAPITRE SIXIEME :

LES SEQUENCES DU COMPORTEMENT SEXUEL DE <u>S. niloticus</u> ET DE <u>S. mossambicus</u> . . . . .	75
VI.O. INTRODUCTION . . . . .	76
VI.I. TECHNIQUES UTILISEES POUR L'ANALYSE DES SEQUENCES COMPORTE- MENTALES . . . . .	76
VI.II. ANALYSE DES ASSOCIATIONS TEMPORELLES DES ACTES SEXUELS EXE- CUTES PAR LES MALES OU LES FEMELLES EN CONTEXTE INTRA ET INTERSPECIFIQUE . . . . .	78
VI.II.1. Comparaison générale avec l'hypothèse aléatoire . . . . .	78
VI.II.2. Les combinaisons des unités sexuelles en contexte intra et interspécifique . . . . .	80
VI.II.2.1. But et méthode . . . . .	80
VI.II.2.2. Analyse des résultats . . . . .	81
VI.III. DISCUSSION ET CONCLUSION . . . . .	84

VI.IV.	LES DEPENDANCES ENTRE LES DIFFERENTS COMPORTEMENTS DES PARTENAIRES AU COURS DE LA PARADE SEXUELLE . . . . .	97
VI.. IV.1.	Influence réciproque du comportement des partenaires sexuels . . . . .	97
VI.IV.1.1.	Introduction et méthode . . . . .	97
VI.IV.1.2.	Résultats . . . . .	97
VI. IV.2.	Conclusion . . . . .	110
VI.V.	ANALYSE DES ENCHAINEMENTS D'ACTES . . . . .	111
VI.V.1.	Introduction . . . . .	111
VI.V.2.	Description de l'enchaînement des actes sexuels chez <u>S. niloticus</u> . . . . .	111
VI.V.2.1.	Enchaînement des actes dans les couples composés par des individus conspécifiques ( <u>S. niloticus</u> mâle X <u>S. niloticus</u> femelle). . . . .	111
VI.V.2.2.	Enchaînement des actes dans les couples composés par des individus hétérosécifiques ( <u>S. niloticus</u> mâle X <u>S. mossambicus</u> femelle) . . . . .	114
a.	Couples parvenant à l'hybridation . . . . .	114
b.	Couples ne parvenant pas à l'hybridation . . . . .	117
VI.V.3.	Description de l'enchaînement des actes sexuels chez <u>S. mossambicus</u> . . . . .	119
VI.V.3.1.	Enchaînement des actes dans les couples composés par des individus conspécifiques ( <u>S. mossambicus</u> mâle X <u>S. mossambicus</u> femelle) . . . . .	119
VI.V.3.2.	Enchaînement des actes dans les couples composés par des individus hétérosécifiques ( <u>S. mossambicus</u> mâle X <u>S. niloticus</u> femelle) . . . . .	121
a.	Couples parvenant à l'hybridation . . . . .	121
b.	Couples ne parvenant pas à l'hybridation . . . . .	121
VI.V.4.	Comparaison et conclusion sur les enchaînements d'actes des espèces étudiées : vers une définition des voies communes possibles . . . . .	123
VI.V.4.1.	Les différences . . . . .	123
VI.V.4.2.	Les ressemblances . . . . .	123
VI.VI.	APPROCHE DE L'HYBRIDATION A L'AIDE D'UN MODELE STATISTIQUE . . . . .	125
VI.VII.	REMARQUE CONCERNANT LE COMPORTEMENT DE PONTE ET DE FECONDATION . . . . .	127
 <u>CINQUIEME PARTIE</u>		
CONCLUSION GENERALE . . . . .		129
BIBLIOGRAPHIE . . . . .		133

Annexe 1 . . . . .	147
Annexe 2 . . . . .	153
Annexe 3 . . . . .	159
Annexe 4 . . . . .	167
Annexe 5 . . . . .	175
Annexe 6 . . . . .	179
Annexe 7 . . . . .	185
Annexe 8 . . . . .	191

T A B L E   D E S   I L L U S T R A T I O N S

FIGURES

1. Photo d'un <u>Sarotherodon mossambicus</u> de sexe mâle en parure nuptiale . . . . .	2
2. Distribution originelle de <u>S. niloticus</u> (d'après PHILIPPART, J.CI. et J.CI. RUWET, 1980) . . . . .	31
3. Distribution originelle de <u>S. mossambicus</u> (d'après PHILIPPART, J.CI. et J.CI. RUWET, 1980) . . . . .	32
4a. Diagramme représentant les transitions significativement communes entre catégories d'actes pour 16 mâles de <u>S. niloticus</u> en parade conspécifique . . . . .	82
4b. Diagramme représentant les transitions significativement communes entre catégories d'actes pour 16 mâles de <u>S. niloticus</u> en parade hétérosécifique et ne parvenant pas à l'hybridation . . . . .	82
5c. Diagramme représentant les associations significativement communes entre catégories d'actes pour 10 mâles de <u>S. mossambicus</u> en parade conspécifique . . . . .	86
5d. Diagramme représentant les transitions significativement communes entre catégories d'actes pour 10 mâles de <u>S. mossambicus</u> en parade hétérosécifique et ne parvenant pas à l'hybridation . . . . .	86
6e. Diagramme représentant les associations significativement communes entre catégories d'actes pour 16 femelles de <u>S. niloticus</u> au cours de l'incitation à la ponte conspécifique . . . . .	89
6f. Diagramme représentant les associations significativement communes entre catégories d'actes pour 16 femelles de <u>S. niloticus</u> au cours de l'incitation à la ponte hétérosécifique . . . . .	89
6g. Diagramme représentant les associations significativement communes entre catégories d'actes pour 10 femelles de <u>S. mossambicus</u> au cours de l'incitation à la ponte conspécifique . . . . .	92

7h.	Diagramme représentant les associations significativement communes entre catégories d'actes pour 10 femelles de <u>S. mossambicus</u> au cours de l'incitation à la ponte hétérospécifique . . .	92
8.	Séquences des attitudes aboutissant à la ponte et à la fécondation chez 16 couples de <u>S. niloticus</u> . . . . .	112
9.	Séquences des attitudes conduisant à l'hybridation entre <u>S. niloticus</u> mâle et <u>S. mossambicus</u> femelle . . . . .	113
10.	Schéma illustrant l'approche de la femelle des territoires mâles (dans les conditions naturelles) . . . . .	116
11.	Schéma de la succession des interactions comportementales entre <u>S. niloticus</u> mâle et <u>S. mossambicus</u> femelle ne parvenant pas à l'hybridation . . . . .	118
12.	Principales séquences des attitudes aboutissant à la ponte et à la fécondation chez 10 couples de <u>S. mossambicus</u> . . . . .	120
13.	Schéma de la succession des interactions comportementales entre <u>S. mossambicus</u> mâle et <u>S. niloticus</u> femelle ne parvenant pas à l'hybridation . . . . .	122
14.	Diagramme représentant les voies communes aboutissant à la ponte et à la fécondation mises en évidence chez <u>S. niloticus</u> et <u>S. mossambicus</u> . . . . .	124

TABLEAUX

N.B. Pour faciliter les reports au texte complet de la thèse, on a conservé la numérotation originale des tableaux, qui commence ici au tableau 10.

10.	Principaux cas d'hybridation interspécifique dans le genre <u>Sarotherodon</u> (d'après BALARIN et HATTON, 1979) . . . . .	10
11.	Type génétique de quelques espèces de <u>Sarotherodon</u> . . . . .	13
12A et 12B .	Fréquences des 6 unités sexuelles mises en évidence chez <u>S. niloticus</u> et <u>S. mossambicus</u> mâles . . . . .	44
13.	Comparaison des fréquences d'apparition des différents actes sexuels présentés par <u>S. niloticus</u> et <u>S. mossambicus</u> mâles au moyen du test de Chi-carré. Détails des résultats participant au test de Chi-carré . . . . .	45
14.	Valeur de Chi-carré pour laquelle l'hypothèse nulle ( $H_0$ ) est rejetée ou acceptée au seuil de 5 % . . . . .	46
15.	Comparaison des fréquences d'apparition des différents actes sexuels chez <u>S. niloticus</u> et <u>S. mossambicus</u> mâles. Tableau des valeurs de $\chi^2$ . . . . .	46
16A et 16B.	Fréquence des 6 unités sexuelles mises en évidence chez <u>S. niloticus</u> et <u>S. mossambicus</u> femelles . . . . .	52
17.	Comparaison des fréquences d'apparition des différents actes sexuels présentés par <u>S. niloticus</u> et <u>S. mossambicus</u> femelles. Détails des résultats participant au test de Chi-carré . . . . .	53

18.	Valeurs de Chi-carré pour lesquelles l'hypothèse nulle ( $H_0$ ) est rejetée ou acceptée au seuil de 5 % . . . . .	54
19.	Comparaison des fréquences d'apparition des différents actes sexuels chez <u>S. niloticus</u> et <u>S. mossambicus</u> femelles. Tableau de y . . . . .	54
20.	Tableau des données participant à l'étude de l'évolution des comportements chez <u>S. niloticus</u> et <u>S. mossambicus</u> mâles . . .	62
21.	Tableau des données participant à l'étude de l'évolution des comportements chez <u>S. niloticus</u> et <u>S. mossambicus</u> femelles .	63
22.	Evolution au cours de la parade sexuelle de <u>S. niloticus</u> et <u>S. mossambicus</u> de la fréquence de RA, PL, NI, DNP, CRE et NA Valeurs de Chi-carré pour lesquelles l'hypothèse selon laquelle l'évolution de l'activité est stationnaire est acceptée ou rejetée au seuil adopté . . . . .	64
23.	Similitude d'évolution temporelle des actes sexuels chez <u>S. niloticus</u> mâle et <u>S. niloticus</u> femelle à l'aide du test de Chi-carré . . . . .	65
24.	Similitude d'évolution temporelle des actes sexuels chez <u>S. mossambicus</u> mâles et <u>S. mossambicus</u> femelles . . . . .	66
25.	Evolution au cours de l'incitation à la ponte de la fréquence de APS, IM, RET.E, RET.S, HS, PSDNP. Valeurs de Chi-carré pour lesquelles l'hypothèse selon laquelle l'évolution de l'activité est stationnaire est acceptée ou rejetée au seuil adopté . . . . .	71
26.	Valeurs de $K^2$ pour lesquelles l'hypothèse markovienne est acceptée ou rejetée au seuil de 5 % . . . . .	79
27.	Transitions significativement communes entre les actes sexuels de 16 mâles de <u>S. niloticus</u> en contexte de cour conspécifique (tableau de y) . . . . .	83
28.	Transitions significativement communes entre les actes sexuels de 16 mâles de <u>S. niloticus</u> en contexte de cour hétérospecifique (tableau de y) . . . . .	84
29.	Transitions significativement communes entre les actes sexuels de 10 mâles de <u>S. mossambicus</u> en contexte de cour conspécifique (tableau de y) . . . . .	85
30.	Transitions significativement communes entre les actes sexuels de 10 mâles de <u>S. mossambicus</u> en contexte de cour hétérospecifique (tableau de y) . . . . .	87
31.	Transitions significativement communes entre catégories d'actes pour 16 femelles de <u>S. niloticus</u> au cours de l'incitation à la ponte conspécifique (tableau de y) . . . . .	88
32.	Transitions significativement communes entre catégories d'actes pour 16 femelles de <u>S. niloticus</u> au cours de l'incitation à la ponte hétérospecifique (tableau de y) . . . . .	90
33.	Transitions significativement communes entre catégories d'actes pour 10 femelles de <u>S. mossambicus</u> au cours de l'incitation à la ponte conspécifique . . . . .	91

34.	Transitions significativement communes entre catégories d'actes pour 10 femelles de <u>S. mossambicus</u> au cours de l'incitation à la ponte hétérospécifique (tableau de y) . . . . .	93
35.	Analyse pour les couples composés par des individus conspécifiques de l'indépendance entre les comportements des partenaires sexuels . . . . .	98
36.	Analyse pour les couples mixtes de l'indépendance entre les comportements des partenaires sexuels . . . . .	98
37A et B.	Résumé et comparaison des combinaisons comportementales mises en évidence chez des couples composés par des individus conspécifiques de <u>S. niloticus</u> et de <u>S. mossambicus</u> . . . . .	100-101
38A et B.	Résumé et comparaison des combinaisons comportementales mises en évidence chez deux types de couples (couples intraspécifiques de <u>S. niloticus</u> et couple interspécifique : <u>S. niloticus</u> mâle x <u>S. mossambicus</u> femelle) . . . . .	105-106
39A et B.	Résumé et comparaison des combinaisons comportementales mises en évidence chez deux types de couples (couples intraspécifiques de <u>S. mossambicus</u> et couple interspécifique : <u>S. mossambicus</u> mâle x <u>S. niloticus</u> femelle) . . . . .	107-108
40.	Valeurs de Chi-carré pour lesquelles l'hypothèse de croisement entre <u>S. niloticus</u> et <u>S. mossambicus</u> est acceptée ou rejetée au seuil adopté . . . . .	126

## R É S U M É

Le présent travail concerne l'analyse des mécanismes éthologiques d'isolement de deux espèces de Cichlides africains couramment utilisées en pisciculture : les Sarotherodon niloticus et mossambicus. Il comprend cinq parties : la dernière étant réservée à la conclusion générale.

- La première partie fait le point des connaissances actuelles sur l'hybridation chez les poissons Téléostéens du groupe Tilapia;
- Dans la seconde, on discute l'intérêt et les difficultés de l'application des techniques statistiques à des données éthologiques;
- Dans la troisième, on présente les espèces étudiées, le matériel d'enregistrement du comportement et on décrit les méthodes d'observation et d'expérimentation.
- Dans la quatrième, on analyse et on compare la forme, les fréquences d'apparition et l'évolution des actes intervenant dans le comportement de parade. On analyse et on compare ensuite la séquence des événements menant à la ponte et à la fécondation.

En ce qui concerne la forme, la fréquence d'utilisation des actes sexuels et le rôle que chaque acte apporte pour le succès de la reproduction, on remarque que les femelles des deux espèces montrent une extraordinaire homogénéité.

Chez les mâles, on note d'abord que le répertoire des actes sexuels n'est pas exactement le même. En ce qui concerne la forme de ces éléments, on remarque qu'il n'y a aucune similitude entre les mâles des deux espèces. Enfin, ces éléments de la cour des mâles diffèrent tant par leur fréquence d'emploi que par leur signification sexuelle.

L'analyse des séquences d'actes dans les contextes intra et interspécifiques a été effectuée pour chaque sexe et pour chaque espèce. Les résultats principaux sont les suivants :

1. L'analyse statistique montre que l'évolution d'actes menant à la ponte et à la fécondation n'obéit pas à un modèle markovien où seul l'acte précédent est lié à l'acte suivant selon un enchaînement aléatoire;
2. Quelles que soient les espèces, les séquences d'actes effectués par un poisson en contexte conspécifique et interspécifique diffèrent significativement. On conclut que la cour adressée aux femelles conspécifiques n'est pas semblable à celle adressée aux femelles hétérospécifiques. Enfin, les schémas de cour obtenus révèlent une grande hétérogénéité chez les mâles des deux espèces.

Enfin, l'étude de l'enchaînement des interactions comportementales conduisant à la ponte et à la fécondation chez des couples conspécifiques et mixtes met en évidence des voies principales et des voies secondaires. L'ordre de succession des échanges s'avère relativement homogène au niveau des voies secondaires; par contre, il diverge nettement au niveau des voies principales.

On termine le travail par quelques remarques résumant le paradoxe rencontré dans la spécificité des actes des mâles et la non discrimination perceptive des femelles; ensuite, on propose une hypothèse sur les possibilités d'obtenir des productions massives d'hybrides chez les Cichlides du genre Sarotherodon.

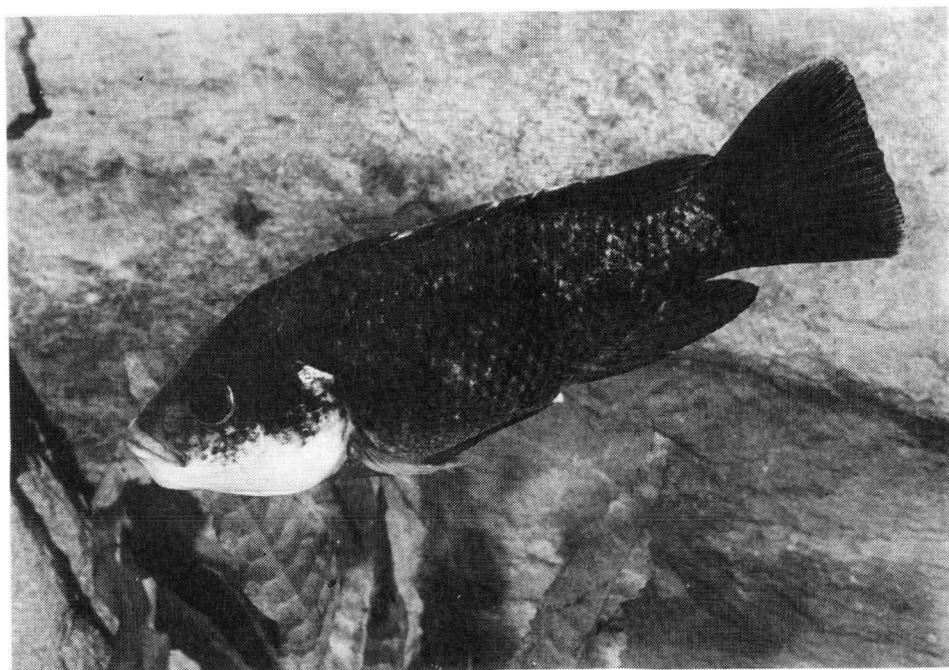


Fig. 1. Sarotherodon mossambicus de sexe mâle en parure nuptiale.  
(photo J.M. DAVENNE)

## I N T R O D U C T I O N      G E N E R A L E

=====

Le problème de l'hybridation occupe une position centrale dans de nombreux domaines biologiques, génétiques. Ce problème peut donc être examiné sous les aspects les plus divers.

Nombreux sont les naturalistes qui ont entrepris l'étude de l'hybridation dans un but purement taxinomique. Ainsi, lorsque deux formes sont soupçonnées d'appartenir à des espèces différentes, on peut chercher à les croiser afin de savoir si elles sont ou non interfécondes. D'autres chercheurs ont pratiqué ou pratiquent l'hybridation, en particulier chez les animaux domestiques, soit dans le but d'améliorer ou d'associer leurs caractères et leurs aptitudes, soit pour provoquer l'apparition de qualités nouvelles. Par ailleurs, on connaît depuis longtemps les effets, qualifiés de dépressifs, de la consanguinité. Les unions entre les individus fortement apparentés engendrent dans la plupart des cas des descendants dont la perte de viabilité ou de fertilité devient importante au cours des générations. C'est probablement à la suite d'observations de ce type que dans la plupart des sociétés humaines les mariages entre proches parents sont interdits.

A l'opposé de l'effet dépressif de la consanguinité, on connaît le phénomène de "vigueur hybride" ou "hétérosis" utilisé assez couramment en agronomie. On cultive couramment des maïs hybrides remarquables tant par leur résistance vis-à-vis des conditions climatiques défavorables que par leur excellent rendement.

Chez les poissons Cichlides, l'hybridation a fait l'objet d'un certain nombre de travaux dans les étangs de pisciculture. Dans la plupart de ces croisements, les descendants obtenus appartiennent tous au seul sexe mâle : leur élevage en étang évite une reproduction anarchique qui jusqu'alors a toujours limité l'intérêt économique de ces espèces. Enfin, comme chez les végétaux ou dans les autres groupes zoologiques, ces hybrides manifestent une vigueur et des possibilités de croissance supérieures à celles des parents. L'hybridation apparaît donc intéressante dans un but de pisciculture.

Cependant, malgré tous les avantages que les hybrides offrent du point de vue de la pisciculture, jamais les résultats des croisements n'ont été stables et reproductibles.

Une telle situation pose un excellent sujet de réflexion.

Quelles sont les causes de cette instabilité ? Les mécanismes qui empêchent les croisements interspécifiques ou bien ceux qui réduisent le plein succès de ces croisements sont-ils responsables de cette

situation ? Que faut-il faire pour stabiliser le système et obtenir des productions massives d'hybrides ?

Les questions sont clairement posées, mais le pisciculteur ou le zoologiste ne disposent que de très peu d'éléments pour formuler une réponse scientifique et détaillée. D'autre part, ces questions, pour incomplètes qu'elles soient, montrent l'impossibilité de traiter le problème de l'hybridation chez les Cichlides dans toute son étendue au cours des cinq années consacrées à ce travail. Par ailleurs, il est étonnant de constater que très peu de chercheurs se sont attachés à préciser le rôle du comportement dans la situation que nous avons évoquée ci-dessus. Pourtant, celui-ci mérite d'être pris en considération à cause du foisonnement des traits comportementaux de ces animaux. Nous n'avons donc pas manqué de porter notre attention sur cet aspect qui a jusqu'à présent été complètement négligé.

Le comportement reproducteur d'un animal quel qu'il soit est généralement fondé sur la production et la réception de stimuli par des partenaires des deux sexes. Les travaux réalisés sur les Cichlides par BAERENDS et BAERENDS VAN ROON (1950), et récemment ceux de WICKLER (1962, 1963, 1965 et 1966), FISHELSON et HEINRICH (1963), RUWET (1963), VOSS (1965-1976), VOSS et RUWET (1966), HANON (1975) ont permis de définir ces stimuli (comportementaux). Mais ces travaux, dont l'objet principal était avant tout de jeter un pont entre la systématique et l'éthologie, ne nous ont pas éclairé sur le rôle que peuvent jouer ces éléments dans l'instabilité des croisements observés chez ces animaux.

Ainsi donc, en abordant cette étude, nous nous posons les questions suivantes :

1. QUELS SONT LES STIMULI (COMPORTEMENTAUX) QUI ASSURENT LA REPRODUCTION D'INDIVIDUS CONSPECIFIQUES ?
2. CES STIMULI PRESENTENT-ILS DES PARTICULARITES QUI EMPECHENT L'HYBRIDATION ?
3. DANS L'AFFIRMATIVE, CES PARTICULARITES SONT-ELLES QUALITATIVES OU QUANTITATIVES, OU AU CONTRAIRE, SONT-ELLES A LA FOIS QUALITATIVES ET QUANTITATIVES ,
4. ENFIN, CES MECANISMES PARTICULIERS SUFFISENT-ILS POUR EXPLIQUER ENTIEREMENT LA SITUATION EVOQUEE ?

Ces questions constituent la base de notre recherche.

Notre travail a donc trait essentiellement à l'étude du mécanisme d'isolement de deux espèces de Cichlides couramment utilisées dans les piscicultures africaines et asiatiques.

Il est certain que nombre de nos résultats aboutissent à de nombreux points d'interrogation ou à la formulation d'hypothèses nouvelles. Celles-ci n'en constituent pas moins le point de départ de nouvelles recherches dont les résultats contribueront à une meilleure connaissance de l'hybridation chez les Cichlides.

Nous avons subdivisé ce travail en cinq parties.

La première revêt, à nos yeux, une importance capitale car, avant d'aborder le problème de l'hybridation, il était indispensable,

dans le cadre du travail de thèse, de présenter un résumé des connaissances acquises sur l'hybridation dans le règne animal. Cette partie, essentiellement bibliographique, et occupant les pages 4 à 36 de la thèse, n'est pas reprise dans la présente publication. Nous renvoyons le lecteur, soit à la thèse, soit aux travaux de Ernst MAYR et Jean GENERMONT, auxquels nous avons fait de larges emprunts. Le chapitre traitant plus particulièrement de l'hybridation chez les Téléostéens, et spécialement chez les poissons cichlides du groupe Tilapia, a été réactualisé avec l'aide de J.C. PHILIPPART, Directeur du centre de pisciculture expérimentale de Tihange.

La seconde partie est un jugement critique des avantages et des difficultés de l'étude quantitative du comportement animal.

Dans la troisième partie, après avoir présenté les espèces que nous avons étudiées, nous avons décrit le matériel utilisé ainsi que les méthodes d'observation et d'expérimentation.

La quatrième partie expose, dans un premier et un second temps, les descriptions et comparaisons des différents actes sexuels exécutés par nos animaux au cours du comportement de parade sexuelle (parade conspécifique, parade hétérospécifique). Ces comparaisons portent sur la forme, la fréquence et l'évolution de la fréquence de chaque activité. Dans un troisième temps, nous nous sommes attachés à la description et à la comparaison des séquences du comportement sexuel et plus particulièrement des échanges d'informations d'abord au niveau conspécifique, ensuite au niveau interspécifique. Dans un quatrième temps enfin, nous avons comparé les comportements de ponte et de fécondation.

La cinquième et dernière partie est réservée à la conclusion générale. Après avoir fait la synthèse de nos travaux, nous avons donné notre avis sur le problème de l'hybridation en général et chez les espèces étudiées en particulier.



PREMIERE PARTIE

ÉTAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR L'HYBRIDATION  
DANS LE RÈGNE ANIMAL

CHAPITRE PREMIER

HYBRIDATION CHEZ LES POISSONS TÉLÉOSTÉENS

# L'HYBRIDATION CHEZ LES POISSONS CICHLIDES DU GROUPE TILAPIA

par

Ch. N'GOKAKA et J.C. PHILIPPART

## I.O. AVANT-PROPOS

=====

L'hybridation est un phénomène largement répandu chez les poissons téléostéens dont au moins 56 familles sont concernées (LAGLER et al., 1977). Comme dans les autres groupes zoologiques, il existe des hybridations naturelles (COUSIN, 1967) et des hybridations expérimentales (DAGET et BAUCHOT, 1976) obtenues en aquarium, en milieu semi-naturel (étangs) ou par reproduction artificielle. La haute fréquence des hybridations chez les poissons téléostéens par rapport aux autres vertébrés tient à deux facteurs. La plupart des espèces ayant une fécondation externe, les produits sexuels sont simplement émis dans l'eau parfois au niveau de frayères plurispécifiques, ce qui permet la mise en contact des spermatozoïdes d'une espèce avec les ovules d'une autre espèce. Bien que plus rare, l'hybridation existe aussi chez les poissons à fécondation interne comme les Cyprinodontes vivipares. Le deuxième facteur facilitant l'hybridation des poissons est d'ordre génétique : le nombre de chromosomes varie généralement peu au sein d'un même ordre (les perciformes ont presque toujours 48 chromosomes), tandis que les chromosomes sexuels ou hétérosomes ne se distinguent jamais des autosomes (DAGET et BAUCHOT, 1976). Or, il est bien connu que les incompatibilités génétiques entre espèces de parenté phylétique voisine ont souvent pour origine soit un nombre de chromosomes différent, soit des problèmes à la méiose avec les chromosomes sexuels.

A l'exception de quelques hybridations signalées au sein du genre *Cichlasoma* sud-américain, tous les cas d'hybridation reconnus chez les *Cichlidae* se rapportent aux espèces africaines et spécialement aux "*Tilapia*" où l'on connaît (SCHWARTZ, 1983) 114 hybrides obtenus à partir de 30 espèces sur les 80 espèces répertoriées (PHILIPPART et RUWET, 1982).

## I.I. HYBRIDATION CHEZ LES INCUBATEURS BUCCAUX

=====

L'hybridation est surtout connue chez les *Cichlidae* incubateurs buccaux et en particulier dans le genre *Sarotherodon* comme le montre le tableau 1 repris de l'ouvrage de BALARIN et HATTON (1979). La plupart des cas d'hybridation ont été obtenus dans les conditions artificielles de l'étang de pisciculture ou de l'aquarium expérimental. Les hybrides apparus en milieu naturel sont beaucoup moins nombreux : *S. variabilis* x *S. niloticus* (introduit) dans le lac Victoria (WELCOMME, 1966-1967) *S. spilurus niger* x *S. leucostictus* (tous deux introduits dans le lac Naivasha (ELDER et al., 1971), *S. amphimelas* x *S. esculentus* (introduit) dans le lac Kitangiri (WELCOMME, 1966), *S. niloticus* x *S. macrochir* (tous deux introduits) dans le lac Itasy à Madagascar (LAMARQUE et al., 1975), *S. niloticus* x *S. spilurus niger* et *S. niloticus* x *S. esculentus* (tous trois introduits) dans les lacs Bunyoni et Nkugule en Uganda (BEADLE, 1974). On remarque que toutes ces hybridations

"naturelles" sont en fait la conséquence d'introductions mettant en présence des espèces originellement allopatriques.

Les premiers travaux expérimentaux sur l'hybridation, réalisés par HICKLING (1960) sur S. mossambicus femelle et S. hornorum (souche de Zanzibar), donnèrent des résultats assez surprenants quant au sex ratio des hybrides; le croisement S. mossambicus ♀ x S. hornorum ♂ produisait 100 % de mâles fertiles, tandis que le croisement réciproque donnait une proportion de trois mâles pour une femelle. Par la suite, l'existence d'un sex ratio anormal chez les hybrides a été mis en évidence pour un grand nombre de croisements (voir tableau 1). Mais des hybrides 100 % mâles n'ont été régulièrement obtenus qu'avec les croisements S. mossambicus ♀ x S. hornorum ♂ (HICKLING, 1960, 1968), S. niloticus ♀ x S. hornorum ♂ (PRUGININ; 1968) ainsi que S. niloticus ♀ x S. macrochir ♂ (LESSENT, 1966). La production d'hybrides > 90 % mâles a été observée en milieu naturel lors du croisement des deux espèces (S. spilurus niger et S. leucostictus) introduites dans le lac Naivasha (ELDER et GARROD, 1961) et de S. variabilis et S. niloticus (introduit) dans le lac Victoria (WELCOMME, 1966, 1967).

Le phénomène de vigueur de l'hybride ou hétérosis, se traduisant par un meilleur potentiel de croissance chez les hybrides par rapport aux individus de souche pure, se marque (dans le cas des populations mâles surtout étudiées en pisciculture) chez S. mossambicus x S. hornorum (HICKLING, 1960), chez S. mossambicus x S. niloticus (KUO, 1969) et chez S. niloticus x S. hornorum (PRUGININ, 1968), bien que cette dernière observation ne soit pas confirmée par les études statistiques de LOVSHIN et al. (1977). En revanche, l'hybride mâle S. niloticus x S. aureus ne présente aucun avantage de croissance sur les mâles parentaux (PRUGININ et al., 1975).

L'hybridation a parfois un effet avantageux sur certaines caractéristiques de l'amplitude écologique des espèces; le croisement de S. aureus, très tolérant au froid (mortalité à 9°C) avec S. niloticus, plus thermophile (mortalité à 13°C) fournit des hybrides ayant la résistance au froid de S. aureus (CHERVINSKI et LAHAV, 1976).

Enfin, LOVSHIN et al. (1977) et DUNSETH (1977) rapportent que les hybrides mâles S. niloticus x S. hornorum sont beaucoup plus aisément capturables à la senne en étang que les mâles S. hornorum, S. niloticus et S. aureus; dans ce cas l'hybridation affecte les composantes comportementales des réactions de fuite, d'évitement, de mise à l'abri.

## I.II. HYBRIDATION CHEZ LES PONDEURS SUR SUBSTRAT

=====

Les Cichlidae pondeurs sur substrat ont été beaucoup moins étudiés que les incubateurs buccaux. Hormis le cas encore douteux d'hybridation T. zillii x T. rendalli (deux espèces introduites et allopatriques) dans le lac Victoria (WELCOMME, 1967), les hybridations répertoriées dans ce groupe ne concernent que le genre sud-américain Cichlasoma, par exemple :

Tableau 10. Principaux cas d'hybridation interspécifique dans le genre *Sarotherodon* (d'après BALARIN et HATTON, 1979)

Femelle	x	Mâle	% de mâles dans la descendance
<i>S. mossambicus</i>	x	<i>S. niloticus</i>	-
<i>S. mossambicus</i>	x	<i>S. hornorum</i>	100
<i>S. mossambicus</i>	x	<i>S. andersonii</i>	N
<i>S. mossambicus</i>	x	<i>S. spilurus niger</i>	N
<i>S. hornorum</i>	x	<i>S. mossambicus</i>	75
<i>S. hornorum</i>	x	<i>S. niloticus</i>	-
<i>S. hornorum</i>	x	<i>S. aureus</i>	90
<i>S. niloticus</i>	x	<i>S. mossambicus</i>	50 - 70
<i>S. niloticus</i>	x	<i>S. hornorum</i>	100
<i>S. niloticus</i>	x	<i>S. aureus</i>	50 - 100
<i>S. niloticus</i>	x	<i>S. macrochir</i>	50 - 100 ?
<i>S. niloticus</i>	x	<i>S. spilurus niger</i>	85
<i>S. niloticus</i>	x	<i>S. leucostictus</i>	94
<i>S. niloticus</i>	x	<i>S. variabilis</i>	(100 ?)
<i>S. niloticus</i>	x	<i>S. galilaeus</i>	N
<i>S. niloticus</i>	x	<i>S. macrocephalus</i>	N
<i>S. aureus</i>	x	<i>S. niloticus</i>	75
<i>S. aureus</i>	x	<i>S. andersonii</i> (?)	(100)
<i>S. macrochir</i>	x	<i>S. niloticus</i>	75
<i>S. macrochir</i>	x	<i>S. mossambicus</i>	N
<i>S. macrochir</i>	x	<i>S. andersonii</i>	N
<i>S. spilurus niger</i>	x	<i>S. niloticus</i>	43
<i>S. spilurus niger</i>	x	<i>S. leucostictus</i>	95.5
<i>S. andersonii</i>	x	<i>S. mortimeri</i>	N
<i>S. esculentus</i>	x	<i>S. amphimelas</i>	-

N : sex ratio normal

Cichlasoma cyanoguttatum ♂ x Cichlasoma meeki ♀  
 Cichlasoma meeki ♂ x Cichlasoma nigrofasciatum ♀  
 Cichlasoma nigrofasciatum ♂ x Cichlasoma cyanoguttatum ♀  
 Cichlasoma nigrofasciatum ♂ x Cichlasoma spilurum ♀

Ces espèces ressemblent fortement à celles du genre Tilapia en ce qui concerne la modalité de la reproduction. OZIBKO (1971) et GRIMMINGER ont observé en aquarium la formation d'un couple interspécifique respectivement C. cyanoguttatum x C. meeki et C. meeki x C. nigrofasciatum qui s'est reproduit plusieurs fois normalement; les hybrides obtenus étaient sur le plan méristique, intermédiaires entre les deux espèces pures.

### I.III. HYBRIDATION ENTRE PONDEURS SUR SUBSTRAT ET INCUBATEURS BUCCAUX

=====

Sans que cela ait été confirmé ultérieurement, WHITEHEAD (1960) aurait observé, dans les rivières au Kenya, le croisement S. spilurus niger femelle x T. zilli mâle; les hybrides auraient eu une certaine ressemblance avec S. leucostictus. Selon ELDER et GARROD (1961), il reste cependant possible que WHITEHEAD ait confondu les hybrides avec l'espèce S. leucostictus. IBRAHIM, NOZAWA et LEMA (1976) et GEORGE (1976) rapportent l'hybridation entre T. zilli et S. andersonii dans les cages de culture à Nyegezi (Tanzanie). La réalité de ces croisements en milieu naturel ou semi-naturel est toutefois mise en doute par plusieurs auteurs (FRYER et ILES, 1972).

En aquarium, PETERS (1963) a hybridé par fécondation artificielle S. mossambicus et T. tholloni ainsi que S. spilurus niger et T. zilli. BAUER (1968) a réussi, par fécondation artificielle, à croiser T. tholloni femelle avec S. niloticus mâle. Cet auteur étudiait les relations entre les alevins et les parents et il ne mentionne rien qui concerne le comportement sexuel des alevins hybrides; on sait seulement que tous étaient du sexe femelle et qu'ils étaient mûres. CHOURROUT et ITZKOWICH (1983) ont obtenu par reproduction artificielle un petit nombre d'alevins hybrides T. rendalli ♂ x S. niloticus ♀. Dans l'ensemble, la viabilité de ces hybrides est faible.

### I.IV. INTERETS DE L'HYBRIDATION CHEZ LES POISSONS CICHLIDES

=====

#### I.IV.1. Intérêt éco-éthologique fondamental

L'hybridation interspécifique qui existe chez les cichlidés est en elle-même un phénomène biologique majeur dont l'interprétation soulève de nombreuses questions fondamentales relatives à l'écologie, à l'éthologie et à la génétique des espèces.

La compatibilité génétique (nombre, formes et structure des chromosomes) et physiologique entre deux espèces est la condition absolue nécessaire à leur hybridation. Mais des hybridations théoriquement possibles (et réalisées par exemple par reproduction artificielle) n'ont aucune chance d'avoir lieu dans la nature où les espèces occupent des aires de distribution séparées (voir PHILIPPART et RUWET, 1982). De nos jours cependant, cette donnée est complètement bouleversée car les mul-

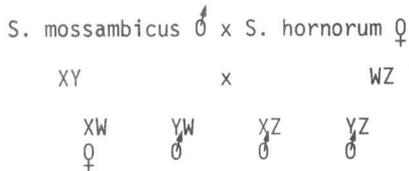
tiples transferts de tilapias, effectués en Afrique depuis les années cinquante, ont mis en présence des espèces originellement allopatriques qui tendent à s'hybrider. Pourtant, chez beaucoup d'espèces allopatriques artificiellement mises en contact, et plus encore chez les espèces sympatriques, peu d'hybridations semblent se produire en milieu naturel (FRYER et ILES, 1972) à cause d'obstacles et d'isolations de nature écologique (séparation des espèces au niveau des microhabitats) et surtout de nature éthologique, c'est-à-dire liés à l'existence de comportements reproducteurs très élaborés (formation de couple chez les pondeurs sur substrat, reproduction en arène chez les incubateurs buccaux) et de mécanismes de reconnaissance spécifique basé sur les colorations et les mouvements d'expression (RUWET et VOSS, 1974). En revanche, des hybridations sont obtenues beaucoup plus aisément quand les espèces sont volontairement ou non réunies dans des conditions tout à fait artificielles (aquarium, bassins, étangs, cages flottantes) qui favorisent une rupture de l'isolation éco-éthologique. C'est le pourquoi et le comment de ces situations qui intéressent au plus haut point les éthologistes étudiant la communication animale.

D'une manière plus générale, l'étude de l'hybridation chez les cichlidés peut être d'un appoint très précieux pour clarifier la taxinomie et la phylogénie de ce groupe en pleine spéciation. Cet objectif est ambitieux, car les cichlidés forment une famille extrêmement vaste, qui compte un nombre énorme d'espèces (plus ou moins 1.100) et on en décrit encore régulièrement de nouvelles. D'autre part, ainsi que nous le verrons par la suite, la fréquence des hybridations chez les poissons en général, et chez les Cichlides en particulier, est telle qu'il est très difficile d'arguer en faveur du rôle que peut jouer l'étude de l'hybridation dans la taxinomie et la phylogénie de cette famille.

#### I.IV.2. Intérêt pour la connaissance du déterminisme du sexe

Au plan théorique, l'existence d'un sex ratio souvent anormal chez les hybrides F<sub>1</sub> des Cichlides des genres *Sarotherodon* pose un très intéressant problème de déterminisme du sexe. Dès 1950, HICKLING émettait l'hypothèse d'un déterminisme génétique comparable à celui mis en évidence par GORDON (1947) chez *Platyopocilus* où les croisements entre souches de différente origine donnent des résultats analogues; grâce à l'étude de la transmission de caractères de coloration liés au sexe, GORDON a montré que le mâle est hétérogamétique XY et la femelle homogamétique XX dans certaines populations naturelles (région de Mexico) alors que la situation des chromosomes sexuels est inversée (femelle XY, mâle YY) dans une souche d'origine géographique différente (Honduras britannique). Selon CHEN (1969), la production d'hybrides 100 % mâles dans le croisement *S. mossambicus* ♀ x *S. hornorum* ♂ peut s'expliquer en admettant que *S. mossambicus* est femelle homogamétique (XX) et mâle hétérogamétique (XY), tandis que *S. hornorum* est mâle homogamétique (ZZ) et femelle hétérogamétique (WZ).

$$\begin{array}{cccc}
 S. \text{ mossambicus } \text{♀} & \times & S. \text{ hornorum } \text{♂} & \\
 \text{XX} & & & \text{ZZ} \\
 & & \times & \\
 \text{XZ} & \text{XZ} & \text{XZ} & \text{XZ} \\
 \text{♂} & \text{♂} & \text{♂} & \text{♂}
 \end{array}$$



Grâce à des recherches sur l'inversion du sexe par traitement hormonal (JALABERT et al., 1974), le type génétique de plusieurs espèces de *Sarotherodon* a pu être précisé comme l'indique le tableau ci-dessous d'après JENSSSEN et SHELTON (1979) et BALARIN et HATTON (1979).

Tableau 11.

Espèce	Sexe homogamétique
<i>S. mossambicus</i>	femelle
<i>S. hornorum</i>	mâle
<i>S. niloticus</i>	femelle
<i>S. aureus</i>	mâle
<i>S. mossambicus</i>	mâle
<i>S. spilurus niger</i>	femelle
<i>S. leucostictus</i>	mâle *
<i>S. variabilis</i>	mâle *
<i>S. andersonii</i>	femelle *

\* Cas douteux

La théorie simple des quatre chromosomes sexuels (LOVSHIN, 1982) n'expliquant pas les sex ratio qui résultent de certains croisements, JALABERT et al. (1971) ont suggéré l'influence probable des autosomes sur la détermination du sexe et, par la suite, AVTALION et HAMMERMAN (1978) ont élaboré une théorie explicative selon laquelle les chromosomes sexuels sont complémentés par une paire d'autosomes.

Des études récentes (MOAV et HOCHENBERG-GRUMET, 1983) ont démontré l'existence d'une différenciation de l'expression des gènes des histones chez les hybrides F1 par rapport aux parents; ce phénomène pourrait influencer l'expression d'autres gènes de l'hybride, et notamment des gènes déterminant le sexe.

Signalons enfin, pour faire un lien avec le point précédent, que les hybridations de "tilapia" qui donnent des sex ratio à forte proportion de mâles concernent des espèces (sauf dans le cas du croisement *S. niloticus* x *S. aureus*) dont les aires de distribution ne se recouvrent pas, tandis que les hybridations qui donnent un sex ratio normal concernent des espèces sympatriques (BALARIN et HATTON, 1979).

### I.IV.3. Intérêt de l'hybridation des tilapia en pisciculture

Dans les eaux tropicales, l'élevage des Tilapia se pratique depuis de nombreuses années, mais le succès de cette pisciculture a beaucoup varié. Les études faites sur la production annuelle mettent en évidence une variation de 500 à 70.000 kg par ha suivant la méthode employée, le choix des espèces et la fertilité de l'eau. Lorsqu'ils sont élevés en étangs, les Tilapia montrent une grande résistance aux mauvaises conditions d'élevage; ils se reproduisent spontanément dans des situations très variées, acceptent de très nombreux aliments naturels et artificiels et grandissent généralement très vite. Cependant, malgré tous les avantages que les Tilapia offrent du point de vue de la pisciculture, les résultats d'élevage en étangs sont rarement satisfaisants en raison de la surproduction de poissons de trop petites tailles (sans valeur commerciale). Suivant les espèces, les Tilapia commencent à se reproduire à l'âge de 3 à 6 mois et peuvent frayer 4 à 6 fois par an

suivant les conditions du milieu. On assiste ainsi à une surpopulation rapide d'individus entraînant le nanisme. Pour remédier à cet état de fait, on a essayé diverses méthodes afin de contrôler la reproduction des Tilapia (voir BALARIN et HATTON, 1979 et GUERRERO, 1982). L'élevage mixte "Tilapia-Prédateur" (Clarias-Lates-Heterobranchus-Serranochromis-Heterosis-Hemichromis) en vue de contrôler la reproduction a connu des succès très divers, soit que le prédateur ne soit pas assez efficace, soit qu'il contrôle trop efficacement la reproduction des Tilapia, auquel cas le rendement total par ha est faible. L'élevage intensif en cage flottante (COCHE, 1977) ou en bassin (MELARD et PHILIPPART, 1981; ALLISON et al., 1979) inhibe la reproduction, mais cette technique n'est pas applicable en étang où les densités nécessaires pour obtenir cet effet ne sont jamais atteintes. La culture monosexue des mâles à croissance plus rapide que celle des femelles présente un double intérêt : d'une part, elle élimine l'éventualité d'une multiplication anarchique, c'est-à-dire les risques de surpopulation et de nanisme; d'autre part, elle améliore la production marchande, à condition de charger l'étang rigoureusement avec 100 % de mâles.

Pour obtenir des populations monosexue mâle, différentes techniques ont été utilisées :

#### Sexage naturel

La technique la plus simple consiste à sexer individuellement (par examen de la papille urogénitale) les Tilapia à un poids d'environ 50 g. Toutefois, sexer sur une grande échelle les Tilapia est un travail fastidieux qui requiert beaucoup de pratique et une main d'oeuvre abondante et qualifiée. En outre, cette technique nécessite un élevage en deux temps : il faut d'abord produire les alevins et les élever jusqu'au moment où les sexes deviennent apparents (+ 50 g) et ensuite pratiquer l'élevage isolé des mâles sexés (d'où perte de la production des femelles). En région tropicale, cette technique du sexage ne semble être généralisable que dans les petites exploitations, où de faibles quantités d'alevins suffisent à l'empoissonnement d'étangs de un à quelques ares. Même effectué à petite échelle, il y a souvent des erreurs et il suffit de quelques femelles dans le lot des mâles pour provoquer l'échec (MICHA, 1974). Le sexage "manuel" est néanmoins utilisé dans les piscicultures commerciales de Tilapia en Israël et en Belgique. Lorsqu'il suffit d'accroître jusqu'à 80-90 % la proportion de mâles dans la population d'élevage en bassin ou en cage, on procède parfois à un tri mécanique basé sur le dimorphisme des tailles des mâles et des femelles.

#### Inhibition de la reproduction

La stérilisation ou la maturation retardée des Tilapia ont été obtenues par des traitements au moyen de rayons X et  $\gamma$  (Al. DAHAM, 1970), de chémostérilisants (Al. DAHAM, 1970) ou d'inhibiteurs (méthallibure) de synthèse ou de libération d'hormone pituitaire gonadotrope (DADZIE, 1974). Ces procédés onéreux sont difficilement applicables sur le terrain et certains d'entre eux sont dangereux à cause des propriétés tératogènes des produits chimiques employés (méthallibure) (BALLARIN et HATTON, 1979). La reproduction des Tilapia peut être plus naturellement inhibée en agissant sur la salinité (plus de 20 ‰ pour *S. niloticus*, in GUERRERO, 1982) ou sur la température (moins de 16-22°C selon les espèces) mais ces méthodes, de toute manière très défavorables à la croissance et à la production, sont pratiquement inapplicables sur le terrain où l'on subit les conditions climatiques et hydrobiologiques du lieu.

### Inversion du sexe par traitement hormonal

En incorporant de l'hormone mâle (méthyltestostérone ou éthylnyltestostérone) à l'aliment distribué pendant 30 à 60 jours à de jeunes alevins de Tilapia, il est possible de transformer les femelles génotypiques en mâles phénotypiques (inversion) et d'obtenir une progéniture 100 % mâle (CLEMENS et INSLEE, 1968). Cette technique coûteuse et sophistiquée est commercialement utilisée aux Philippines (GUERRERO, 1979) et en Israël (ROTHBARD et al., 1983); elle est difficilement transposable aux pays tropicaux ne disposant pas de l'importante infrastructure nécessaire au traitement hormonal de grandes quantités d'alevins.

### Production d'hybrides monosexes

Par rapport aux techniques précédentes, peu efficaces, ou fastidieuses, ou trop sophistiquées, l'hybridation d'espèces donnant une progéniture 90-100 % mâle apparaît comme un procédé naturel susceptible de résoudre le problème du contrôle de la reproduction en étang, et surtout d'améliorer, via l'élevage monosexes mâles, la productivité de toutes les formes d'élevage du tilapia en étangs, en cages, en enclos ou en bassins. Actuellement, (LOVSHIN, 1982) l'hybridation est pratiquée à l'échelle commerciale en Israël (S. niloticus ♀ x S. aureus ♂), à Taiwan (S. mosambicus x S. niloticus) et en Amérique Latine (Brésil, Panama) (S. niloticus x S. hornorum). A travers le monde, de nombreux autres projets fondent beaucoup d'espoir sur l'application de cette technique.

L'engouement pour l'hybridation ne doit toutefois pas masquer la réalité des problèmes encore associés à la généralisation de cette technique, strictement biologique certes, mais néanmoins hautement sophistiquée et d'application très difficile sur le terrain, notamment en Afrique, en dehors des grands centres spécialisés. Ce problème majeur concerne essentiellement i) l'obtention de souches pures de Sarotherodon garantissant après croisement une progéniture 100 % mâle (des souches pures sont commercialisées à des prix astronomiquement élevés) et ii) la conservation de ces souches à l'abri de toute contamination génétique. Cela étant acquis, il faut encore disposer ou élaborer les recettes pour la mise en charge des étangs (proportion des mâles et femelles, densité absolue et tailles-âges des géniteurs, durée des cycles de production) et pour la récolte des alevins. Et c'est surtout dans ce domaine qu'une meilleure connaissance des mécanismes éthologiques de l'hybridation pourrait contribuer à optimiser les systèmes de production massive d'alevins.



DEUXIEME PARTIE

CHAPITRE DEUXIÈME

JUGEMENT CRITIQUE DES AVANTAGES ET DES DIFFICULTÉS DE L'ÉTUDE  
QUANTITATIVE DU COMPORTEMENT ANIMAL

## II.0. AVANTAGES ET DIFFICULTES DE L'ETUDE QUANTITATIVE DU COMPORTEMENT

### ANIMAL

Bien qu'il soit presque inutile de justifier l'intérêt des études quantitatives dans de nombreuses branches biologiques tant les travaux à leur sujet sont nombreux, il nous faut pourtant situer l'éthologie pour souligner les aspects sur lesquels elle diffère des autres sciences.

Dans son développement primitif, la méthode éthologique était essentiellement intuitive et qualitative. Cette méthode, savamment utilisée par les fondateurs de l'éthologie moderne, avait permis en quelques années d'élaborer une synthèse explicative du comportement qui a rendu de nombreux services. Mais, malgré son apport indiscutable quant à la compréhension des actions de l'animal, on doit cependant lui reconnaître certains défauts. En effet, il faut d'abord reconnaître que les conclusions et les modèles explicatifs qu'elle permet d'élaborer ont toujours souffert d'une certaine imprécision. Le chercheur qui suit cette méthode observe le comportement de l'animal qu'il étudie et ensuite essaie immédiatement de l'expliquer. Ce faisant, il est amené à concentrer son attention sur des aspects particuliers qu'il juge de première valeur, ce qui bien sûr lui masque des détails, secondaires certes, mais cependant non négligeables. De plus, comme le fait remarquer si bien TINBERGEN, la démarche éthologique ne permet que difficilement d'établir une preuve concrète des hypothèses qu'elle avance. La synthèse explicative qu'elle réalise se fait en effet à partir d'observations qualitatives selon un processus qui relève de l'induction et de la déduction logique mais où l'influence de l'observateur est mal définie.

L'expérimentation ultérieure, qui devrait justifier avec plus de rigueur les hypothèses avancées, reste trop souvent influencée par ces mêmes hypothèses et, de ce fait, n'atteint pas son type d'objectivité propre. L'objectivité des conclusions n'est donc garantie que par la rigueur du raisonnement de leur auteur, laquelle peut difficilement être démontrée de façon formelle. L'éthologiste peut de cette manière élaborer des concepts de très grande valeur mais dont la validité n'est pas évidente.

Devant cette situation, il a dû faire appel à d'autres techniques, telle que la méthode quantitative.

L'étude de la causalité du comportement a été fortement influencée par la pensée de LORENZ (1935-1937), mais c'est à TINBERGEN (1963; et in BALTHAZART, 1971-1972) que nous devons la première formulation précise et complète des méthodes d'analyse de la causalité que nous pouvons d'ailleurs rappeler brièvement. En effet, TINBERGEN distingue trois types de méthodes dans l'analyse de la causalité :

- L'analyse de la forme :  
Plusieurs attitudes peuvent être composées par un certain nombre d'éléments identiques. Il est possible que ces attitudes partagent des facteurs causaux.
- L'analyse de la situation extérieure :  
La situation dans laquelle un comportement apparaît peut apporter elle aussi des renseignements de nature causale. Par exemple, si un comportement donné se produit exclusivement en présence d'un conjoint possible, on peut raisonnablement en déduire qu'une tendance sexuelle prend part à l'apparition de ce comportement.
- L'analyse des associations temporelles :  
Cette méthode permet de baser l'analyse de la causalité sur des données quantitatives. Elle permet ainsi de voir quelles sont les ten-

dances présentes, d'obtenir une mesure de l'importance de chacune des tendances par la proportion d'activités associées qui les représentent; enfin, cette méthode permet d'obtenir une estimation du niveau absolu d'activation de ces deux tendances. On doit donc reconnaître l'apport incontestable de la statistique dans l'étude de la causalité du comportement animal puisque déjà ici sa démarche permet de tirer, par déduction stricte, des explications dont l'objectivité ne peut être mise en doute.

Depuis, l'étude des associations temporelles entre les mouvements d'un animal ou entre les mouvements d'un groupe d'animaux a permis à plusieurs auteurs (ANDREW, 1965; BLURTON-JONES, 1968; NELSON, 1965; PETER J.B.; SLATER et al., 1972; BURTON, 1969; BALTHAZART, 1971-1972; et autres) de mesurer par la méthode des corrélations le degré d'association causale des mouvements étudiés. Tous ont appliqué et confirmé la théorie de TINBERGEN sur la structure hiérarchique du comportement. L'animal est observé pendant une longue période et chaque activité est dénombrée sur une échelle de temps. Ce dénombrement analysé met en évidence des corrélations positives ou négatives entre les fréquences des différentes activités. L'analyse suggère que les activités apparaissent en groupes et que celles appartenant à un groupe donné sont plus ou moins incompatibles avec celles groupées dans un autre ensemble. C'est ce que fit WIEPKEMA (1961). En effet, étudiant la façon dont toute une série de comportements se succèdent au cours du cycle de reproduction de la Bouvière (Rhodeus amarus, Block), WIEPKEMA se rend compte que cet animal présente une douzaine de comportements bien stéréotypés. Il tint le raisonnement suivant : quand on observe toute une série de séquences de comportements, on s'aperçoit que l'on a les séquences A, B, C, D, E, K et d'autres on a les séquences A, C, D, B, K. On peut alors se demander, en répétant les séries d'observations, s'il est possible de prévoir quel comportement on va avoir en fonction du comportement qui vient de se produire, autrement dit s'il est possible de prévoir la séquence comportementale. C'est ce qu'il parvint à montrer statistiquement par l'analyse factorielle des corrélations entre les mouvements. Chaque comportement apparaît alors comme un vecteur. En fonction des corrélations qui les lient aux autres, les vecteurs apparaissent regroupés autour des axes principaux. La distance séparant deux vecteurs exprime le degré de corrélation qu'il y a entre eux, c'est-à-dire la probabilité qu'il y a de les voir apparaître ensemble. Et on constate que, dans ces conditions, tous les différents comportements qui ont été étudiés dans le comportement reproducteur de la Bouvière se répartissent, tous les calculs de corrélation étant faits, entre trois groupes principaux :

- agressifs;
- fuite;
- sexuels.

On peut donc regrouper aisément plusieurs mouvements en fonction de la similitude des facteurs causaux qui provoquent leur apparition. Il est clair que cette méthode d'analyse de la causalité par le biais des données quantitatives a éclairci l'étude des conduites animales. Son rôle est très net puisqu'elle nous permet désormais de proposer une hypothèse de travail synthétique concernant la structure hiérarchisée du comportement animal.

La fécondité de l'analyse statistique dans l'étude du comportement animal n'est pas près d'être épuisée.

Toute l'étude des réponses composites en est une preuve. En fait, lorsqu'on observe les animaux, le schéma "il y a une combinaison de stimuli qui agit sur des mécanismes de sélection des stimuli et qui permet de débloquent un comportement déterminé" apparaît un peu simpliste dès lors que l'analyse statistique est devenue

courante en éthologie. En fait, si on poursuit par exemple l'analyse statistique proposée par WIEPKEMA dans l'étude du comportement reproducteur de la Bouvière, on voit qu'il y a des comportements qui se situent entre deux faisceaux. On ne sait pas les attribuer à l'un ou l'autre groupe. Ce sont des comportements mélangés résultant des conflits entre systèmes différents et que l'analyse statistique peut désormais situer. Nous disposons ainsi d'un outil très efficace qui nous aide à confirmer la notion de BAERENDS concernant la hiérarchisation du comportement et à enlever toute rigidité au schéma explicatif de TINBERGEN.

Le principe du conditionnement opérant, utilisé pour mesurer l'intensité d'une motivation, base son analyse sur les données quantitatives. On sait depuis que toute situation de conditionnement opérant implique une relation entre une réponse de l'organisme et un renforcement. Selon le problème étudié, l'expérimentateur peut disposer d'une réponse opérante susceptible de variation de débit, de fréquence à obtenir aisément de l'animal, peu sujette à se modifier sous l'effet de la fatigue. Une réponse qui réunit toutes ces qualités, et qui "a fait fortune" : c'est la pesée sur un petit levier (RICHELLE, 1966). L'enregistrement de ces pesées qui constituent la réponse et la distribution temporelle de leurs fréquences donne une mesure de la motivation et de son évolution.

L'éthologie comparative, dont les principaux concepts ont été fortement influencés par LORENZ et TINBERGEN, se fonde sur l'inventaire et la description des patrons-moteurs hérédités (fixed action pattern), les mouvements expressifs et les patrons de coloration. S'il est plus rare d'observer de véritables patrons-moteurs hérités, par contre les mouvements expressifs, c'est-à-dire les ensembles comportementaux expressifs, base indispensable à toute étude comparative, ont une constitution très semblable chez les espèces proches parentes, ce qui complique la tâche des taxonomistes. Cependant, malgré cette parenté de forme et d'origine, chaque espèce dans une même séquence peut soit insister sur cette même séquence, soit sur les parties différentes de cette même séquence. C'est le cas du comportement par lequel les Laridés marquent leur présence au territoire (cfr. TINBERGEN, 1959, in RUWET, 1969). Ici encore, la quantification et l'analyse statistique s'avèrent indispensables dans le but de préciser d'une part les frontières exactes et, d'autre part, le traitement quantitatif est nécessaire parce qu'il sera pratiquement impossible de décider si oui ou non il y a une différence entre les deux formes similaires. La comparaison des systèmes de stimulation chez deux formes de Drosophiles : Drosophila pseudoobscura (forme A) et Drosophila persimilis (forme B) qui sont presque impossibles à séparer sur la base de critères morphologiques est une belle illustration de ce qui vient d'être évoqué. Dans ce genre, les mâles stimulent les femelles au moyen de quatre modes principaux : stimulation chimique, tactile, visuelle et enfin la stimulation auditive. Ce dernier stimulus de la parade, qui constitue un véritable chant que l'on peut enregistrer, est le mieux connu et, dans bien des espèces, sa prédominance parmi les facteurs qui rendent la femelle réceptive fait peu de doute. SHOREY (1962) et WALDROW (1964) ont été les premiers à décrire les sons produits par les manoeuvres alaires des mâles, mais notre connaissance des aspects acoustiques de la parade nuptiale de Drosophila a été considérablement augmentée par le travail quantitatif de BENNET-CLARK (1970); BENNET-CLARK et EWING (1967, 1968, 1969, 1970). Chez les deux formes, comme chez toutes les Drosophiles, ce chant est discontinu : il comporte une succession d'émissions dont chacune dure quelques millisecondes, séparées par les intervalles de quelques dizaines de millisecondes. Les auteurs ont montré, après l'étude quantitative, que les chants des mâles A et B diffèrent par la fréquence du son émis durant chaque émission, par la

durée de l'intervalle entre deux émissions successives; par exemple, il est de 34 ms à 25°C chez *D. pseudoobscura* et de 42 ms chez *D. persimilis*. Grâce donc à la quantification des chants émis, on a réussi à séparer ces deux formes en deux espèces distinctes qui avaient été autrefois considérées comme une seule.

Au niveau intraspécifique, les mêmes constatations ont été faites. Dans le groupe *melanogaster*, par exemple, les intervalles à 25°C sont les suivantes : 34 ms pour *melanogaster*, 42 ms pour *erecta*, 48 ms pour *simulans*, 52 ms pour *teissierae* et 96 ms pour *yakuba*.

Grâce aussi à la quantification du chant, les chercheurs étudiant la parade chez les Oiseaux ont noté également la nature quantitative des différences chez les espèces apparentées (HINDE, 1959).

En définitive, l'étude quantitative des mouvements expressifs chez les espèces voisines permet donc de déceler des différences dans la fréquence d'emploi, la durée de l'intervalle ou dans l'intensité de ceux-ci. De telles analyses aident considérablement à élucider la systématique dans de nombreux groupes zoologiques.

De plus, au cours des parades sexuelles, sociales ou jeux d'ensemble, les espèces voisines peuvent utiliser, dans un ordre propre à chaque espèce, les patrons-moteurs hérités en commun. Seule l'étude de l'association temporelle des différents mouvements peut confirmer l'existence ou l'absence des combinaisons spécifiques. L'utilisation de cette technique quantitative, alors que la technique traditionnelle basée sur la forme des mouvements était épuisée, a permis à de nombreux spécialistes dont LORENZ de décrire plus élégamment les parades des Canards de surface, définissant ainsi la position systématique de chaque espèce au sein du groupe.

Dans la recherche éthologique, on se pose le plus souvent une foule de questions : les individus témoins se comportent-ils différemment que les sujets soumis à l'expérimentation (par exemple, les mâles d'une espèce donnée se battent-ils plus que les mâles d'une telle autre espèce ?), les séquences d'une telle action diffèrent-elles des séquences du modèle dû au hasard ? En dehors des données quantitatives, on ne peut pas répondre d'une manière évidente à ces quelques questions. D'une manière générale, il est très rare, de nos jours, d'extraire toute la substance d'une expérience biologique sans soumettre les observations à une analyse statistique convenable. L'emploi des méthodes statistiques pour la planification, puis l'interprétation des expériences, est devenu, au cours de ces dernières années, une pratique tout à fait courante chez les biologistes et chez les agronomes. On ne conçoit plus maintenant qu'un "essai au champ" puisse être valablement réalisé sans que la disposition des parcelles soit conforme à des règles qui permettent d'obtenir, avec une approximation mesurable, l'ensemble des renseignements que l'on attend de l'essai et, parfois, quelques autres par surcroît. Mais cela ne se fait pas sans peine, surtout dans le domaine qui nous intéresse. En effet, malgré ces avantages combien multiples, il reste que l'introduction de l'analyse statistique comme méthode de l'étude du comportement animal présente beaucoup de difficultés théoriques et pratiques. L'éthologie étant une science neuve et analysant des phénomènes très complexes, on comprend aisément que le degré de précision auquel est parvenue cette technique soit assez faible. La principale raison est qu'il est presque impossible de mesurer une motivation. Le plus souvent, on s'appuie sur des méthodes indirectes pour estimer son importance. L'étude quantitative du comportement apparaît dès lors comme une opération aléatoire. D'autre part, nous ne travaillons pas sur une batterie de test reproductibles dans des conditions expérimentales suffisamment identiques. Le botaniste qui compare deux espèces de plantes, mesure la hauteur, la surface foliaire quand il le décide. L'éthologis-

te, qui doit observer l'animal vivant, intact, si possible dans son milieu, de façon à inventorier et décrire l'assortiment complet de ses comportements, est confronté aux facteurs du milieu. De ce fait, les différences entre les observations peuvent vraisemblablement être une source d'erreur. Par exemple, il peut être en train de pleuvoir pendant une observation et non pendant une autre; quelques périodes d'observation peuvent se produire alors que les animaux viennent de se réveiller; d'autres quand ils ont récemment vu un prédateur. Ainsi, l'uniformité entre les observations tendra à être faible, ce qui ne permet pas d'éviter de tomber dans des préjugés qui rendent difficile l'énoncé de conclusions sur la population dans son ensemble.

Même quand on contrôle parfaitement les facteurs du milieu (ce qui n'est possible que dans les conditions de laboratoire), la validité des résultats n'est qu'empirique. En effet, le comportement des animaux en captivité reflète rarement le comportement de l'animal à l'état libre. Par exemple, en aquarium, le poisson confronté à un rival, la femelle mise en présence d'un mâle n'a aucune possibilité de se soustraire à cette présence ou à celle du groupe de poissons avec lequel il cohabite. Certains comportements peuvent ou ne peuvent pas apparaître à cause des contraintes du milieu de captivité. Ainsi, la fréquence de certains éléments comportementaux en relation avec sa motivation peut être plus ou moins variable. Ce type d'analyse n'aura d'objectivité qu'en comparant les résultats obtenus dans les conditions naturelles et dans plusieurs contextes expérimentaux analogues (ce qui ne peut être réalisé que de façon rarissime). Comme nous l'avons signalé, c'est à BAERENDS et à TINBERGEN que nous devons le schéma organisant le comportement en niveaux hiérarchiques d'intégration. Nous sommes certains que l'idée de séquences comportementales est dérivée de ce schéma. Cette méthode, qui consiste à découper l'activité de l'animal en certain nombre de mouvements ou patrons-moteurs, largement répandue en éthologie, n'est rigoureuse que lorsque les mouvements de l'animal sont suffisamment constants et stéréotypés de sorte que l'on puisse considérer que tous les mouvements que l'on décrit sous un même nom sont absolument identiques. Ce qui est rarement le cas. En effet, si les différents mouvements de l'animal sont assez aisément identifiables (lorsqu'ils se représentent avec une intensité suffisante), ils restent cependant très variables quant à leur forme, leur orientation et surtout leur intensité ou leur durée. Ceci limite grandement la précision de l'analyse que l'on peut espérer obtenir. Par exemple, l'éthologiste qui étudie la causalité du comportement lors de l'enregistrement des données compte de la même manière des mouvements qui, s'ils se ressemblent, diffèrent cependant par une ou plusieurs des caractéristiques citées. Or, il est évident que ces différences comportementales expriment une différence de la causalité sous-jacente. Le plus souvent, ces différences ne sont pas notées lors de la prise des données par la technique utilisée et, dès lors, l'analyse reste assez grossière. Il serait donc souhaitable de pouvoir scinder le comportement de l'animal en unités beaucoup plus nombreuses, et par là plus homogènes, unités qui tiendraient compte de toutes les caractéristiques des mouvements de l'animal (forme, orientation, intensité), ce qui est difficilement réalisable.

De plus, le déroulement de la séquence comportementale peut présenter une certaine variabilité. On sait qu'une séquence comportementale est constituée d'une succession temporelle plus ou moins fixe d'actes moteurs différents ou répétitifs. Chaque acte moteur peut être considéré comme un acte consommatoire par rapport à l'acte qui le précède ou comme un acte appétitif par rapport à l'acte suivant. Le passage d'un acte à l'autre dépend de plusieurs facteurs, notamment les

stimuli déclencheurs, les stimuli supprimeurs, et enfin les seuils de réaction. Par ailleurs, en particulier chez les animaux supérieurs, dans une chaîne homogène d'actes fonctionnels, c'est-à-dire orientés vers une finalité unique, conservatrice de l'espèce, peuvent se succéder sans transition des maillons instinctifs innés et des maillons acquis individuellement. L'intégration dans une même séquence comportementale de composantes innées et de composantes acquises a été appelée par LORENZ (1970) "alternance instinct-dressage". La nature d'une telle alternance réside dans le fait que dans le déroulement d'une chaîne d'actes par ailleurs innés et instinctifs, est inséré un acte de dressage qui doit être acquis par chaque individu au cours de son développement ontogénique. A cet effet, la chaîne d'actes innés possède une faculté d'acquérir qui peut être plus ou moins considérée comme une lacune. Cette faculté d'acquérir peut être d'une nature très spécifique et les innovations acquises par l'apprentissage se répandent dans le groupe; mais elle peut aussi manifester une certaine variabilité au sein de l'espèce.

De telles situations compliquent davantage l'utilisation de la statistique en éthologie.

Certaines méthodes de description du comportement, par exemple la description orale que l'on utilise le plus souvent en milieu naturel, sont fatalement entachées d'erreurs : les mouvements se présentant à de trop faibles intensités sont difficilement reconnus; de même, lors de séquences très rapides, certains mouvements peuvent échapper à l'observateur. Ces erreurs sont probablement très importantes. En effet, les observations les plus banales ont montré que des enregistrements d'un même poisson réalisés simultanément par deux observateurs indépendants diffèrent parfois de façon très marquée. Cela est dû essentiellement à des différences d'interprétation des mouvements d'intensité faible. Deux personnes différentes ne décident pas de la même façon du seuil à partir duquel on considère qu'un mouvement se produit. En plus, l'enregistrement des durées est soumis à d'autres erreurs provoquées par les délais de réaction de l'observateur (temps mis pour identifier et nommer un comportement). Tout cela signifie que l'enregistrement des observations tel qu'on le réalise le plus souvent souffre d'une certaine imprécision, et les résultats des tests statistiques ne peuvent qu'être approximatifs.

L'étude quantitative du comportement animal comporte certes des avantages, mais il y a de nombreuses difficultés suivant que l'on décide d'observer l'animal dans les conditions naturelles ou en captivité. La personne organisant le plan d'étude du comportement doit en tenir compte. L'approche la plus féconde dépendra de l'aspect particulier du comportement qu'on étudie. Il serait beaucoup plus pratique d'adapter l'étude quantitative du comportement au laboratoire, mais il y a également des difficultés dans la tentative de généraliser de tels résultats.

Après avoir discuté des aspects généraux et tenté de répondre à la question : "pourquoi quantifier le comportement animal ?", nous devons à présent essayer de répondre à une autre question : "que doit-on quantifier ?".

## II. I. LES CATEGORIES DE COMPORTEMENTS ET TYPES DE DONNEES

=====

L'étude du comportement animal repose essentiellement sur l'étude des éléments comportementaux génétiquement déterminés et phylogénétiquement adaptés. Ce sont les organes éthologiques. Le plus

élémentaire de ces comportements est le patron-moteur hérité (fixed action pattern) (TINBERGEN, 1953; in RUWET, 1969).

Le patron-moteur hérité, ou F.A.P., est une coordination héréditaire de contractions musculaires. Une fois libéré, le F.A.P. se déroule en effet sous une forme fixe, indépendante et résistante à l'environnement immédiat. Des combinaisons déterminées d'excitation agissent comme des clefs en déclenchant de manière très spécifique des réactions déterminées. Ces mêmes réactions peuvent ne pas être déclenchées par des combinaisons d'excitations très semblables. Il existe donc une corrélation qui, un peu comme une serrure complexe, ne répond qu'à des combinaisons déterminées d'excitations et déclenche l'acte moteur. L'expérience susceptible de démontrer de la manière la plus probante l'indépendance totale de l'acte moteur par rapport aux excitations est celle que LORENZ a désignée par réaction à vide. Si un acte moteur n'a pas été déclenché pendant un certain temps, le seuil à partir duquel agissent les excitations nécessaires à son déclenchement s'abaisse considérablement. Le seuil d'abaissement des excitations déclencheuses peut tomber si bas que la réaction longtemps contenue éclate finalement sans excitation apparente. Ce sont ces comportements à vide qui nous incitent à trouver la preuve de l'innéité de l'acte moteur. Il est donc important de constater que ces coordinations motrices héréditaires sont très stables et conservatrices. Leur importance dans l'étude du comportement est évidente : elles permettent d'établir l'unité d'un groupe taxonomique (LORENZ, 1970, in VOSS, (1976-1977)).

Le patron-moteur hérité se caractérise donc par :

- la programmation génétique;
- son indépendance par rapport à l'expérience;
- la rigidité de forme (stéréotypie) même dans les conditions environnementales très diversifiées;
- la dépendance quasi totale aux stimulations internes;
- la spontanéité de réponse;
- une fois déclenché par un stimulus particulier, le comportement s'achève complètement.

Grâce à ces caractères, les patrons moteurs hérités se révèlent extrêmement utiles pour la caractérisation de groupes taxonomiques (SCHLEIDT, 1964; EIBL-EIBESFELDT, 1970; LORENZ, 1970). Ce sont des éléments très utiles dans l'étude quantitative du comportement. Seulement, si on pouvait observer de véritables F.A.P., cette quantification serait chose assez facile. Malheureusement, cela est loin d'être le cas. En effet, l'acte comportemental (mouvement, émission sonore, sécrétion d'une substance) tel qu'il est observé est généralement constitué par la combinaison simultanée ou successive d'un ou de plusieurs patrons-moteurs hérités (F.A.P.) dont la forme est indépendante de l'environnement, et d'une composante taxique ou d'orientation qui, elle, dépend constamment de la stimulation extérieure. Contrairement à l'acte d'exécution, cette sorte de mouvement n'est pas caractérisé par une manifestation motrice stéréotypée, mais plutôt par sa variabilité, sa plasticité, ainsi que par son caractère dirigé

D'autre part, grâce aux techniques d'enregistrement sonore, visuel et quantitatif, les méthodes d'observation se sont perfectionnées et le concept de F.A.P. a évolué. En effet, les études récentes montrent que la composante fixe, innée, le F.A.P. n'était pas tout à fait aussi rigide qu'il était supposé auparavant. Le F.A.P. varie chez un même individu et chez les individus d'une même espèce.

## La variabilité des actes moteurs

Une des raisons fondamentales pour laquelle les éthologistes ont souvent tenté de mettre l'accent sur la fixité du patron-moteur hérité, c'est qu'auparavant leurs travaux se concentraient surtout sur les mouvements signaux, spécialement chez les oiseaux et les poissons. D'autre part, avec l'hypothèse selon laquelle les patrons-moteurs étaient hérités, peu de gens se sont intéressés à leur ontogenèse; aussi, peu de travaux ont été consacrés à la mesure de leur variabilité alors que leur invariabilité était considérée comme une loi. L'élargissement du champ d'investigation, notamment les observations des mouvements signaux chez les vertébrés supérieurs, les progrès des techniques d'enregistrement, ont permis à certains auteurs, dont BARLOW (1970) et SCHLEIDT (1974) d'adopter une attitude interrogative sur la variabilité des patrons-moteurs hérités. En fait, bien des actes moteurs, et particulièrement les plus simples d'entre eux, comme la coordination des mouvements de la marche, sont susceptibles de variations. Les expériences de BETHE (in LORENZ, 1970) sur l'aptitude à la régulation des mouvements de la marche chez les animaux les plus variés l'ont confirmé.

D'autre part, nous pouvons aussi considérer les différences d'intensité dans le déroulement d'actes-moteurs. On doit se garder de croire que les actes-moteurs ne se manifestent qu'absolument ou pas du tout. Selon LORENZ (1970), pratiquement tous les actes instinctifs d'une espèce animale sont perceptibles dans le comportement d'un individu de cette espèce, ne serait-ce éventuellement que sous la forme d'une réaction d'intensité très faible, donnant une indication sur les chaînes d'actes auxquels elle correspond. Ces indications disent à l'observateur averti dans quelle direction, si l'intensité de la réaction était suffisante, s'effectueraient les actes de l'animal; comme ils nous dévoilent pour ainsi dire les intentions de l'animal, ces commencements d'actes sont souvent désignés par "mouvements d'intention" (RUWET, 1969, p. 122). Si nous faisons abstraction du fait que, chez certaines formes sociales d'animaux, ces mouvements d'intention ont acquis une signification secondaire, comme moyen expressif, destiné à transmettre un état d'esprit d'un animal à l'autre, il nous faut reconnaître qu'entre les mouvements d'intention à peine ébauchés et uniquement perceptibles par celui qui connaît bien le comportement en question, et les processus achevés, destinés à remplir la fonction conservatrice de l'espèce de la réaction, il y a toutes les sortes de transitions imaginables. Le comportement du Héron bicolore à l'époque de la construction du nid pendant la période de reproduction peut servir d'exemple pour illustrer l'existence de degrés d'intensité dans le déroulement d'actes-moteurs :

"L'oiseau, posé au début du printemps sur des branchages, indique au spécialiste que ses réactions de reproduction sont en train de s'éveiller uniquement parce qu'il passe sans transition du repos le plus absolu à une excitation apparente, qu'il se penche, saisit une brindille dans son bec et exécute, même une seule fois, la coordination des mouvements de la construction du nid, pour retomber, un instant plus tard, apaisé, dans le repos précédent." (LORENZ, 1970).

A partir de ces actes préliminaires à peine ébauchés, se développe imperceptiblement, au cours des jours et des semaines suivants, le processus des actes de construction menant à la réalisation d'un nid.

De plus, l'intensité avec laquelle se déroule un acte est fonction de ce qui l'a précédé. Par l'action répétée d'une situation excitatrice demeurant identique à elle-même, l'intensité avec laquelle se déroulera un acte-moteur peut aussi bien être abaissée par la fatigue

ou l'accoutumance. Un exemple bien connu de diminution de l'excitation nous est fourni par les réactions de fuite d'animaux sauvages en train de s'appriivoiser. Les excitations provoquées par l'approche de l'homme en-deçà d'une certaine distance de l'animal provoquent des réactions d'intensité décroissante jusqu'à ce que les violents mouvements de fuite originels cèdent la place à un léger tresaillement ou même à une absence totale de réaction. L'animal, pendant qu'il s'accoutume à l'excitation, se comporte exactement comme si c'était l'intensité de l'excitation qui allait en décroissant. C'est ainsi que la même excitation peut déclencher des réactions différentes liées de fait à des excitations de force différente.

D'autre part, la manière de se dérouler d'un acte est fortement influencée par l'expérience individuelle. Celle-ci détermine dans une certaine mesure l'intensité avec laquelle l'acte se déroulera ainsi que la nature de cette réaction face à une excitation donnée. On peut même dire que, dans certains cas, cette influence revêt un caractère adaptatif. Par exemple, l'intensité décroissante avec laquelle se manifeste la réaction de fuite d'un animal qui s'appriivoise n'engendre pas une seule combinaison de mouvements qui ne corresponde à un degré déterminé de la réaction et qui ne puisse être déclenchée à tout moment, donc sans être précédée de la moindre expérience, par une excitation déterminée plus ou moins forte. Les réactions correspondant à des excitations d'intensité déterminée restent semblables à elles-mêmes avec une fidélité proprement "photographique", indépendamment du moment historique de leur déclenchement (LORENZ, 1970).

Enfin, les interactions entre inné et acquis sont très nombreuses et les comportements typiques observables d'une espèce ne sont jamais exclusivement innés. Ce n'est pas parce qu'un comportement est stéréotypé et identique chez différents individus qu'on peut le qualifier d'inné; car il est normal que des individus de même espèce, placés dans des circonstances identiques, aient tendance à apprendre la même chose et à l'exprimer de la même façon (RUWET, 1969). Une stéréotypie donnée peut donc être une habitude acquise. Un exemple bien connu à cet égard est le chant de nombreux passereaux qui est composé à la fois d'un élément fixe hérité, et d'éléments acquis par l'imitation.

BARLOW (1970) propose de remplacer le terme de "fixed action pattern" (F.A.P.) par celui de "modal action pattern" (M.A.P.) de façon à ce que le concept du moyen d'expression contenu dans le F.A.P. exprime mieux les faits essentiels du phénomène expressif, à savoir le concept spatiotemporel de mouvements coordonnés et la façon de les grouper qui rend le comportement reconnaissable. Le concept du M.A.P. déterminé serait donc plutôt opérationnel. Il s'appliquerait communément à l'espèce mais le rôle exercé par l'influx périphérique resterait à déterminer dans chaque cas. De la sorte, la classification du comportement serait basée sur la structure même du comportement. Le concept du M.A.P. proposé par BARLOW nous paraît ainsi très important lorsque notre intérêt est dans le choix des catégories de comportement pour la collection des données quantitatives.

Comme nous le voyons, l'analyse de tous les comportements animaux nous amène à constater que le patron-moteur hérité est un ensemble plus ou moins variable. Cette variabilité dépend de la fonction du comportement. Par exemple, le même mouvement des chélicèdes d'un Crabe araignée est plus variable lorsqu'il remplit une fonction alimentaire que lorsque sa fonction est communicative (HAZLETT, 1972). Le patron-

moteur fixe (F.A.P.) se construit au cours de l'ontogenèse de l'individu et peut, chez certains groupes zoologiques, dépendre d'un apprentissage social et devenir une tradition culturelle. Dans tous les cas, le concept de F.A.P. est beaucoup plus théorique que pratique. Dans la pratique, on accorde une place de choix aux mouvements expressifs (déclencheurs) utilisés comme moyen de communication dans la vie sociale des animaux.



TROISIEME PARTIE

CHAPITRE TROISIÈME

MATÉRIELS ET MÉTHODES

### III.0. LES POISSONS

=====

#### III.0.1. Le choix de *S. niloticus* et de *S. mossambicus*

Le choix de *S. niloticus* et de *S. mossambicus* a été dicté par des raisons d'ordre économique. Notre objectif étant de tester l'hybridation, le premier impératif à satisfaire concernait les espèces qui ont un intérêt parmi les milieux piscicoles.

D'autres raisons pourtant rendaient ce choix intéressant. Ces espèces étant bien connues (SEITZ, 1949; BAERENDS and BAERENDS VAN ROON, 1950; PETERS, 1961; BAERENDS et BLOKZYL, 1963; NEIL, 1964; BURTON, 1970; VOSS, 1975; HANON, 1978), il était possible de choisir avec sûreté les éléments comportementaux que nous voulions comparer. Utilisant des patrons moteurs connus, nous limitons au maximum les imprécisions d'observation inhérentes à toute première description.

#### III.0.2. Origine et distribution

*S. niloticus* a une très large distribution couvrant les bassins du Nil, du Tchad, du Niger, du Sénégal et du Jourdain, ainsi que les lacs Turkana et Mobutu, résultant d'une interconnection des bassins du Tchad et du Nil (fig. 2). Originaire du Haut-Nil ugandais, l'espèce a d'abord progressé vers le sud en colonisant tous les lacs du Graben jusqu'au Tanganyka et même le Lualaba, alors lié au Nil avant sa capture par le Congo. Elle a ensuite colonisé le centre et l'ouest africains par les bassins du Tchad et du Niger. Il semble que son expansion est encore en cours. Elle n'a pas atteint la Gambie, ni certains affluents du Haut Niger, et est rare dans les rivières côtières de l'Afrique Occidentale.

La distribution naturelle de *S. mossambicus* couvre la côte est de l'Afrique depuis le nord du Kenya jusqu'au sud du Tanganyka (fig. 3). Il peuple les eaux calmes associées au système de drainage côtier de cette région (COPLEY, 1958). Depuis plus de trente ans, il a été introduit en Asie du Sud et en Polynésie où il se reproduit très bien dans un habitat tel que les rizières par exemple (CHIMITS, 1955) et où il constitue un apport en protéines très appréciable.

#### III.0.3. Caractères anatomiques

*Sarotherodon niloticus* a fait l'objet de nombreuses études systématiques, notamment celles réalisées par L.X. BOEL (1970) nous limiterons à reproduire ci-après les caractères anatomiques qui singularisent l'espèce.

*S. niloticus* se reconnaît immédiatement aux rayures verticales de sa nageoire caudale. La bouche protractile se trouve sous la narine. La nageoire dorsale, faite d'une seule pièce, comprend une partie épineuse où l'on peut compter 17 ou 18 épines et une partie molle ayant 12 à 14 rayons mous. Ecailles en lignes longitudinales 29 à

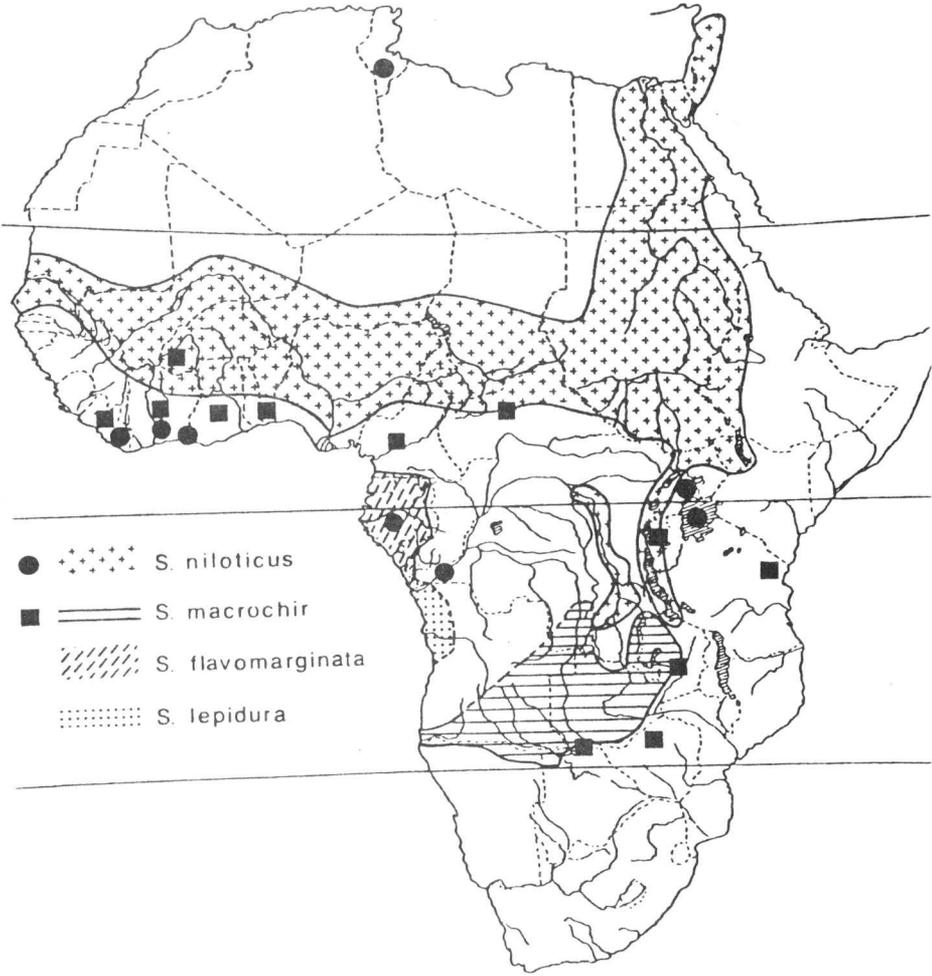


Figure 2 : Distribution originelle de *S. niloticus*.  
 (repris de PHILIPPART, J.C. et J.C. RUWET, 1982 :  
 Ecologie et Distribution des Tilapia. Bellagio Conference  
 on the Biology and Culture of Tilapia. September 1-6, 1980).

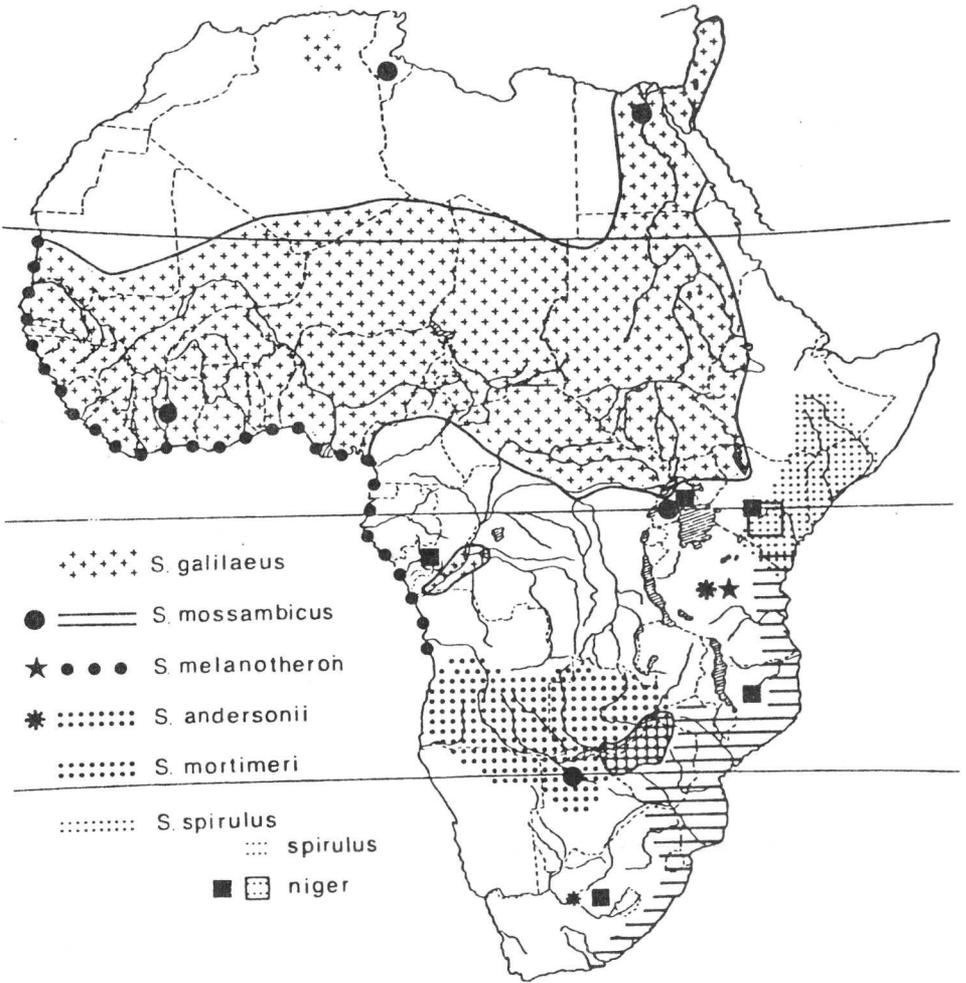


Figure 3 : Distribution originelle de *S. mossambicus*.  
 (repris de PHILIPPART, J.C. et J.C. RUWET, 1982 :  
 Ecologie et Distribution des *Tilapia*. Bellagio Conference  
 on the Biology and Culture of *Tilapia*. September 1-6, 1980).

32; ligne latérale supérieure : 21 à 24; écailles de la ligne latérale inférieure : 14 à 18 écailles; branchiospines : 21 à 26 en bas; sur l'arc branchial : 5 à 7 en haut.

Selon NEIL (1964), les animaux décrits par BAERENDS and BAERENDS VAN ROON (1950) et, avant eux, par SEITZ (1949) sous le nom de T. natalensis doivent être considérés comme des S. mossambicus (règle d'antériorité). Pour WICKLER (1960) enfin, T. heudeloti de SEITZ doit être considéré comme un S. mossambicus.

S. mossambicus a le corps élané relativement allongé. Le profil supérieur est beaucoup plus concave que l'inférieur. BAERENDS and BAERENDS VAN ROON (1950) relèvent les caractères suivants : La nageoire dorsale est unique et possède 16 rayons épineux et 11 rayons mous; la nageoire anale comprend 3 rayons épineux et 10 rayons mous. La nageoire caudale, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, ne porte pas de rayures verticales; la nageoire pectorale enfin est caractérisée par 13 rayons mous.

#### III.0.4. Dimorphisme sexuel

Chez S. niloticus, le dimorphisme sexuel n'est pas marqué. Cependant, en ce qui concerne la papille génitale, il nous semble y voir un dimorphisme sexuel net. Chez le mâle, la papille génitale est allongée, de forme plate, alors que chez la femelle, elle est fort petite, arrondie, et présente en son milieu une fente transversale par rapport à l'axe général du corps. Cette fente est située entre l'anus et l'orifice urébral. Chez S. mossambicus, bien que le patron de coloration et la morphologie générale du corps soient fort voisins chez le mâle et la femelle, il nous semble cependant y voir un dimorphisme sexuel. En effet, la femelle est de taille plus petite que le mâle. Mais le caractère le plus marquant est sans conteste la coloration noire que porte le mâle au moment de la reproduction.

#### III.0.5. Pisciculture

Sarotherodon niloticus est très important en pisciculture. C'est le Tilapia généralement retenu ces dernières années pour la pisciculture. En effet, S. niloticus est une espèce beaucoup plus robuste et témoigne d'une résistance extraordinaire aux mauvaises conditions d'élevage, de transport, et aux fluctuations de températures. Il faut rappeler que sa croissance est plus rapide que celle des autres Tilapia généralement utilisés dans les élevages en Afrique Centrale et Occidentale, tels que S. macrochir, S. mossambicus, T. rendalli; T. zilli. C'est pourquoi, alors que les espèces citées ci-dessus avaient été très largement utilisées en pisciculture intensive jusqu'en 1956, elles ont été, depuis cette date, progressivement remplacées par S. niloticus.

Chez S. mossambicus, la croissance n'est pas rapide; 100 à 150 g. en un an; celle des mâles est supérieure à celle des femelles. Pour ces raisons, il est de moins en moins utilisé en pisciculture. Actuellement, il n'est utilisé en Afrique Occidentale que pour réaliser des croisements (S. hornorum mâle x S. mossambicus femelle) qui fournissent des hybrides tous mâles permettant d'effectuer commodément des élevages mono-sexe à production élevée.

### III.I. MATERIEL =====

Nous avons utilisé au total 10 aquariums;

- aquariums de stockage de dimensions variables dont trois pour les mâles et trois pour les femelles;
- 4 aquariums expérimentaux disposés différemment dans le laboratoire. La capacité de ces derniers aquariums variait de 200 à 500 litres.

Chaque aquarium comportait un filtre; l'eau était ainsi soigneusement filtrée.

La température de l'eau était maintenue entre 26°C et 28°C.

La dureté de cette eau fluctuait entre 10 et 25 TH°, le PH étant voisin de la neutralité.

Les milieux recevaient chacun un éclairage artificiel, par des lampes de 15 w fonctionnant toute la journée de 7 H à 19 H (commande par minuterie), et la salle expérimentale était aussi éclairée par la lumière diurne. Sans nuire aux conditions d'observation, nous avons tenté de réaliser des décors de manière à fournir à nos sujets des abris et des cachettes indispensables pour la survie des individus se trouvant dans des situations de forte densité.

Les poissons étaient nourris deux fois par jour, sauf le dimanche, avec du Tubifex ou des granulés (Trouvit), la première fois vers 9 H, la seconde fois à la fin de la journée vers 17 H.

### III.II. PROCEDURE EXPERIMENTALE ET METHODE D'OBSERVATION =====

#### III.II.1. Choix des critères éthologiques

Selon LORENZ (1950, in VOSS, 1976), la seule manière légitime d'étudier le comportement d'un animal est de commencer par l'observation approfondie et la description de tous ses patrons moteurs comportementaux : de réaliser ce que lui-même appelle une morphologie du comportement. Idéalement, la base de toute étude éthologique est donc le relevé de tous les patrons comportementaux de l'animal étudié, c'est-à-dire son éthogramme (EIBL-EIBESFELDT et KRAMER, 1958; TINBERGEN, 1963; EIBL-EIBESFELDT, 1970).

Cependant, il nous semble important de préciser que notre objectif premier étant l'analyse du succès ou l'insuccès de l'hybridation en fonction du comportement, nous nous sommes plutôt attachés à discuter certaines unités comportementales. Il est bien évident que seule une connaissance approfondie et, si possible exhaustive, du répertoire éthologique des espèces étudiées nous autorisait à sélectionner certaines activités plutôt que d'autres. Nous devons d'abord être assurés que les comportements retenus appartenaient au registre des activités spécifiques à caractère social et surtout sexuel, et qui interviennent dans la communication entre les sujets. En fait, de l'avis de nombreux spécialistes, les comportements qui assurent l'unité taxinomique du groupe des Sarotherodon sont surtout ceux utilisés dans les activités de maintenance (mouvement de confort, alimentation, nage). Malgré leur intérêt taxinomique, nous pensons qu'ils sont sans importance dans l'étude que nous avons entreprise.

Les comportements qui interviennent dans les situations plus complexes des relations sociales et familiales sont plus susceptibles

de diverger (RUWET, 1969; RUWET et VOSS, 1974). Ils ont fait l'objet de nos investigations. Comme le fait justement remarquer VOSS (1976, 1977), ils constituent en quelque sorte leur langage (non verbal) et permettent la communication entre les individus d'une même espèce et éventuellement d'espèces différentes. Cependant, au cours de ce travail, nous ne nous sommes pas préoccupés des mouvements expressifs liés au comportement parental qui, nous en sommes certains, auraient pu nous éloigner de notre préoccupation. Ainsi que nous l'avons souligné plus haut, notre travail a pour objectif premier le rôle du comportement dans le succès ou l'insuccès de l'hybridation; nous avons donc préféré nous attarder aux conduites utilisées dans le rapprochement, la rencontre et la synchronisation des partenaires sexuels : autrement dit la parade sexuelle, la ponte et la fécondation : soit aux activités de la reproduction, sauf la défense du territoire. On le sait, les mouvements utilisés au cours de la parade sexuelle sont de la plus haute importance dans la mesure où ils jouent le rôle de déclencheurs spécifiques et assurent la reconnaissance et l'isolement des espèces (RUWET et VOSS, 1974).

Mais ces mouvements expressifs sont parfois très difficiles à utiliser dans un but de comparaison, surtout lorsqu'on s'adresse à des espèces proches parentes. Bien que quelques différences puissent être relevées dans la forme de certains mouvements, il est très rare de pouvoir trouver des différences profondes entre les espèces qui font l'objet de notre étude. Aussi avons-nous décidé de faire une analyse à la fois qualitative et quantitative. Chaque parade est analysée en tenant compte :

- a. de l'absence ou l'existence des mouvements stéréotypés identifiés chez les espèces de travail;
- b. de la forme de chaque mouvement;
- c. de leur fréquence par unité de temps;
- d. des temps d'exhibition (durées) de chaque patron-moteur par unité de temps;
- e. de la succession des mouvements les uns par rapport aux autres (autrement dit leur association temporelle); qui précède qui? qui suit qui ?

### III.II.2. Procédure expérimentale

Les méthodes d'observation d'une parade peuvent varier selon les chercheurs. D'après RUWET et VOSS (1966, et in VOSS, 1976), pour assurer un ensemble d'observations se rapprochant le plus de celles que l'on peut attendre en situation naturelle, il est indispensable d'observer des groupes d'adultes sans aucune intervention et dans les conditions sociales les plus variées, de diversifier les conditions sociales de rencontre.

Notre étude étant à la fois qualitative et quantitative, il était indispensable de s'astreindre à une discipline stricte en évitant la diversification dans les conditions de rencontre entre nos poissons. Pour homogénéiser nos mesures, nous avons étudié nos poissons de la façon qui suit.

A l'aide de plaques opaques, nous avons partagé nos aquariums d'observation en deux compartiments égaux A et B. Dans chaque compartiment, nous avons essayé de reproduire le même décor et les conditions du milieu naturel.

A partir de la population de mâles dont nous disposons au laboratoire, nous prélevons un sujet pour l'isoler dans le compartiment A. Le même

jour, trois femelles sont retirées des aquariums de stockage et sont affectées dans le compartiment B. Par contraste avec la vie communautaire, le mâle profite des conditions favorables qui lui sont offertes et en vient à construire un nid et se pare d'une coloration nuptiale. D'autre part, par un phénomène que nous ignorons à présent, les femelles ovulent rapidement. Lorsqu'une d'elles devient agressive (nous y reviendrons plus loin), nous sommes certains qu'elle est sexuellement mûre. L'examen de la papille génitale qui devient hypertrophiée nous le confirme. Si l'une des femelles est donc prête à pondre, dès lors nous retirons les deux autres. C'est le moment choisi pour enlever la cloison. Après quoi, nous observons la rencontre entre le mâle et la femelle, c'est-à-dire l'entrée de la femelle dans le territoire du mâle.

Cette manière de procéder a été pratiquée par BAERENDS et BAERENDS VAN ROON (1950). Ainsi, pour observer la rencontre d'un mâle et d'une femelle d'Hémichromis bimaculatus, c'est-à-dire l'entrée de la femelle dans le territoire d'un mâle, les auteurs précités ont placé les deux animaux de part et d'autre d'une cloison de zinc. Dès que les poissons ont été quelque peu habitués à leur environnement, ils ont enlevé la cloison et observé les particularités de la rencontre. Par la suite, d'autres auteurs, dont VOSS (1976-1977) ont pratiqué de façon fort semblable. En opérant de la sorte, nous pensons nous placer dans un cadre logique. Car, faut-il le rappeler, chez les animaux étudiés il n'y a pas de formation véritable de couple; les rencontres entre partenaires sexuels sont toujours spontanées, soudaines et brèves. Cependant, il y a des difficultés méthodologiques qui surgissent lorsqu'on étudie de telles rencontres. Elles tiennent essentiellement à deux faits.

### III.II.3. Le problème du choix des femelles

La première exigence qui s'impose est de s'assurer que la femelle qu'on présente au mâle cantonné est sexuellement mûre. En fait, même si l'on considère qu'un mâle paradant et défendant un territoire est toujours prêt à se reproduire, il nous est par contre impossible de savoir quand une femelle est prête à pondre. Nous nous sommes basés sur l'observation du développement ovarien et surtout l'agressivité et la territorialité des femelles. En effet, si l'acquisition d'un territoire et sa défense sont généralement le fait des mâles, il n'est cependant pas rare que les femelles deviennent agressives et territoriales. En effet, contrairement à l'opinion de certains auteurs qui affirment que chez les incubateurs buccaux des groupes Sarotherodon et Haplochromis, les mâles sont nettement territoriaux et agressifs alors que les femelles ne sont pas territoriales et ne manifestent guère d'agressivité, nous observons que dans les conditions artificielles, les femelles des espèces étudiées construisent des nids en forme de cuvette et des relations de type agonistique ou homosexuel s'établissent entre elles. Aussi, nous avons assisté à maintes reprises à la construction de nid par la femelle. Le 14 mai 1980, nous avons assisté à une ponte entre deux femelles de S. niloticus, chacune déposant ses oeufs dans le nid construit par l'une d'elles et les reprenant en bouche ensuite.

La livrée de ces femelles rappelle celle du mâle territorial en ce sens qu'à ce moment aucune tâche colorée et aucune bande ne sont visibles. En présence du mâle de son espèce, cette territorialité et cette agressivité des femelles ne se manifestent jamais. Les femelles territoriales et agressives sont à cent pour cent celles qui sont en état d'être fécondées rapidement. Mais, lors de nos travaux, nous nous sommes efforcés

d'utiliser aussi des femelles qui présentent manifestement un développement ovarien très avancé, qu'elles soient territoriales ou non.

#### III.II.4. Le rôle du milieu expérimental

L'autre exigence qui s'impose est de s'assurer que les poissons réagissent aux caractéristiques du partenaire sexuel et non pas aux caractéristiques des milieux qui seraient connues pour l'un et inconnues pour l'autre. Nous avons pris cette précaution en constituant de manière identique les deux compartiments d'isolement de nos animaux. Nous pouvons espérer que les variations minimales relatives aux différences de décor n'ont eu aucun effet systématique sur les résultats. Il ne faut pourtant pas exclure la possibilité que les poissons aient détecté des différences de décor minimales dans la disposition des pierres, d'éclairage par exemple qui affecteraient significativement le temps de réaction du mâle ou de la femelle.

#### III.II.5. La prise des données

Elle se fait en trois temps.

- A l'exception de quelques expériences où les comportements étaient étudiés par observation directe avec prise de notes par écrit, pour tous nos travaux nous avons fait intervenir la camera Thomson, équipée d'un objectif 700 15-150 mm (Rank-Taylor Thomson Monital) pouvant être allumée et commandée à distance. Les images observées sur moniteur Thomson THV 250 étaient enregistrées sur un magnétoscope I.V.C. 601. De la sorte, l'observation est rendue plus minutieuse, puisque les séquences comportementales enregistrées peuvent être revues plusieurs fois. Ces enregistrements permettent ainsi une analyse plus fine de la forme et des particularités dans la forme des divers mouvements.

- Ces enregistrements sont ensuite retranscrits sur un papier à l'aide d'un polygraphe. Cet appareil, précédemment utilisé par BALTHAZART (1972), et avant lui par BURTON (1969-1970) est essentiellement constitué d'un moteur synchrone qui provoque le défilement à vitesse constante d'une bande de papier. Celui-ci passe ainsi sous une série de marqueurs de couleurs différentes qui correspondent à un type de mouvement observé. Le procédé employé à cet effet était très simple. A chaque apparition sur le moniteur Thomson d'un mouvement stéréotypé employé par le poisson, on appuie sur un marqueur qui provoque l'inscription sur papier d'un trait dont la longueur est proportionnelle au temps d'exhibition du mouvement considéré. Ainsi, chaque parade et chaque ponte est transposée sur un document directement lisible et interprétable.

- Le troisième temps enfin consiste en la lecture de ces papiers enregistreurs et au report des données en tables de contingences et en matrice de données. Trois types de renseignements sont ainsi obtenus :

1. les fréquences des différents patrons-moteurs par unité de temps;
2. les temps d'exhibition (durées) de chaque patron-moteur par unité de temps (1)

---

(1) La vitesse de défilement du papier enregistreur n'était pas rigoureusement constante (la pression d'un marqueur sur le papier ralentit sa vitesse de défilement). L'enregistrement de l'intensité (durée) des mouvements ainsi que de la durée de l'intervalle entre ceux-ci était ainsi soumis à de nombreuses erreurs. A cause de cela, nous avons renoncé à l'étude de ces deux aspects qui étaient initialement prévus.

3. les fréquences de transition entre les différents patrons-moteurs et la durée des intervalles entre ceux-ci.

La méthode d'enregistrement du comportement que nous venons de décrire marque, à notre avis, la limite la plus importante à la précision du type d'étude que nous avons réalisée.

## QUATRIEME PARTIE

### PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

#### CHAPITRE QUATRIÈME

LES MOUVEMENTS D'EXPRESSION : DESCRIPTION GÉNÉRALE  
ET COMPARAISON DES FRÉQUENCES D'APPARITION  
AU COURS DU COMPORTEMENT DE PARADE SEXUELLE

#### IV.O. INTRODUCTION

=====

Dans la parade complète de Sarotherodon niloticus ou de Sarotherodon mossambicus, il est possible de distinguer aisément 14 actes moteurs (15 dans le cas de parade hétérosécifique), caractérisés soit en tant qu'attitude dans le cas où aucun mouvement n'est exprimé (exemple : immobilisation), soit en tant que séquence motrice simple lorsque plusieurs postures se succèdent et se répètent dans le temps de façon dynamique (exemple : parade latérale).

La description de ces postures avait été faite par BAERENDS et BAERENDS VAN ROON (1950), BAERENDS et BLOKZIJL (1963); malheureusement, celle-ci était basée essentiellement sur la forme et les particularités dans la forme de ces postures.

Dans la recherche au niveau comportemental d'une explication de l'isolement reproducteur ou non entre Sarotherodon niloticus et Sarotherodon mossambicus, l'utilisation de la forme des postures comme critère spécifique ne pouvait nous satisfaire entièrement.

En effet, nos travaux ont porté sur des espèces proches parentes qui utilisent pratiquement les mêmes conduites au cours de leur parade sexuelle. Bien que quelques différences puissent être relevées dans la forme de certains mouvements, celles-ci paraissent parfois insuffisantes pour prouver l'existence ou non de la barrière biologique. Dès lors, il nous paraissait indispensable d'analyser, outre la forme et les particularités dans la forme des divers actes, la fréquence d'apparition de chacun d'eux.

Au moment où nous avons entrepris ce travail, aucune donnée ne permettait de comparer directement le nombre des activités sexuelles présentées par nos animaux de travail au cours de leur comportement de parade. Par ailleurs, il était impossible de connaître l'ordre d'apparition de ces activités au sein de chaque espèce. Ainsi, par exemple, on pouvait se demander si, au sein de chaque espèce, ces conduites sexuelles apparaissaient toutes avec la même fréquence ou, au contraire, certaines conduites étaient plus fréquentes ou moins fréquentes que d'autres.

Dans un but de comparaison, on pouvait se poser également la même question : les comportements homologues observés chez les poissons des deux espèces apparaissent-ils ou non avec des fréquences identiques ? Dans la négative, peut-on conclure que de telles conduites sont spécifiques et joueraient un rôle important dans le maintien de la barrière biologique ?

Nous nous sommes proposé d'examiner sous ces différents angles les conduites sexuelles des animaux qui nous intéressent en insistant dans le présent chapitre sur la forme et sur la fréquence relative de chacune des conduites. D'autres chapitres fourniront des informations sur l'évolution et l'organisation séquentielle de ces conduites.

#### IV.1. METHODOLOGIE STATISTIQUE

=====

Pour délimiter l'identité ou la variabilité des fréquences comportementales au niveau interspécifique, nous n'avons, selon les besoins de l'analyse, pris en considération que les parades s'étalant sur une durée égale à une heure. Trois faits justifiaient ce choix :

- D'abord, il n'était pas nécessaire de réaliser l'analyse de la variabilité des fréquences comportementales au niveau conspécifique qui, comme on le sait, devait nous permettre de mieux évaluer la variabilité interspécifique. En effet, nos observations chiffrées (non présentées) montrent que, pendant une heure, la fréquence des diverses unités sexuelles ne révèle pas de différence nette à l'intérieur d'une espèce, tant pour les mâles que pour les femelles;
- Ensuite, d'un point de vue pratique, les parades s'étalant sur une durée égale à une heure nous permettaient d'observer et de noter le plus longtemps possible ce que le mâle et la femelle étaient capables de faire;
- Enfin, du point de vue statistique, ce choix était pleinement justifié. En effet, l'analyse statistique, on le sait, demande des unités de temps aussi longues que possible, de manière à avoir dans chaque échantillon des observations suffisamment nombreuses pour tamponner les fluctuations dues au hasard.

En abordant l'étude au niveau interspécifique, l'hypothèse testée consistait à vérifier si les fréquences observées étaient issues d'une même population ou de populations identiques; en d'autres mots, nous voulions savoir si on a les mêmes comportements pour les deux espèces. Cette hypothèse est vérifiée en appliquant la formule :

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^k \frac{(O_{ij} - C_{ij})^2}{C_{ij}}$$

où  $O_{ij}$  = nombre observé dans la rangée  $i$  de la colonne  $j$  (tableau n° 13)

$C_{ij}$  = nombre calculé sous l'hypothèse nulle ( $H_0$ ) dans la rangée  $i$  de la colonne  $j$ .

Nous avons utilisé le programme GLIM 3 pour calculer le chi-carré incomplet, étant donné l'absence du sixième comportement chez S. niloticus mâle.

Sous l'hypothèse nulle, la distribution du chi-carré calculé suivant la formule ci-dessus est approximativement semblable à celle du chi-carré théorique, avec ddl =  $(k - 1) (r - 1)$ . Si une valeur observée de chi-carré est égale ou plus grande que celle donnée dans la table à un seuil choisi (0,05) et avec ddl =  $(k - 1) (r - 1)$ , l'hypothèse nulle ( $H_0$ ) peut être rejetée à ce seuil de signification.

Ce test de chi-carré exige les conditions suivantes (D. SCHWARTZ, 1980) :

- les diverses catégories sont représentées par des effectifs, jamais par des pourcentages;
- les fréquences attendues (fréquences théoriques) doivent atteindre ou dépasser 5.

Signalons que l'accord n'est cependant pas unanime en ce qui concerne la dernière condition. En effet, certains auteurs tolèrent la

présence d'un petit nombre de fréquences attendues inférieures à 5. Selon COCHRAN (1954, in DAGNELIE, 1975), on peut admettre au maximum une valeur comprise entre 1 et 5 pour 6 ou 10 classes et deux valeurs comprises entre 1 et 5 pour plus de 10 classes.

Quoiqu'il en soit, les conditions d'application sont remplies dans le cas présent.

Enfin, une fois l'hypothèse nulle vérifiée, on peut poursuivre l'analyse, notamment en précisant les comportements qui montrent une différence significative entre les deux espèces.

La réponse sera fournie par le rapport :

$$Y = \frac{(x_{ij} - m_{ij})}{\sqrt{m_{ij}}}$$

dans lequel :

- $x_{ij}$  est la fréquence observée de la table de contingence (tableau 13);
- $m_{ij}$  étant la fréquence attendue (fréquence théorique).

Si  $Y$  est positif ( $Y > 0$ ) et grand ( $Y > 1,96$ ), on peut conclure que tel comportement est plus fréquent chez telle espèce que chez telle autre. Nous introduisons ici un exemple pour faire mieux comprendre la procédure de calcul et faciliter ensuite la discussion de nos résultats.

Comparons la fréquence d'apparition du mouvement de rapprochement chez les deux espèces. Les données relatives à ce comportement se trouvent dans le tableau 13.

$$Y_n = \frac{(156 - 204,8)}{\sqrt{204,8}} = - 3,41 \quad (1)$$

$$Y_m = \frac{(153 - 104,2)}{\sqrt{104,2}} = 4,78$$

$Y_m$  est positif; de plus, 4,78 est largement plus grand que 1,96. On peut conclure sans hésiter que le mouvement de rapprochement est plus fréquent chez S. mossambicus que chez S. niloticus.

#### IV.II. ANALYSE DES RESULTATS ET DISCUSSION

=====

Dix parades sexuelles (5 pour chaque espèce) ont été observées. Nous avons dû nous limiter à l'analyse de quelques parades seulement en raison de la durée de celles-ci qui nous était imposée par nos animaux. En effet, contrairement à l'expérimentation classique où le chercheur s'appuie sur la comparaison des fréquences exprimées par les animaux en fonction d'une unité de temps choisie arbitrairement, la nôtre reposait sur des comparaisons de données fournies par les animaux en un temps déterminé par eux-mêmes, soit une parade. En utilisant la parade comme unité de temps, ce qui nous paraissait plus logique d'un point de vue

(1)  $Y_n$  est la valeur du rapport chez S. niloticus et  $Y_m$  le rapport correspondant chez S. mossambicus).

éthologique, il devenait par ailleurs très difficile de réunir chez les deux espèces un grand nombre de parades qui avaient la même durée. Nous pensons cependant que la connaissance approfondie de nos poissons, qui a été acquise au fil des ans, compense en partie cette carence.

Les actes sexuels enregistrés sur une bande magnétique grâce à un magnétoscope de type Thomson étaient retranscrits sur une bande de papier à l'aide d'un polygraphe. Ainsi, tous les actes étaient relevés avec suffisamment de précision pour permettre le décompte de la totalité. Le nombre total des unités qui les constituent étaient de 818 pour S. niloticus mâle, 1.265 pour S. niloticus femelle, et 561 puis 1.035 respectivement pour S. mossambicus mâle et pour S. mossambicus femelle.

Les résultats rapportés ci-dessous concernent, dans un premier temps :

- la forme et les particularités dans la forme des diverses conduites sexuelles;

et, dans un second temps :

- les fréquences comparées des diverses unités au sein de chaque espèce et de chaque sexe. Pour permettre une comparaison directe, ces fréquences ont également été transformées en pourcentages.

Dans un troisième temps enfin, nous avons comparé

- les fréquences d'apparition des mouvements ou attitudes homologues des deux espèces.

#### IV.II.1. Les actes sexuels mâles

##### Rapprochement (RA)

C'est la première réaction du mâle lorsque la femelle se présente devant son territoire ou lorsqu'elle hésite à le suivre vers le nid ou encore lorsqu'elle s'éloigne du centre du territoire. Le mâle va au-devant d'elle le museau pointé vers le sol.

Chez S. niloticus, pendant ce temps, toutes les nageoires sont déployées, excepté les péviniennes; la nageoire caudale est largement étalée, la dorsale est bien dressée et sa partie épineuse est tendue perpendiculairement au corps.

Chez S. mossambicus, par contre, toutes les nageoires sont couchées contre le corps.

Au sein de chaque espèce, le classement des actes sexuels par ordre de fréquence (tableau 12 A, 3ème colonne) montre que cette conduite occupe le troisième rang (19,07 %) de l'ensemble des unités sexuelles de S. niloticus mâle. Par contre, chez S. mossambicus, on note que cet acte apparaît le plus fréquemment puisqu'il prend la première place (27,27 %) (tableau 12 B, 3ème colonne).

Enfin, l'examen du tableau 15 révèle que cette conduite est plus fréquente chez S. mossambicus et moins fréquente chez S. niloticus.

Mouvements	Espèce					
	<u>S. niloticus</u> A			<u>S. mossambicus</u> B		
	1	2	3	1	2	3
Rapprochement (RA)	156	19,07	3	153	27,27	1
Nage d'invitation (NI)	128	15,64	5	93	16,57	4
Parade latérale (PL)	135	16,50	4	2	0,35	6
Danse nuptiale (DNP)	218	26,65	1	145	25,84	2
Creusement (CRE)	181	22,12	2	23	4,09	5
Nage en arrière (NA)	-	-	-	145	25,84	2
TOTAL	818	100 %		561	100 %	

Tableau 12. A, B :

Fréquences des 6 unités sexuelles mises en évidence chez S. niloticus et S. mossambicus mâle.

Les différentes colonnes correspondent :

- 1 : à l'effectif de chaque unité
- 2 : au pourcentage de chaque unité par rapport à la somme totale de toutes les unités
- 3 : au rang attribué à chaque unité.

N.B. Les abréviations présentées entre parenthèses, après le nom de chaque type de mouvement, sont celles qui seront utilisées dans la suite de notre travail.

Mouvements Espèce	RA	PL	NI	DNP	CRE	NA	TOTAL
<u>S. niloticus</u>	156	135	128	218	181	-	818
	204,8	90,82	146,5	240,6	135,2	-	818
<u>S. mossambicus</u>	153	2	93	145	23	145	561
	104,2	46,18	74,5	122,4	68,77	145	561
TOTAL	309	137	221	363	204	145	1379
	309	137	221	363	204	145	1379

Tableau 13 : Comparaison des fréquences d'apparition des différents actes sexuels présentés par S. niloticus et S. mossambicus mâle au moyen du test de chi-carré. Détails des résultats participant au test de chi-carré. Dans chaque cellule, nous avons deux chiffres : en haut, le nombre de cas observés; en bas, les fréquences théoriques.

Espèces	Valeur de $\chi^2$ observée	ddl	Valeur de $\chi^2_{0,05}$
<u>S. niloticus</u> (espèce A)	195,1	4	9,49
<u>S. mossambicus</u> (espèce B)			

Tableau 14 : Valeur de Chi-carré pour laquelle l'hypothèse nulle ( $H_0$ ) est rejetée ou acceptée au seuil de 5 %.

Le seuil de signification est  $\alpha = 0,05$ . Dans l'hypothèse nulle, les fréquences des différents mouvements ne sont pas liées aux espèces A et B.

Le tableau 14 montre que LA VALEUR DE CHI-CARRE OBSERVEE EST LARGEMENT SUPERIEURE A CELLE CORRESPONDANT AU SEUIL ADOPTE. ON DOIT REJETER INDISCUABLEMENT L'HYPOTHESE NULLE

Mouvements Espèces	RA	PL	NI	DNP	CRE	NA
	<u>S. niloticus</u>	- 3,41	4,63	- 1,52	- 1,45	3,93
<u>S. mossambicus</u>	4,78	- 6,50	2,14	2,04	- 5,51	-

Tableau 15 : Comparaison des fréquences d'apparition des différents actes sexuels chez S. niloticus et S. mossambicus mâle.  
Tableau des valeurs de Y.

## Nage d'invitation (NI)

Selon les espèces, la nage d'invitation suit généralement le rapprochement, la danse nuptiale ou la parade latérale (voir l'étude des séquences).

Toutes les nageoires étalées, excepté les nageoires pelviennes repliées sur le corps, S. niloticus mâle nage lentement, le corps oblique, museau incliné vers le sol; précédant et côtoyant la femelle tour à tour, il la conduit vers le centre de son territoire. Si à ce moment la femelle ne présente aucune réaction positive ou bat en retraite, elle est aussitôt poursuivie et chassée; si au contraire elle s'arrête ou nage lentement ou encore se rapproche du centre du territoire, le mâle redouble d'activité et renouvelle sans cesse cette nage d'invitation.

Chez S. mossambicus au contraire, les nageoires impaires ne sont pas étalées, les pelviennes sont couchées contre le corps, la pectorale située du côté où se trouve la femelle est couchée contre le corps, la nageoire caudale est complètement fermée, la membrane branchio-stégale n'est pas tendue.

Dans certaines circonstances, nous avons observé que l'attitude d'invitation de S. mossambicus se combinait avec quelques éléments de la parade latérale où l'on remarque le redressement des nageoires dorsale et anale; l'étalement de la nageoire caudale, et enfin l'exécution de la parade latérale. Pendant ce temps, la membrane branchiostégale est tendue et la coloration noire s'éclaircit légèrement. Cette posture est élémentaire. Dans l'un comme dans l'autre cas, le mâle se dirige vers le centre de son territoire.

L'examen du tableau 12 A,B montre que la nage d'invitation est la conduite la moins fréquente chez S. niloticus puisqu'elle tient la dernière place. Chez S. mossambicus, cette conduite n'est pas très fréquente non plus.

Enfin, la comparaison S. niloticus - S. mossambicus montre que cet acte, comme le précédent, est moins fréquent chez S. niloticus et plus fréquent chez S. mossambicus (tableau 15).

Le rapprochement et la nage d'invitation existent bien chez les deux espèces, mais leur forme est très différente.

L'apparition de ces deux conduites, venons-nous de dire, a été plus fréquente chez S. mossambicus et moins fréquente chez S. niloticus. Le nombre plus important de mouvements de rapprochement et de nage d'invitation suggère que, chez S. mossambicus, la plupart des femelles paraissent effrayées ou refusent la cour et s'éloignent du centre du territoire. Ce faisant, elles incitent le mâle à foncer brusquement vers elles, puis celui-ci renouvelle son invitation par la nage d'invitation.

## Parade latérale (PL)

Ce mouvement semble se manifester suivant un certain gradient d'intensité. Quand l'intensité est faible, seule la nageoire dorsale est dressée, la caudale et l'anale sont moyennement étalées, la membrane branchiostégale est légèrement tendue. Au degré plus élevé, les nageoires dorsale, caudale et anale sont complètement étalées, les pre-

miers rayons épineux de la nageoire dorsale sont tendus perpendiculairement au corps. Enfin, la membrane branchiostégale est fortement tendue par l'écartement des régions operculaires et l'abaissement de l'arc hyoïdien. (La membrane branchiostégale est impressionnante chez S. mossambicus).

L'animal peut avancer lentement dans cette position. C'est notamment le cas chez S. niloticus; le mâle se place parallèlement à la femelle et se met alors à serpenter et à onduler du corps et de la queue qui battent vers le flanc de la femelle. Chez S. mossambicus, le mâle demeure sur place, on n'observe pas d'ondulation du corps, mais des coups de queue dirigés en direction de la femelle.

En ce qui concerne la fréquence de cette conduite au sein même de chaque espèce, la parade latérale occupe l'avant-dernière place (16,50 %) chez S. niloticus alors que chez S. mossambicus elle tient la dernière place (0,35 %). La comparaison des deux espèces (tableau 15) montre qu'on observe davantage de parades latérales chez S. niloticus que chez S. mossambicus.

Ce comportement présente un excellent résultat. Les éthologistes savent depuis longtemps que, pour mesurer l'intensité d'une motivation, la seule méthode généralement plus accessible est de se fier à la mesure quantitative de la fréquence du mouvement. Le nombre moins élevé ou très élevé de réponses de consommation donne ainsi indirectement une idée sur l'importance de la motivation. Sur cette base, et au regard du nombre de parades latérales, il n'y a nulle raison de ne pas affirmer qu'au cours du comportement sexuel, il existe chez S. niloticus une motivation agressive supérieure à celle de S. mossambicus.

Avant de conclure, il faut remarquer que notre affirmation au sujet de la différence de l'agressivité chez ces deux espèces rejoint l'étude de BAERENDS et BLOKZIJL (1963) bien que les circonstances ne soient pas identiques.

En effet, les travaux de ces auteurs ont montré que chaque patron moteur exprimé lors du comportement de combat correspond à une valeur définie du quotient motivationnel "Tendance à l'attaque/Tendance à la fuite". Or, dans les conditions similaires, la tendance à attaquer est toujours plus forte chez S. niloticus que chez S. mossambicus. Les parades latérales, qui sont considérées comme impliquant un quotient A/F élevé, sont plus fréquentes chez S. niloticus.

Il faut cependant souligner que cette conclusion n'est valable que dans les conditions de nos travaux. En effet, nous avons travaillé sur des animaux en captivité, dont généralement l'intensité de la motivation n'est pas toujours la même que celle de l'animal à l'état libre. Il en résulte que la fréquence de certains éléments comportementaux en relation avec ces motivations s'en trouve modifiée. Par exemple, dans les conditions de nos travaux, le mâle, mis en présence d'une femelle qui n'est pas prête à pondre, peut être amené à exécuter un comportement anormalement prolongé, la femelle n'ayant aucune possibilité de se soustraire à sa présence.

Quoi qu'il en soit, en attendant d'autres preuves expérimentales réalisées dans les conditions naturelles, nous retiendrons momentanément l'hypothèse selon laquelle S. niloticus mâle est plus agressif que S. mossambicus au cours du comportement de parade sexuelle.

### Coup de queue (CQ)

Les nageoires déployées, la gorge gonflée et les opercules écartés, le poisson se place à côté de la femelle, courbe le flanc (en particulier S. mossambicus) et frappe violemment vers le corps de la femelle à l'aide de la nageoire caudale largement étalée. Les coups de queue apparaissent généralement en série; lors des enregistrements, nous avons compté chaque coup et non pas les séries. Le coup de queue existe chez les deux espèces mais, dans l'ensemble, c'est un mouvement rare. Pour cette raison, l'analyse de sa fréquence d'apparition n'a pas été réalisée.

### Mordillage du flanc (MF)

Les opercules écartés, la gorge gonflée, S. niloticus mâle se lance contre le flanc de la femelle et la mord. Pendant ce temps, toutes les nageoires sont tendues, la partie épineuse de la dorsale est couchée au voisinage de la zone cervicale et se redresse progressivement vers la queue.

Par contre, chez S. mossambicus, ce comportement peut se dérouler selon deux formes différentes : ou bien, l'attaque latérale est appuyée (dans ces conditions, les nageoires sont déployées comme chez S. niloticus), mais, le plus souvent, ces attaques latérales ne sont pas appuyées; le mâle touche simplement le flanc ou la nageoire caudale de la femelle; pendant ce temps, toutes les nageoires sont complètement détendues.

Dans l'ensemble, il est très rare de voir S. niloticus mâle et femelle entrer en contact par de tels mouvements, sauf lorsque la femelle refuse l'invitation au nid.

Chez S. mossambicus, cette posture, aussi rare que chez l'espèce précédente, comprend, venons-nous de dire, deux variantes et peut être interprétée comme résultant d'un conflit de tendance (l'agressivité et la sexualité). Le mordillage du flanc ou de la nageoire caudale avec les nageoires déployées constitue un élément agressif, alors que celui avec les nageoires complètement détendues indique des tendances sexuelles.

### Danse nuptiale (DNP)

En parure brillante, S. niloticus mâle se porte au-devant de la femelle et exécute une nage en zig-zag se continuant par des ondulations de tout le corps. Au cours de la danse nuptiale, les nageoires caudale, dorsale et anale sont déployées mais non tendues; par contre, les nageoires ventrales sont couchées contre le corps.

Par contre, le mâle de S. mossambicus, en parure sombre, se tient sur place et donne des coups de queue latéraux très rapides se prolongeant par des ondulations de tout le corps. Pendant ce temps, toutes les nageoires sont couchées contre le corps, ce qui constitue une différence fondamentale avec la danse nuptiale de S. niloticus.

Alors que pendant la parade latérale la gorge est gonflée chez l'une comme chez l'autre espèce, elle est complètement détendue lors de l'exécution de leurs danses nuptiales.

La danse nuptiale, comme le montrent le tableau 12 A,B et les figures 1 et 2 (Annexe 1) est très fréquente et elle peut être répétée plusieurs fois de suite.

Le classement général des actes par ordre de fréquence (tableau 12 A, 3ème colonne) montre que, chez *S. niloticus*, c'est la danse nuptiale qui apparaît le plus fréquemment (26,65 %) parmi l'ensemble des unités sexuelles.

En ce qui concerne *S. mossambicus*, nous notons que la danse nuptiale prend la deuxième place, derrière le rapprochement (tableau 12 B, 3ème colonne).

La danse nuptiale diffère significativement dans les deux espèces. Le tableau 15 montre que l'on observe davantage de danses nuptiales chez *S. mossambicus* que chez *S. niloticus*. Les raisons en sont difficiles à cerner, car plusieurs facteurs peuvent intervenir.

- D'abord les facteurs endogènes. Ils nous sont totalement inconnus. Néanmoins, on peut supposer que la différence peut avoir une origine physiologique ou hormonale. En effet, un taux plus élevé d'hormone appropriée peut agir sur ce comportement et le stimuler davantage chez *S. mossambicus*. BALTHAZART (1977) avait observé ce phénomène chez le Canard domestique mâle. En d'autres mots, si *S. mossambicus* exécute plus fréquemment la danse nuptiale, on peut s'attendre à ce qu'il possède le taux de l'hormone spécifique le plus élevé.
- D'autre part, l'étude des connexions des différents actes sexuels (chapitre VI) a montré que la danse nuptiale appartenait à des groupes d'actes différents dans les deux espèces. Cette différence dans l'appartenance aux groupes d'actes différents peut être à l'origine de la fréquence d'apparition plus haute de cette conduite chez *S. mossambicus*.
- Enfin, on peut aussi penser aux facteurs exogènes. La "présentation" des déclencheurs ou des mouvements peut être différente chez les femelles des deux espèces. Ces différences pourraient alors déclencher différemment la danse nuptiale.

### Creusement (CRE)

Chez *S. niloticus*, cette conduite est identique à celle observée lors de l'établissement du nid, en ce sens que le mâle s'incline vers le sol, puis, à l'aide d'un mouvement de nage saccadée, la bouche entrouverte, il porte ses lèvres dans le sable. Puis, d'un mouvement vers l'avant, qui le met en même temps à l'horizontale, il en prélève une quantité, nage rapidement et le crache à quelques centimètres de l'endroit où le sable était prélevé. Pendant cette nage, la bouche est entrouverte, la partie épineuse de la dorsale est à demi-couchée, tandis que les nageoires pelviennes, anale, la partie molle de la dorsale et surtout la caudale ondulent activement. Ces prélèvements de sable sont localisés dans le nid et sont plus fréquents lorsque la femelle se trouve au voisinage de celui-ci.

Chez *S. mossambicus*, les choses se passent d'une manière très différente en ce sens que les prélèvements de sable dans le fond de l'aquarium se font sans nage saccadée. De plus, sans avancer d'un centimètre, le mâle recrache sur place les matériaux prélevés. Enfin, ces prélèvements ne sont pas seulement localisés au nid comme dans le cas de l'espèce précédente, mais ils peuvent avoir lieu un peu partout dans l'aquarium.

Dans un classement général, chez S. niloticus, c'est le creusement (22,12 %) qui prend la seconde place derrière la danse nuptiale.

Chez S. mossambicus, le creusement (4,09 %) occupe l'avant-dernière place, devant la parade latérale.

Ce mouvement varie considérablement en fréquence chez les deux espèces. En effet, le tableau 15 montre qu'on observe davantage de creusements chez S. niloticus; par contre, cet acte est moins fréquent chez S. mossambicus. Cette différence est encore très marquée lorsqu'on regarde le tableau 12 A,B du classement des actes sexuels par ordre de fréquence. Le creusement occupe le second rang de l'ensemble des actes sexuels chez S. niloticus, alors qu'il ne vient qu'en cinquième position, peu avant la parade latérale, chez S. mossambicus.

Les raisons en sont simples et nous les évoquerons plus en détail dans le chapitre consacré à l'évolution de la fréquence des attitudes. En effet, dans ce chapitre, nous avons formulé des hypothèses sur le caractère rituel du comportement de creusement. Les figures 1 et 2 (Annexe I) et le tableau 15 montrent que ce comportement est devenu plus répétitif chez S. niloticus. Un tel résultat peut suggérer que la ritualisation s'est faite de façon très différente au sein des deux espèces à tel point que S. niloticus en a fait un déclencheur.

#### Nage en arrière (NA)

Le mâle recule en direction de son nid, le museau pointé vers le sol; ou bien, dans cette attitude, il tourne autour de la femelle qui s'est immobilisée ou qui nettoie la future aire de ponte. Il lui montre le flanc tandis que le flanc opposé, très incliné, frôle presque le fond de l'aquarium. Au cours de la nage en arrière, la tête ainsi que la nageoire pectorale située du côté opposé à la femelle sont secouées d'une manière rythmique. La nageoire pectorale située du côté de la femelle est couchée contre le corps. La gorge n'est pas gonflée, les nageoires dorsale et anale sont couchées, la caudale n'est pas déployée, les parties molles de la dorsale et de la caudale ondulent lentement.

Aucune nage en arrière n'a été observée au cours des relevés systématiques effectués chez S. niloticus.

Chez S. mossambicus, cette conduite est très importante puisque, avec la danse nuptiale, elle occupe la seconde place, derrière le rapprochement.

#### IV.II.2. Les actes sexuels femelles

##### Approche sexuelle (APS)

L'approche sexuelle suit généralement la retraite en surface ou la retraite au ras de l'eau et, dans les relations entre mâle et femelle, elle suit la nage d'invitation. Nous reviendrons sur ce point dans le chapitre consacré aux séquences comportementales.

Comme son nom l'indique, la femelle qui, entre-temps, s'était éloignée du centre du territoire (nid), s'approche et nage en direction de celui-ci où seront déposés les oeufs. Pendant ce temps, toutes ses nageoires sont couchées contre le corps.

Mouvements	ESPECE					
	<u>S. niloticus</u> C			<u>S. mossambicus</u> D		
	1	2	3	1	2	3
Approche sexuelle (APS)	186	14,70	4	203	19,61	3
Immobilisation (IM)	247	19,52	3	81	7,82	5
Retraite au ras de l'eau (RET.E)	293	23,16	2	220	21,25	2
Retraite en surface (RET.S)	117	9,24	5	133	12,85	4
Happement de sable (HS)	413	32,64	1	350	33,81	1
Pseudo-danse nuptiale (PSDNP)	9	0,71	6	48	4,63	6
TOTAL	1265	100 %		1035	100 %	

Tableau 16, A.B. : Fréquence des 6 unités sexuelles mises en évidence chez S. niloticus et S. mossambicus femelle.

Les différentes colonnes correspondent :

1. à l'effectif de chaque unité;
2. au pourcentage de chaque unité par rapport à la somme totale de toutes les unités;
3. au rang attribué à chaque unité.

Espèce \ Mouvements	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP	TOTAL
	<u>S. niloticus</u>	186 213,95	247 180,4	293 282,15	117 137,5	413 419,65	9 31,35
<u>S. mossambicus</u>	203 175,05	81 147,6	220 230,85	133 112,5	350 343,35	48 25,65	1035 1035
TOTAL	389	328	513	250	763	57	2300
	389	328	513	250	763	57	2300

Tableau 17 : Comparaison des fréquences d'apparition des différents actes sexuels présentés par S. niloticus et S. mossambicus femelles.

Détails des résultats participant au test de chi-carré.

Les chiffres dans chaque cellule se lisent comme dans le tableau 13.

Espèce	Valeur de chi-carré observée	ddl	Valeur de $\chi^2_{0,05}$
<u>S. niloticus</u> femelle	166,11	5	11,07
<u>S. mossambicus</u> femelle			

Tableau 18 : Valeur de chi-carré pour laquelle l'hypothèse nulle ( $H_0$ ) est rejetée ou acceptée au seuil de 5 %

LE CHI-CARRE OBSERVE ETANT LARGEMENT SUPERIEUR AU CHI-CARRE THEORIQUE, IL N'Y A AUCUNE RAISON D'ACCEPTER L'HYPOTHESE NULLE ( $H_0$ ).

Espèces \ Mouvements	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP
	<u>S. niloticus</u>	- 1,91	4,95	0,64	- 1,74	- 0,32
<u>S. mossambicus</u>	2,11	- 5,48	- 0,71	1,93	0,35	4,41

Tableau 19 : Comparaison des fréquences d'apparition des différents actes sexuels chez S. niloticus et S. mossambicus femelle.  
Tableau de Y.

Bien qu'ayant la même forme chez les deux espèces et occupant des rangs sensiblement les mêmes dans le classement général des actes par ordre de fréquence au sein de chaque espèce (tableau 16 A,B, 3ème colonne), on constate qu'il n'y a pas de similitude quantitative lorsqu'on compare les deux espèces. En effet, le tableau 19 montre qu'on observe davantage d'approches sexuelles chez S. mossambicus et une faible apparition chez S. niloticus. Les causes sont difficiles à cerner. Cependant, la fréquente apparition chez S. mossambicus peut suggérer que, dans des situations similaires, les femelles de cette espèce semblent plus disponibles à accepter la cour que leurs homologues.

#### Retraite en surface. Retraite au ras de l'eau (RET.S, RET.E)

Ces mouvements, à la différence du précédent, se font du centre du territoire vers la périphérie. La femelle monte soit à la surface de l'eau, soit en plein aquarium, abandonnant le fond de celui-ci au mâle.

Le rang de la retraite au ras de l'eau en fonction de la fréquence (tableau 16 A,B, 3ème colonne) est le même chez les deux espèces; par contre, le classement par ordre de fréquence donne des résultats très voisins pour ce qui concerne la retraite en surface.

Enfin, l'observation du tableau 19 nous révèle que les fréquences d'apparition de ces conduites ne présentent aucune différence significative entre les deux espèces.

#### Immobilisation (IM)

C'est une attitude que la femelle adopte au cours de l'incitation à la ponte. Par immobilisation, nous entendons l'arrêt du déplacement et des mouvements des nageoires; pendant ce temps, l'animal se tient sur le fond de l'aquarium. L'immobilisation est donc plutôt une attitude qu'un mouvement; elle correspond à ce qu'OEHLERT (1958) appelle "infériorité symbolique" ou encore "comportement de soumission".

Sa forme est identique chez les deux espèces. Chez S. niloticus, cette attitude prend la troisième place de l'ensemble des conduites sexuelles, alors qu'elle occupe la cinquième chez S. mossambicus.

La fréquence d'apparition de l'immobilisation n'est pas comparable entre les deux espèces (tableau 19). En effet, on observe qu'elle apparaît plus fréquemment chez S. niloticus. Comme nous le verrons par la suite, cette attitude participe à l'apaisement du mâle. Ceci est particulièrement nécessaire pour la femelle qui court grand danger d'être attaquée et chassée par le mâle. Il apparaît donc bien prouvé que le nombre plus important de cette attitude correspond bien à la réalité du phénomène chez S. niloticus dont le mâle est généralement plus agressif.

#### Happement de sable (HS)

Quelques instants avant la ponte, la femelle se met à nettoyer la future aire de ponte. La forme du happement de sable est la même chez les deux espèces, mais celle-ci se distingue cependant de celle des mâles. Dans le classement local (c'est-à-dire intraspécifique) des actes

sexuels, c'est le happement de sable qui prend la première place, devant la retraite au ras de l'eau (tableau 16 A,B, 3ème colonne) et la situation est identique chez les deux espèces. La comparaison de la fréquence d'apparition (tableau 19) ne révèle aucune différence significative.

#### Pseudo-danse nuptiale (PSDNP)

C'est une sorte de danse nuptiale exécutée par la femelle. Elle se distingue cependant de la danse du mâle par sa forme et sa fréquence. Si la pseudo-danse nuptiale existe chez les deux espèces au cours des rencontres conspécifiques, par contre, on constate que lors des rencontres hétérospécifiques, cet acte n'apparaît plus chez S. niloticus et devient rare chez S. mossambicus (1). Le tableau 16 A,B (3ème colonne) révèle que la pseudo-danse nuptiale prend la sixième place dans le classement local des actes de chaque espèce. Cependant, lors de la comparaison interspécifique, on remarque qu'elle apparaît plus fréquemment chez S. mossambicus. Les causes de cette différence nous sont totalement inconnues; peut-être pourrait-on penser à un abaissement plus rapide du seuil de réceptivité.

#### Attaque dirigée vers le mâle (ATT.D.)

A l'approche du mâle, la femelle manifeste activement un déplacement agressif qui l'amène très près de celui-ci. Ce déplacement se termine généralement par un contact bref mais qui peut se répéter plusieurs fois de suite.

Au cours de l'attaque, la livrée des femelles rappelle celle du mâle territorial en ce sens qu'à ce moment, aucune tâche colorée et aucune bande ne sont visibles. En présence du mâle de son espèce, cette attaque ne se produit jamais.

L'attaque dirigée vers le mâle existe chez les deux espèces mais exclusivement pendant les rencontres hétérospécifiques.

Cette conduite a été comparée par description directe des résultats bruts. Dans l'ensemble, c'est une conduite fréquente chez S. niloticus et rare chez S. mossambicus.

#### IV.III. CONCLUSION

=====

Nous avons souligné les difficultés liées à l'étude du comportement animal dans les conditions de laboratoire. Dans la nature, le groupe social auquel appartient un poisson et le terrain sur lequel il évolue sont déterminants dans l'organisation des relations sexuelles : la ponte et la fécondation n'ont pas lieu au hasard, aussi bien en ce qui concerne le lieu que le partenaire.

---

(1) Il faut souligner qu'au cours des rencontres mixtes, la pseudo-danse nuptiale n'avait été observée que lorsqu'il y avait eu hybridation. Cependant, nous n'avons pas observé cette conduite au cours des rencontres aboutissant à la rupture entre les partenaires sexuels.

Au laboratoire, nous avons bouleversé ces schémas. Par exemple, notre méthode d'observation des actes sexuels et de leurs fréquences d'apparition consistait à présenter à un mâle territorial une femelle supposée réceptive. Mais, si nous étions certains qu'un mâle parade était toujours prêt à l'"accouplement", nous étions par contre incapables de savoir si la disposition physiologique de la femelle était suffisante pour la manifestation du comportement sexuel. Or, la fréquence des actes sexuels, leur durée, leur présence et la façon même de les exprimer dépendent pour une large part de cette disposition interne. Ainsi, par exemple, lorsqu'une femelle suffisamment réceptive rencontre un mâle, elle fournit plus de répliques qui servent à signifier l'acceptation de la cour et inversement. De son côté, le mâle courtise moins énergiquement de telles femelles : la ponte et la fécondation ont lieu presque aussitôt. Par contre, il est plus assidu envers les femelles moins réceptives. Selon les cas, il y aura donc soit une suppression, soit une augmentation de la fréquence d'apparition des manifestations intervenant avant la ponte et la fécondation.

Malheureusement, il ne semble pas qu'il existe actuellement une alternative à la méthode que nous avons adoptée. Faut-il dans ce cas renoncer à l'étude du problème envisagé ? Sous réserve de reproduction de nos résultats dans des conditions et méthodes différentes des nôtres, certains éléments de réponse sont apportés aux questions soulevées au départ de cette étude.

D'une part, les deux espèces disposent d'un certain nombre de conduites sexuelles facilement reconnaissables.

On notera d'abord que chez les mâles, LE REPERTOIRE DES CONDUITES SEXUELLES N'EST PAS EXACTEMENT LE MEME. LA DIFFERENCE PORTE SURTOUT SUR LA PRESENCE DE LA NAGE EN ARRIERE CHEZ S. mossambicus.

D'autre part, si l'on envisage la forme des actes homologues, on remarque immédiatement qu'il n'y a aucune similitude entre les deux espèces.

En ce qui concerne la fréquence de ces éléments au niveau local (c'est-à-dire intraspécifique), l'analyse a montré que tous les actes sexuels n'apparaissent pas avec la même fréquence, quelles que soient les espèces.

Chez S. niloticus, l'unité sexuelle de loin la plus fréquente est la danse nuptiale (26,65 % de l'ensemble des unités sexuelles), suivie de très près par le creusement (22,12 %). Viennent ensuite le rapprochement, la parade latérale et enfin la nage d'invitation. Aucune nage en arrière n'a été observée.

En ce qui concerne S. mossambicus, nous notons que c'est le rapprochement qui apparaît le plus fréquemment. Il est suivi de la danse nuptiale et de la nage en arrière qui ont exactement la même proportion d'apparition (25,84 %). Viennent ensuite la nage d'invitation et le creusement. Le plus faible pourcentage est celui de la parade latérale (0,35 %).

Si l'on envisage la fréquence des différents actes au niveau interspécifique, il semble bien assuré que les fréquences des mouvements homologues indiquent clairement des différences quantitatives entre les deux espèces. Les mouvements les plus spectaculaires, ceux qui comportent le plus d'éléments rituels et le plus bel enchaînement d'actes,

ceux enfin qui constituent le plus long dialogue sexuel avec la femelle sont les plus fréquents et ce sont eux qui présentent les différences les plus significatives.

IL SEMBLE DONC RAISONNABLE DE SUGGERER QUE CES COMPORTEMENTS ASSURENT LA RECONNAISSANCE ET L'ISOLEMENT DE CES ESPECES CAR LEUR FORME, LEUR PRESENCE ET LEUR FREQUENCE D'APPARITION SONT HAUTEMENT SPECIFIQUES. CHEZ LES FEMELLES, CE SONT SURTOUT DES SIMILITUDES QUI APPARAISSENT, LES DIVERGENCES ETANT A PEINE PERCEPTIBLES.

On notera que chez celles-ci le répertoire des actes sexuels est identique; il en va de même pour la forme de ces éléments. Le classement par ordre de fréquence de ces différentes conduites donne des résultats très voisins; seule l'immobilisation passe du troisième rang chez *S. niloticus* au cinquième chez *S. mossambicus*; c'est l'inverse pour l'approche sexuelle (celle-ci est en effet plus fréquente chez *S. mossambicus*). Hormis ces quelques différences, on ne doit pas perdre de vue l'étroite similitude comportementale entre les femelles des deux espèces.

Après avoir affiné l'analyse descriptive des éléments de la cour de *S. niloticus* et *S. mossambicus*, nous avons, par cette première approche quantitative, qui ne porte que sur la fréquence des différents actes, mis en évidence, outre LA SIMILITUDE FONDAMENTALE DES CONDUITES SEXUELLES CHEZ LES FEMELLES, LA GRANDE DIVERGENCE CHEZ LES MALES DES DEUX ESPECES.

Les études suivantes, parmi lesquelles des travaux seront consacrés aux diverses séquences d'actes et à l'évolution de la fréquence de ces éléments comportementaux, viendront confirmer ou non l'existence d'une telle situation.

CHAPITRE CINQUIÈME

ÉVOLUTION DES COMPORTEMENTS AU COURS DE LA PARADE SEXUELLE

## V.O. INTRODUCTION

=====

Lorsqu'on observe la parade sexuelle des animaux que nous avons étudiés, on s'aperçoit que certains actes :

- apparaissent au début de la parade et deviennent rares par la suite;
- d'autres apparaissent vers le milieu de la parade;
- d'autres enfin sont plus fréquents à la fin de la parade.

On peut alors se demander pourquoi l'animal exécute précisément, à des moments bien définis de la parade, des actes bien déterminés; quelle utilité trouve-t-il dans l'acte qu'il exprime à tel moment et non à tel autre, ou encore quelle contribution le comportement exprimé à une époque donnée apporte-t-il à la reproduction de son espèce.

L'étude de l'évolution des comportements avait donc pour but de préciser le moment ainsi que le contexte d'apparition de chaque activité sexuelle et de déterminer la fonction de chacune d'elle. Ultérieurement, en comparant les deux espèces, on pouvait alors voir si les actes homologues avaient ou non les mêmes significations sexuelles.

## V.I. METHODOLOGIE

=====

Nous avons quantifié les fréquences d'apparition des différentes postures par un comptage de cinq minutes (1) sur un groupe de dix couples (cinq couples pour chaque espèce) dont les parades avaient la même durée.

Les données recueillies se présentaient sous une forme complexe, peu apte à être traitée par des tests statistiques classiques. Nous avons utilisé d'une part l'analyse des correspondances (EXEC STA 1G, PROG = STADD 09 pour une table de contingence), méthode qui permet de faire apparaître d'éventuelles corrélations entre les diverses attitudes et les étapes successives de la parade. Ensuite, en utilisant le modèle log linéaire (GLIM avec application du modèle de Poisson), nous avons cherché à savoir si chaque attitude utilisée au cours de la parade était une fonction stationnaire, croissante ou décroissante du temps.

## V.II. RESULTATS ET DISCUSSION

=====

Le traitement par analyse des correspondances donne les résultats imprimés dans les figures 5, 6, 7 et 8 (Annexe II).

---

(1) En fait, le papier enregistreur était divisé en douze périodes représentant chacune cinq minutes d'observation. Puis, nous avons compté les actes sexuels contenus dans chaque division.

Le programme permet de regrouper les actes sexuels en actes spécifiques du début et de la fin de la cour.

Cette analyse indique que, chez S. niloticus mâle, les mouvements tels que rapprochement, nage d'invitation et parade latérale sont des mouvements caractéristiques du début de la cour; par contre, creusement et danse nuptiale sont plutôt des actes qui terminent la cour (fig. 5) (Annexe II).

Chez S. mossambicus mâle, le regroupement des conduites sexuelles est différent de celui de S. niloticus. En effet, la danse nuptiale ne termine plus la parade comme ce fut le cas chez S. niloticus, mais "joint" rapprochement et nage d'invitation pour devenir un acte caractéristique du début de la parade (fig. 6). Quant à la parade latérale et au creusement, il est très difficile de caractériser leur période d'apparition.

Chez les femelles, le programme indique que le regroupement des actes sexuels est exactement le même. Par exemple, approche sexuelle, immobilisation, retraite au ras de l'eau et retraite en surface s'opposent à la pseudo-danse nuptiale et au happement de sable. Malgré cette similitude, on remarque cependant que la tendance à l'approche sexuelle est plus précoce chez S. niloticus que chez S. mossambicus; c'est l'inverse pour ce qui concerne l'immobilisation. Par ailleurs, si leur tendance à fuir en plein aquarium présente un léger décalage, la tendance à monter en surface par contre se situe presque au même moment (fig. 7 et 8). Le programme en langage GLIM, venons-nous de dire, permet d'analyser l'évolution de l'activité en fonction du temps et de comparer l'évolution des différentes activités. Les tableaux 22, 23, 24 et 25 et la figure 9 (1a et 1b, 2a, 3a et 3b, 4a et 4b, 5a et 5b et 6b) (Annexe III) donnent les résultats imprimés par ce programme.

#### V.II.1. Evolution des comportements chez les mâles

##### Mouvement de rapprochement

Sur la figure 9 (1a et 1b) (Annexe III), l'évolution du mouvement de rapprochement peut être visualisée. Comme le montrent cette figure et le tableau 22, son évolution n'est pas stationnaire, aussi bien chez S. niloticus que chez S. mossambicus. En effet, très élevée au début de la cour, sa fréquence diminue au fur et à mesure que la durée de la parade augmente. Cette diminution est plus rapide chez S. niloticus (tableau 22, colonne 2). Par ailleurs, l'analyse des similitudes de l'évolution révèle que son évolution est similaire aux activités de la femelle à l'exception du happement de sable (tableau 23). Cette similitude est plus grande pour ce qui concerne l'approche sexuelle, la retraite au ras de l'eau et la retraite en surface (tableaux 23 et 24).

Le rapprochement semble donc n'être qu'une réponse à la position qu'occupe la femelle dans l'aquarium par rapport au centre du territoire puisqu'il est nettement en relation avec l'approche de la femelle ou son éloignement de ce centre; par contre, il décroît considérablement lorsque la femelle s'y trouve. Cette posture ne semble donc pas avoir valeur de signal.

Mouvements Périodes	RA	PL	NI	DNP	CRE	NA	TOTAL
	P <sub>1</sub>	24 20	17 1	25 11	21 26	6 0	0 22
P <sub>2</sub>	21 15	19 1	19 13	15 21	10 0	0 15	84 65
P <sub>3</sub>	21 20	7 0	16 10	25 17	16 0	0 6	85 53
P <sub>4</sub>	15 18	11 0	13 13	19 12	16 1	0 6	74 50
P <sub>5</sub>	10 12	10 0	11 7	25 14	8 9	0 13	64 55
P <sub>6</sub>	14 15	12 0	11 9	11 13	7 3	0 13	55 53
P <sub>7</sub>	15 15	12 0	9 3	11 9	16 4	0 15	63 46
P <sub>8</sub>	15 12	13 0	11 10	6 6	18 4	0 9	63 44
P <sub>9</sub>	5 9	14 0	7 3	19 6	24 1	0 10	69 29
P <sub>10</sub>	6 4	7 0	2 5	18 5	21 0	0 12	54 26
P <sub>11</sub>	6 6	8 0	2 4	15 7	28 1	0 9	59 27
P <sub>12</sub>	4 7	5 0	2 5	33 6	11 0	0 15	55 33
TOTAL	156 153	135 2	128 93	218 145	181 23	0 145	818 561

Tableau 20 : Tableau des données participant à l'étude de l'évolution des comportements chez S. niloticus et S. mossambicus mâles.

Dans chaque cellule, nous avons deux chiffres :  
en haut, le nombre de cas observés chez S. niloticus  
en bas, celui observé chez S. mossambicus.

Mouvements Périodes	Mouvements						
	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP	TOTAL
P <sub>1</sub>	32	28	36	12	0	1	109
	29	21	28	19	0	1	98
P <sub>2</sub>	28	24	33	10	0	0	95
	19	9	26	20	8	1	83
P <sub>3</sub>	19	29	36	10	0	1	95
	22	9	26	17	11	2	88
P <sub>4</sub>	18	22	22	17	17	1	97
	18	8	19	19	12	5	81
P <sub>5</sub>	18	15	20	12	19	0	94
	20	16	21	16	14	1	88
P <sub>6</sub>	14	15	25	5	33	0	92
	20	7	18	8	23	5	81
P <sub>7</sub>	13	15	31	10	25	0	94
	17	4	15	9	36	8	89
P <sub>8</sub>	14	14	31	10	25	0	94
	12	3	23	7	35	3	83
P <sub>9</sub>	13	28	18	8	62	4	133
	13	2	15	4	46	6	86
P <sub>10</sub>	6	14	11	10	76	1	118
	9	1	5	5	53	6	78
P <sub>11</sub>	6	14	22	6	61	0	109
	8	0	13	5	59	5	90
P <sub>12</sub>	5	19	8	7	95	1	135
	16	1	11	4	53	5	90
TOTAL	186	247	293	117	413	9	1265
	203	81	220	133	350	48	1035

Tableau 21 : Tableau des données participant à l'étude de l'évolution des comportements chez S. niloticus et S. mossambicus femelles.

Les chiffres dans les cellules se lisent comme dans le tableau 20.

Mouvements	Test statistique			
	$\chi^2$ 1	ddl	$\chi^2_{0,02}$	Pente 2
RA	33,553	1	5,412	- 0,1389
	20,171			- 0,1074
PL	6,69	"	"	- 0,0649
NI	48,995	"	"	- 0,1906
	11,988			- 0,1061
DNP	0,07	"	"	- 0,0500
	34,007			- 0,1456
CRE	12,79	"	"	- 0,0778
	0,03			- 0,0912
NA	-	"	"	-
	0,9			- 0,0228

Tableau 22 : Evolution au cours de la parade sexuelle de *S. niloticus* et de *S. mossambicus* mâles de la fréquence RA, PL, DNP, CRE et de NA.

Valeurs de chi-carré pour lesquelles l'hypothèse selon laquelle l'évolution de l'activité stationnaire est acceptée ou rejetée au seuil adopté.

Actes femelles / Actes mâles	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP
RA	6,178 NR	24,00 NR	6,237 NR	15,76 NR	271,3 R	22,73 NR
PL	8,673 NR	13,00 NR	9,424 NR	10,78 NR	179,5 R	16,19 NR
NI	3,390 NR	26,21 NR	15,15 NR	22,32 NR	277,3 R	21,06 NR
DNP	44,05 R	12,42 NR	56,07 R	16,62 NR	177,6 R	13,07 NR
CRE	65,75 R	37,27 R	48,52 R	23,17 NR	116,8 R	13,52 NR

Tableau 23 : Similitude d'évolution temporelle des actes sexuels chez *S. niloticus* mâle et *S. niloticus* femelle à l'aide du test de chi-carré.

ddl = 11

$\chi^2_{0,001} = 31,264$

R = hypothèse de similitude d'évolution est rejetée

NR = hypothèse non rejetée

Actes femelles	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP
Actes mâles (1)						
RA	4,656 NR	23,49 NR	4,479 NR	8,203 NR	144,3 R	28,58 NR
NI	10,20 NR	23,89 NR	7,969 NR	7,220 NR	109,6 R	30,62 R
DNP	6,478 NR	16,15 NR	5,956 NR	4,920 NR	163,5 R	37,56 R
NA	12,18 NR	40,09 R	23,14 NR	29,85 NR	93,49 R	20,13 NR

Tableau 24 : Similitude d'évolution temporelle des actes sexuels chez S. mossambicus mâle et S. mossambicus femelle à l'aide du test de  $\chi^2$ -carré.

ddl = 11

$\chi^2_{0,001} = 31,264$

R et NR doivent être interprétés comme dans le tableau 23

---

(1) Chez S. mossambicus mâle, la parade latérale et le creusement sont des mouvements rares. Pour cette raison, la similitude d'évolution n'a pas été réalisée.

## Nage d'invitation

Cette posture est élémentaire. Comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent, le mâle se dirige vers le centre de son territoire.

L'étude de l'évolution de la fréquence montre que chez les deux espèces il y a une diminution régulière de l'activité en fonction du temps. De plus, la comparaison de l'évolution des mouvements du mâle avec ceux de la femelle (tableaux 23 et 24) permet de constater que l'évolution de la nage d'invitation ne présente pas de différence significative par rapport aux attitudes de la femelle qui caractérisent généralement le refus de la cour. On peut donc dire que plus la femelle oppose une certaine résistance, plus le mâle a tendance à renouveler son invitation.

Cette remarque est valable aussi bien chez S. niloticus que chez S. mossambicus.

Ce comportement, comme le précédent, semble donc n'être qu'une réponse à un voisinage trop éloigné du centre du territoire puisque sa fréquence décroît considérablement lorsque la femelle se trouve au centre de celui-ci. D'ailleurs, on ne l'observe jamais lorsqu'elle s'y trouve. En tout cas, la valeur expressive de la nage d'invitation n'est pas claire.

## Parade latérale

Chez S. mossambicus, la parade latérale est trop peu fréquente pour qu'il soit possible d'étudier son évolution dans le temps. Chez S. niloticus, l'évolution de la parade latérale est représentée par la figure 9 (2a) (Annexe III). On constate que, quand la durée de la parade augmente, le nombre de parades latérales, malgré d'énormes fluctuations, tend à diminuer. Par ailleurs, le tableau 23 montre qu'il y a une évolution nette de cette attitude lorsque la femelle refuse l'invitation au nid et s'immobilise, ou encore lorsqu'elle monte en surface ou bat en retraite.

Nous faisons remarquer que, chez l'une comme chez l'autre espèce, ce comportement est très caractéristique des mâles territoriaux lorsqu'ils sont mis en présence.

La présence de la parade latérale parmi les comportements agonistiques et son augmentation lorsque la femelle oppose une certaine résistance semblent militer en faveur de son appartenance au système instinctif commandant l'agressivité. Son interprétation ne semble donc pas poser de problème. Nous devons la considérer non comme une activité sexuelle, mais plutôt agressive qui pourrait assurer dans une certaine mesure l'isolement sexuel dans la mesure où elle tend à faire fuir le partenaire, qu'il soit de la même espèce ou non.

## Danse nuptiale

Chez S. mossambicus, on constate une diminution régulière du nombre de danses nuptiales en fonction du temps. De plus, le tableau 23 montre que l'évolution de la danse nuptiale est similaire à celle de la retraite au ras de l'eau, retraite en surface, immobilisation et approche sexuelle. Par contre, la danse nuptiale, la pseudo-danse nuptiale et le happement de sable ne présentent pas une évolution similaire. Or, comme

nous venons de le voir, la pseudo-danse nuptiale et le happement de sable sont plus fréquents à la fin de l'incitation à la ponte. Leur exécution indique que l'acceptation de la cour est acquise. Tout semble donc se passer comme si *S. mossambicus* mâle ne "dansait" pas pendant les répliques indiquant la disponibilité de la femelle à la ponte, mais plutôt lorsqu'elle oppose une certaine résistance. Dès lors, quatre choses nous paraissent évidentes.

D'une part, il est bien établi que les attitudes telles que la retraite en surface, la retraite au ras de l'eau, l'immobilisation, exercent une force stimulante particulière sur la danse nuptiale puisque le nombre de ce comportement augmente ou décroît avec le nombre de chacune de ces postures.

D'autre part, à la différence des attitudes précédentes, le happement de sable et la pseudo-danse nuptiale semblent ne pas avoir une action stimulante sur la danse nuptiale, puisque sa fréquence continue à décroître quand celle de ces deux postures augmente.

De plus, étant donné que ce mouvement est plus fréquent en début de cour (fig. 6, Annexe II), il est raisonnable de supposer qu'il sert à l'identification du mâle.

Enfin, chez *S. mossambicus*, le rôle de la danse nuptiale dans l'apaisement de la femelle nous semble évident puisque sa fréquence d'apparition augmente considérablement au fur et à mesure que la femelle produit des réponses qui indiquent une certaine résistance.

Chez *S. niloticus*, l'évolution de la danse nuptiale semble être stationnaire malgré d'énormes fluctuations. De plus, comme en témoigne le tableau 23, cette évolution n'est pas similaire à certains mouvements de la femelle qui caractérisent le refus de la cour. A l'inverse donc de *S. mossambicus* mâle, *S. niloticus* mâle ne "danse" pas quand la femelle oppose une certaine résistance.

La danse nuptiale nous paraît être un des mouvements les plus importants de la parade sexuelle. Son apparition, nous l'avons vu, est plus ou moins rapide selon les espèces. Ainsi, chez *S. mossambicus*, le mouvement apparaît très tôt et fréquemment dès la confrontation avec une femelle; ensuite, sa fréquence diminue graduellement au cours du temps. La fonction de la danse nuptiale chez cette espèce nous paraît relativement simple. Intervenant fréquemment en début de cour, puis devenant très rare par la suite, il n'y a nulle raison de ne pas suggérer que ce mouvement sert pour l'identification du mâle. Ensuite, il agit comme comportement d'apaisement de la tendance à fuir de la femelle, puisqu'il apparaît plus fréquemment lorsque celle-ci oppose une certaine résistance. Chez *S. niloticus*, la danse nuptiale ne s'exprime davantage que lorsque l'acceptation de la cour est envisageable. On constate également que ce mouvement n'est pas évolutif. La constance de cette activité semble traduire le "désir" de cet animal d'affermir et de garantir le lien des partenaires.

### Creusement

Sur la figure 9 (5a) (Annexe III), ainsi que sur le tableau 22, on constate que chez *S. niloticus*, malgré d'énormes fluctuations, le nombre de creusements évolue en fonction de la durée de la parade sexuelle. La comparaison de son évolution avec celle des activités de la femelle

montre qu'il n'y a pas de similitude, excepté la retraite en surface et la pseudo-danse nuptiale.

Chez S. mossambicus, on constate une certaine constance de cette activité.

Le creusement est un mouvement extrêmement difficile à définir et à cataloguer. Au sein du genre Sarotherodon, sa signification biologique semble varier d'une espèce à l'autre. En effet, dans ce genre, on n'observe pas de creusement au cours de la parade sexuelle de certaines espèces; par contre, on l'observe comme mouvement de redirection lors de combats territoriaux. C'est le cas notamment de S. macrochir (VOSS, (1976-1977) Dans ce même laboratoire, BURTON (1969-1970) avait, dans les mêmes circonstances, observé l'activité de creusement chez S. mossambicus. Nous avons également observé cette activité lors de combats territoriaux chez S. niloticus. Par ailleurs, comme chez S. mossambicus, les mâles territoriaux de S. niloticus creusent un nid et le mouvement est très fréquent pendant la parade sexuelle, particulièrement chez S. niloticus (Chapitre IV). Chez S. mossambicus, le nombre de creusements n'était élevé que pendant les rencontres interspécifiques.

Bien qu'il soit difficile de déterminer la nature des liaisons entre la construction du nid, le combat et la cour, nous pouvons cependant formuler deux hypothèses au moins en ce qui concerne S. niloticus.

On peut supposer que les creusements observés sont des creusements de substitution (1) résultant de l'activation des systèmes instinctifs commandant respectivement la tendance à courtiser la femelle (sexualité) et la tendance à l'attaquer (agressivité). Si cette hypothèse est vraie, ce qui nous paraît incertain, ce mouvement n'a donc aucune signification sexuelle; il consomme simplement des influx freinés ailleurs.

La seconde hypothèse, qui nous paraît vraisemblable et découle de la précédente est que ces creusements sont des creusements ritualisés, indépendants de la motivation normale du mâle à construire le nid. Dès lors, il n'y a aucun doute que ce mouvement a acquis une fonction expressive directement liée à la parade sexuelle.

Chez S. mossambicus, cette attitude pose plus de problèmes dans son interprétation. Sur la base de nos observations chiffrées, il est difficile de l'intégrer à la cour de cet animal et de lui trouver une fonction sexuelle; peut-être pouvons-nous la considérer comme une activité de substitution non encore ritualisée.

### Nage en arrière

L'évolution de la nage en arrière est représentée par la figure 9 (6b) (Annexe III). On remarque une tendance à la stabilité du nombre de nages en arrière. Par ailleurs, la nage en arrière a une évolution similaire à celle de retraite au ras de l'eau, retraite en surface, approche sexuelle et pseudo-danse nuptiale. La constance ainsi que la similitude d'évolution constatées indiquent qu'il s'agit bien d'une posture qui contribue au maintien des liens du couple.

---

(1) Première hypothèse : activité de substitution non encore ritualisée.

Les autres comportements observés (coup de queue et mordillage du flanc) sont trop peu fréquents pour qu'il soit possible d'étudier leur évolution dans le temps.

## V.II.2. Evolution des comportements chez les femelles

### Approche sexuelle

Approche sexuelle a une évolution décroissante aussi bien chez *S. niloticus* que chez *S. mossambicus* (tableau 25, figure 10 (1a et 1b) (Annexe IV). En fait, le maximum de cette activité est observé en début d'incitation à la ponte. Elle semble traduire le "désir" de la femelle de se rendre sur le lieu de la ponte. Par ailleurs, elle nous renseigne et renseigne le partenaire sexuel sur la disponibilité de la femelle à accepter la cour.

### Retraite en surface. Retraite au ras de l'eau

Ces deux mouvements ont également une évolution dégressive chez les femelles des deux espèces (tableau 25 et figures 10 (2a et 2b; 3a et 3b) (Annexe IV). Tout semble se passer comme si la disposition physiologique sous-jacente, qui était d'abord insuffisante, se précise et la femelle se stabilise au centre du territoire. A ce moment, elle ne quitte plus le mâle. Graduellement, le nombre de retraites en surface ou de retraites au ras de l'eau diminue et ces mouvements deviennent très rares par la suite.

Il est donc difficile de donner une fonction sexuelle à ces attitudes qui semblent traduire la tendance à fuir, donc à refuser la cour.

Dans tous les cas, ces comportements constituent de très bons indices qui renseignent le mâle et l'expérimentateur sur l'état de réceptivité (1) des femelles.

### Immobilisation

Un mâle cantonné présente sans exception le comportement agressif lorsqu'une femelle pénètre dans son territoire. La femelle qui est prête à pondre doit donc se faire accepter par le mâle. Face à l'agression de celui-ci, elle ne s'enfuit pas mais, au contraire, elle s'approche et s'immobilise. L'immobilisation ne semble donc pas poser de problème dans son interprétation. OEHLERT (1958), qui estime que cette attitude résulte à la fois d'une impulsion à la fuite et d'une impulsion sexuelle, souligne l'importance de ce comportement dans l'inhibition du combat. Sa fonction n'est donc pas seulement de susciter des mouvements instinctifs du partenaire, mais également d'arrêter des actions déjà déclenchées. Son rôle consiste à la fois à apaiser le mâle et à déclencher la parade. La figure 10 (4a et 4b) semble donc confirmer pleinement cette interprétation.

---

(1) Pour les individus matures, l'état de réceptivité/non-réceptivité est, selon M. CAMPAN (1981) comme un accord atteint ou non entre une disposition comportementale et une disposition physiologique sous-jacente qui est nécessaire mais non suffisante pour la manifestation du comportement sexuel.

Comportements \ Test statistique	$\chi^2$	1	ddl	$\chi^2_{0,02}$	Pente
					2
APS	45,019		1	5,412	- 0,1415
	15,438				- 0,0808
IM	7,51		"	"	- 0,0507
	50,94				- 0,2551
RET.E	22,88		"	"	- 0,0819
	21,09				- 0,0913
RET.S	3,373		"	"	- 0,0494
	38,217				- 0,1625
HS	306,35		"	"	0,2829
	157,16				0,2088
PSDNP	0,53		"	"	0,0707
	6,6				0,1097

Tableau 25 : Evolution au cours de l'incitation à la ponte de la fréquence de APS, IM, RET.E, RET.S, HS, PSDNP.

Valeurs de Chi-carré pour lesquelles l'hypothèse selon laquelle l'évolution de l'activité stationnaire est acceptée ou rejetée au seuil adopté.

Dans les cellules des colonnes 1 et 2, les chiffres se lisent comme dans le tableau 21.

La diminution du nombre de cette attitude au cours du temps démontre qu'une fois le mâle apaisé et la parade déclenchée, cette attitude devient sans objet.

#### Happement de sable

L'évolution du happement de sable en fonction du temps au cours de l'incitation à la ponte est représentée par la figure 10 (5a et 5b) (Annexe IV).  
On constate dans les deux espèces une augmentation de l'activité en fonction du temps.  
Il faut souligner également qu'en général les femelles matures isolées dans un aquarium construisent des nids en forme de cuvette dans lesquels elles déposent puis reprennent les oeufs en bouche. Le happement de sable ne semble donc poser aucun problème dans son interprétation. Il s'agit bien d'une activité qui traduit la tendance de la femelle à pondre.

#### Pseudo-danse nuptiale

Chez S. mossambicus, on constate une tendance à l'augmentation du nombre de pseudo-danses nuptiales; par contre, chez S. niloticus, le nombre de cette activité reste stationnaire.

S'il est difficile de préciser avec exactitude le rôle de la pseudo-danse nuptiale dans la formation du "couple", il est cependant nécessaire de privilégier cette conduite. Effectuer l'acte PSDNP semble, notamment, accéder à la réalisation d'une posture charnière à partir de laquelle l'acceptation de la cour est acquise.

#### V.III. CONCLUSION =====

L'étude de l'évolution de l'activité en fonction du temps permet d'identifier et de caractériser les événements de chaque phase de la parade sexuelle. Elle fournit des informations précises et détaillées sur la contribution que chaque comportement apporte à la reproduction de chaque espèce. Au terme de cette analyse et examinant les résultats de l'ensemble des deux espèces, il apparaît que CHEZ LES FEMELLES, CHAQUE ETAPE DE LA PARADE EST CARACTERISEE PAR LES MEMES ACTES.  
Si la fonction de chaque mouvement dans la reproduction de l'espèce est déterminée en fonction de son moment d'apparition, on s'aperçoit donc que LA COMPARAISON DES ACTES DES FEMELLES DES DEUX ESPECES NE REVELE AUCUNE DIFFERENCE NETTE AU NIVEAU FONCTIONNEL.

Chez les mâles, les résultats ne sont pas forcément identiques, en particulier pour ce qui concerne les actes majeurs de la parade. En effet, si nous totalisons les comptages pour les principales attitu-

des et pour chaque phase, nous voyons que LA DANSE NUPTIALE CONSTITUE LA POSTURE MAJEURE QUI CARACTERISE LE DEBUT DE LA PARADE NUPTIALE CHEZ S. mossambicus. Elle disparaît ensuite, car elle est remplacée par la nage en arrière. Chez S. niloticus, LA DANSE NUPTIALE EST PLUTOT PLUS FREQUENTE VERS LA FIN DE LA COUR. La même remarque est faite pour ce qui concerne LE CREUSEMENT. QUANT A LA PARADE LATERALE, ELLE DOMINE LE DEBUT DE LA COUR DE S. niloticus; PAR CONTRE, ELLE EST COMPLETEMENT ABSENTE CHEZ S. mossambicus.

L'utilisation par les mâles des signaux différents en particulier au début de la cour peut entraver le rapprochement des sexes et empêcher le déroulement complet du comportement sexuel lors de rencontres interspécifiques.

Enfin, l'analyse a montré qu'à l'exception de la nage d'invitation et du rapprochement, qui ne semblent pas avoir valeur d'un signal, TOUS LES AUTRES ELEMENTS SONT DES ACTES FINALISES. CEPENDANT, LES FONCTIONS SEXUELLES QU'ASSUMENT CES ACTES VARIENT CONSIDERABLEMENT D'UNE ESPECE A L'AUTRE.

Selon toute évidence, de tels actes contribuent au maintien de l'intégrité spécifique; ils forment des mécanismes éthologiques d'isolement (RUWET, 1969).



CHAPITRE SIXIÈME

LES SÉQUENCES DU COMPORTEMENT SEXUEL DE

S. niloticus ET DE S. mossambicus

## VI.0. INTRODUCTION

---

Comme nous l'avons rappelé dans les précédents chapitres, le comportement reproducteur de S. niloticus ou de S. mossambicus a fait l'objet d'un certain nombre d'études. Dans toutes ces recherches, les différents éléments de comportement ont été plus ou moins définis. Mais tous ces travaux ne nous fournissent par contre aucun renseignement sur la cohérence temporelle entre les différents actes sexuels utilisés lors du déroulement du comportement reproducteur. Pourtant, celle-ci mérite d'être prise en considération, car une telle étude peut montrer la tendance de l'animal à répéter certains actes en série et surtout de faire émerger des articulations spécifiques des différentes unités sexuelles.

En effet, nous avons dit antérieurement qu'à l'exception de la nage en arrière (NA), les patrons moteurs utilisés par nos animaux au cours de leur comportement de parade étaient les mêmes. Mais, malgré la similitude du répertoire des actes, il est possible que "chaque espèce dans sa parade les utilise dans un ordre qui lui est propre, ce qui donne à la parade de chaque espèce une signification propre comprise par cette seule espèce", pour reprendre l'idée de RUWET (1969).

Ainsi donc, après avoir affiné la description des éléments comportementaux et envisagé l'évolution de la fréquence de ces éléments, nous allons passer à un plus fort grossissement et analyser en détail d'une part les types de liens s'établissant entre les différents actes sexuels et d'autre part la succession des différentes interactions conduisant à la ponte et à la fécondation. Nous devons cependant préciser davantage le niveau de notre enquête.

D'une manière beaucoup plus précise, nous avons analysé les parades intra et interspécifiques de S. niloticus et puis de S. mossambicus lorsqu'on présente à un mâle cantonné une femelle cantonnée sexuellement mûre. Donc, au lieu de chercher les combinaisons de toutes les variables comportementales observées pendant la période de reproduction, nous avons limité notre recherche à un groupe restreint de mouvements déjà identifiés comme ressortissant tous de la parade nuptiale et utilisés par le mâle et la femelle lorsqu'ils sont engagés dans une relation d'individu à individu.

Sans préjuger des résultats, nous pouvons donc espérer que notre travail, quelle qu'en soit l'issue, nous apportera des informations sur l'organisation temporelle des actes sexuels, les types d'associations d'interactions se produisant avant la fécondation et sans doute des données nécessaires pour aborder ultérieurement, avec plus de précision, l'analyse des liens s'établissant entre les stimuli, l'état neuro-endocrinologique et les réponses motrices coordonnées, somme d'interrelations qui conditionnent tout comportement.

## VI.1. TECHNIQUES UTILISEES POUR L'ANALYSE DES SEQUENCES COMPORTEMENTALES

---

L'étude des séquences comportementales consiste à analyser l'information de type: le comportement A suit ou précède le comportement B. On peut aborder une telle étude par l'intermédiaire de plusieurs paramètres. Nous avons pour notre part utilisé les fréquences des différentes paires de mouvements; plus précisément, nous comptons combien

de fois le mouvement A a suivi immédiatement le mouvement B sans qu'aucun élément ne se soit intercalé entre eux.

Les observations relatives aux différents individus ou différents couples sont généralement présentées sous forme d'une table de contingences (ANDREW, 1957; BURTON, 1969; BURTON, 1970; BAERENDS, 1970; BALTHAZART, 1971). Etant donné l'analyse que nous voulions faire, il ne nous paraissait pas nécessaire de présenter chacune des 52 parades (26 parades intra et 26 interspécifiques) de façon séparée. L'étude locale de quelques-unes qui était tentée afin de mettre en évidence des variations individuelles n'avait pas apporté de renseignements nouveaux. L'analyse globale, elle, demandait que tous les résultats soient regroupés sur un seul document. Ce sont les tableaux 1 et 2, 3 et 4, (Annexe V); 5a et 5b, 6a et 6b, 7a et 7b, 8a et 8b, 9a et 9b, 10a et 10b, 11a et 11b, 12a et 12b (Annexes VI et VII)

La sommation de toutes nos données nous est imposée par le type d'analyse statistique que nous désirons réaliser. Celle-ci, on le sait, réclame des observations nombreuses qu'on ne peut obtenir que de cette façon. Mais, comme le font remarquer si bien de nombreux spécialistes, une telle procédure pourrait paraître abusive étant donné les différences de durées observées entre les différentes parades. Cette procédure se justifie cependant en ce qu'elle est la seule qui permet d'obtenir un tableau dont on peut espérer qu'il représente la structure moyenne de la parade des espèces étudiées.

Il faut remarquer également qu'au cours de notre étude et pour des raisons de clarté et de précision de notre enquête, nous avons analysé dans un premier temps les actes présentés par le mâle ou la femelle séparément puis, dans un second temps, les interactions du couple.

La lecture des tableaux de données révèle que ceux-ci sont soit à trois, soit à double entrées. La différence porte sur le type d'analyse que nous avons réalisée. Les nombres dans les cellules des tableaux à trois entrées (tableaux 1, 2, 3, 4 (Annexe V) se lisent de la façon suivante : dans les lignes, le mouvement A a précédé X fois le mouvement B qui a précédé Y fois le mouvement C. Enfin, dans les tableaux à double entrée, la lecture est relativement simple : horizontalement dans les lignes, le mouvement A a précédé X fois le mouvement B; verticalement dans les colonnes, le mouvement C a suivi Y fois le mouvement D.

A titre d'exemple : dans la cellule DDD (tableau 5a) (Annexe VI), on peut lire : la danse nuptiale a précédé le creusement 149 fois, alors que le creusement a suivi la danse nuptiale 149 fois.

VI.II. ANALYSE DES ASSOCIATIONS TEMPORELLES DES ACTES SEXUELS EXECUTES  
=====

PAR LES MALES OU LES FEMELLES EN CONTEXTE INTRA- ET INTERSPECI-  
=====

FIQUE  
=====

VI.II.1. Comparaison générale avec l'hypothèse aléatoire

La première question que l'on peut se poser en abordant l'étude des associations ou des séquences comportementales consiste à savoir si la structure de la séquence observée n'est pas le fruit du hasard. En d'autres termes, et d'une manière plus précise, on peut se demander si les fréquences de transition observées diffèrent significativement de celles que l'on observerait si les actions de l'animal se reproduisent selon un modèle aléatoire. Ceci peut être vérifié statistiquement par l'emploi de la théorie des chaînes de Markov.

Une chaîne de Markov est un modèle probabilistique permettant de faire la prévision d'un enchaînement de plus de deux actes et dans lequel le passage d'un acte à l'autre est aléatoire et lié à une mémoire d'ordre 1. (La théorie s'étend aux processus d'ordre 2 ... n, mais les difficultés soulevées lors du calcul sont considérables).

Pour les théoriciens des applications des chaînes de Markov absorbantes à la science du comportement, le poisson markovien serait donc un poisson sans "mémoire" (1). Les transitions entre ses différents actes doivent être indépendantes. Par exemple, lorsqu'il passera d'un état donné A à un autre état B, il ne se "rappellera" pas de la figure qu'il a faite avant A.

Les données indispensables au calcul se réduisent à la connaissance des fréquences de transition entre tous les actes pris deux à deux (tableaux 1, 2, 3, 4) (Annexe V). L'examen de ces tableaux fournit à la simple observation certaines informations sur la marche du processus. Ainsi, lorsqu'un acte termine une séquence comportementale (par exemple la ponte), la théorie considère qu'il n'a d'autre successeur que lui-même, et appelle état absorbant cet acte terminal. On démontre qu'après un temps, plus ou moins long, tous les individus atteignent l'état absorbant.

L'application du modèle markovien au processus (ici l'enchaînement des actes sexuels) revient à formuler deux hypothèses sur sa nature :

1. L'hypothèse de stationnarité suppose que les probabilités de transition d'un acte à l'autre restent constantes au cours du temps;
2. L'hypothèse d'ordre 1 suppose que la connaissance de l'état du système à une étape donnée contient toutes les informations nécessaires au calcul de l'étape suivante.

---

(1) Pour les éthologistes et les physiologistes, parler de mémoire est superflu et abusif. Il est plus prudent de parler de centre de coordination des patrons-moteurs. TINBERGEN (1951) l'avait bien défini comme étant un mécanisme nerveux organisé hiérarchiquement, sensible à certains influx amorçants, déclenchants et dirigeants, d'origine aussi bien interne qu'externe. Ce mécanisme répond à ces influx par des mouvements coordonnés qui contribuent à la conservation de l'individu et de l'espèce.

On vérifie l'hypothèse markovienne en appliquant la formule :

$$K^2 = \sum_{ijk} \frac{(n_{ijk} - E_{ijk})^2}{E_{ijk}} \quad (1)$$

où  $n_{ijk}$  = nombre observé de la rangée  $i$  de la colonne  $jk$ ;

$E_{ijk}$  = répétitions théoriques modèle markovien d'ordre 1.

Cette valeur de  $E_{ijk}$  attendue pour chaque case est égale au produit des totaux marginaux relatifs à cette case divisé par le total général de toutes les observations.

$$E_{ijk} = \frac{n_{i..} \cdot n_{.jk}}{n...} \quad (2)$$

Sous l'hypothèse markovienne, la distribution de  $K^2$  calculé suivant la formule (1) ci-dessus est approximativement semblable à celle de  $K^2$  théorique dont le nombre de degrés de liberté est  $V = (a^2 - 1) (a - 1)$  ( $a$  étant le nombre de figures de la parade, soit 5 dans le cas de *S. niloticus* mâle). Si une valeur observée de  $K^2$  est égale ou supérieure à celle donnée dans la table à un seuil choisi (5 % ou 1 %) et avec  $V = (a^2 - 1) (a - 1)$ , l'hypothèse selon laquelle le processus est markovien est rejetée à ce seuil de signification. L'application de ce procédé d'analyse donne les résultats suivants :

Espèce	Valeurs de $K^2$ observées	V	Valeurs de $K^2$ théorique à 5 %
<i>S. niloticus</i> mâle	675,495	$(25 - 1) (5 - 1) = 96$	113,15
<i>S. mossambicus</i> mâle	255,1646	$(16 - 1) (4 - 1) = 45$	55,80
<i>S. niloticus</i> femelle	1.567,2624	$(36 - 1) (6 - 1) = 175$	125
<i>S. mossambicus</i> femelle	1.195,9507	$(36 - 1) (6 - 1) = 175$	125

Tableau 26 : Valeurs de  $K^2$  pour lesquelles l'hypothèse markovienne est acceptée ou rejetée au seuil de 5 %.

DANS LES QUATRE CAS ETUDIÉS (MALE ET FEMELLE DE CHAQUE ESPECE), LES VALEURS TROUVÉES SONT LARGEMENT SUPÉRIEURES À CELLES CORRESPONDANT AU SEUIL ADOPTÉ.

AUCUNE RAISON D'ACCEPTER L'HYPOTHÈSE MARKOVIENNE. LE COMPORTEMENT SEXUEL DES ANIMAUX ETUDIÉS N'EST DONC PAS ASSIMILABLE À UNE PROGRESSION DE TYPE MARKOVIEU OU SEUL L'ACTE PRÉCÉDANT EST LIÉ À L'ACTE SUIVANT SELON UN ENCHAÎNEMENT ALÉATOIRE. EN CONSÉQUENCE, ON PEUT DONC POSTULER L'EXISTENCE D'UNE STRUCTURE DES ATTITUDES INTERVENANT DANS LA PARADE. Nous obtenons ainsi la confirmation formelle d'un fait largement évident sur le plan intuitif.

Cependant, si l'analyse ci-dessus permet de donner une indication sur les liens éventuels qui pourraient exister entre les différents actes sexuels, elle n'est pas à même d'évaluer le degré de ces liens ni même de fournir un schéma explicatif de la structure de la parade. Ce sera fait par le calcul des  $Y$  et par les fréquences relatives.

## VI.II.2. Les combinaisons des unités sexuelles en contexte intra et interspécifique

### VI.II.2.1. But et méthode

Au cours de l'analyse précédente, nous nous sommes principalement intéressés à la question suivante : les acquis obtenus par nos animaux : parade latérale, danse nuptiale, nage en arrière sont-ils liés, ou bien se produisent-ils d'une manière indépendante au cours du comportement reproductif ?

Notre démarche, ici, est plus affinée : étant donné le comportement de parade et l'ensemble de mouvements qui le composent, il faut définir les liaisons privilégiées entre les différentes conduites sexuelles ainsi que l'ordre de succession de celles-ci dans les contextes de cour intra ou interspécifiques. En d'autres termes, en tenant compte du contexte environnemental (ici le conjoint), nous analysons l'information contenue dans une observation de type : le comportement A suit ou précède le comportement B.

Il faut cependant souligner qu'il n'est pas très facile d'identifier de telles articulations ordonnées, même pour ceux qui observent un animal isolé dans le but de rechercher les séquences automatiquement programmées dans le système nerveux central. Bien souvent en effet, ces chercheurs négligent la ou les réponses fournies par l'environnement à l'expression de l'unité A. Or, cette réponse peut constituer une des composantes essentielles de la situation stimulante spécifique de B. Un contrôle rigoureux de stabilité des conditions de l'environnement est donc nécessaire avant d'affirmer que l'enchaînement  $A \rightarrow B$ , dont la fréquence apparaît avec une probabilité différente de celle due au hasard, constitue une séquence stéréotypée, automatiquement programmée dans le système nerveux central.

Le problème est tout de même complexe, même si le but poursuivi n'est pas le même.

WIEPKEMA (1961) avait proposé une méthode d'analyse statistique qui permettait de faire émerger de telles articulations. En effet, par

un calcul de corrélations suivi d'une analyse factorielle, il obtint un schéma global du comportement reproductif de la Bouvière (*Rhodeus amarus*). Des études critiques de cette méthode ont conduit à formuler certaines réserves concernant l'application de ce type d'analyse à l'étude d'une séquence comportementale limitée.

Dans un travail plus récent, BISCHOP (1975, in COLGAN, 1978) a proposé une méthode qui se révèle statistiquement valable et qui est actuellement utilisée avec succès par les éthologistes pour déterminer les séquences privilégiées et la structure du comportement animal. L'analyse se fait à partir d'une table de contingence identique à nos tableaux 5a et 5b, 6a et 6b, 7a et 7b, 8a et 8b (Annexe VI). Si nous nommons  $S_i$  et  $T_j$  les totaux marginaux (respectivement des lignes et des colonnes) et  $N$  le total général de toutes les observations, la valeur de

$$m_{ij} = \frac{S_i \times T_j}{N}$$

calculée pour chaque case représente la fréquence de transition (pour cette case) que l'on observerait si les actions de l'animal étaient distribuées au hasard. Si  $x_{ij}$  représente la fréquence observée,

$$Y = \frac{(x_{ij} - m_{ij})}{\sqrt{m_{ij}}}$$

mesure l'écart entre l'observation et l'hypothèse du hasard. En d'autres termes, et pour être plus précis,  $Y$  donne les écarts entre un phénomène fortuit (indépendance entre différents actes ou entre mâle et femelle) et un phénomène structuré.

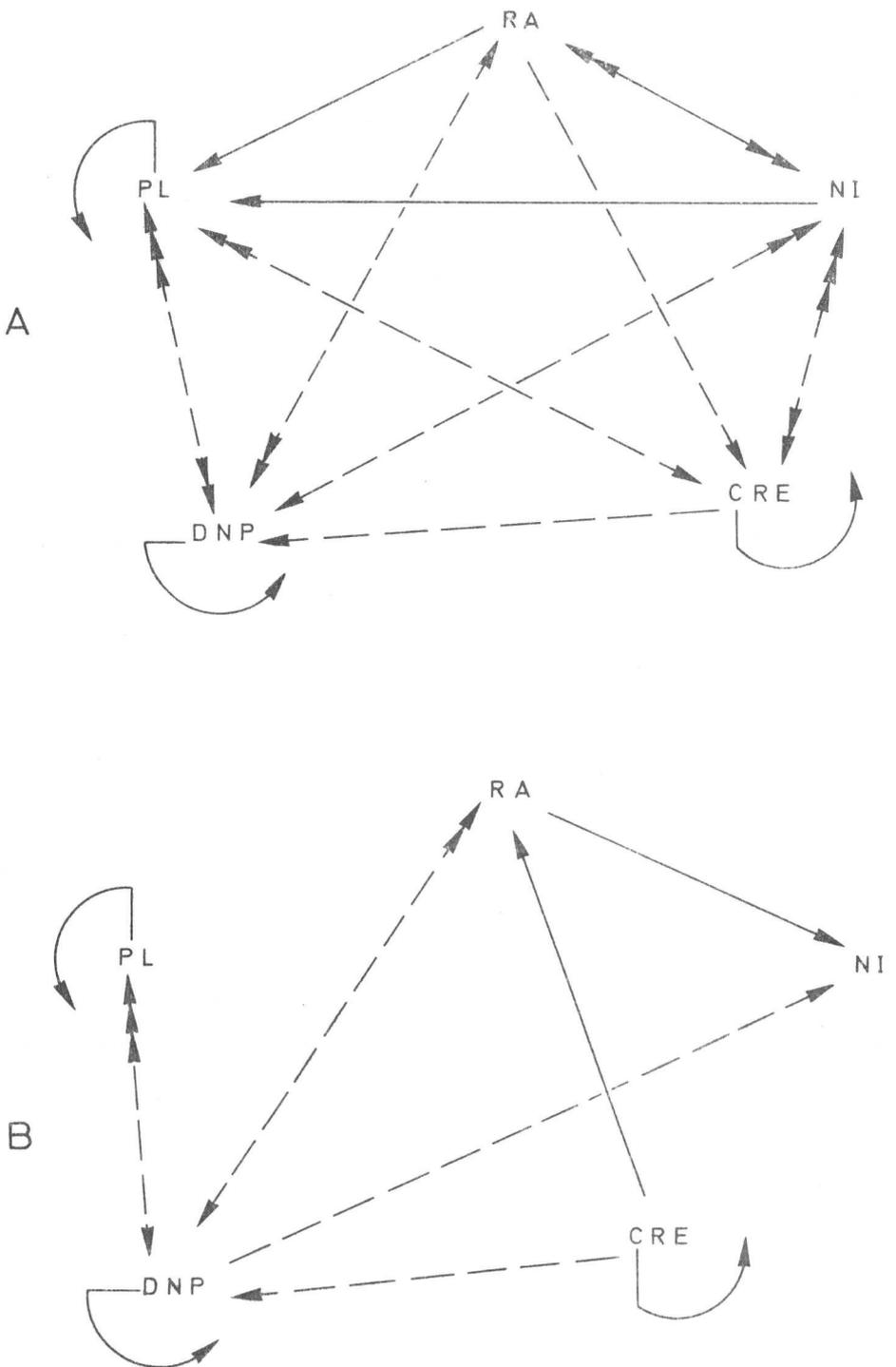
Si  $|Y| \geq 1,96$ , alors la transition de l'acte  $i$  vers l'acte  $j$  a lieu avec une probabilité différente de celle due au hasard (au seuil conventionnel  $\alpha = 5\%$ ).

Enfin, si  $Y$  est positif ( $Y > 0$ ) et que la transition est significative, on peut conclure que l'acte  $i$  favorise l'acte  $j$ ; cependant, si  $Y$  est négatif ( $Y < 0$ ) et que la transition est significative, on conclura que l'acte  $i$  inhibe l'acte  $j$ .

#### VI.II.2.2. Analyse des résultats

##### Combinaisons des actes sexuels de *S. niloticus* mâle en parade conspécifique

Dans la matrice 5 x 5 (tableau 5a, Annexe VI), 25 cellules devaient être occupées, étant donné que nous avons également tenu compte de la transition d'un acte vers lui-même. De ces 25 associations, on en a comptabilisé 19 (soit 76 %) dont la fréquence nous apparaît avec une probabilité différente de celle due au hasard (tableau 27). Ce sont elles qui ont fait l'objet de notre discussion. L'examen du tableau 27 révèle par ailleurs que, des 19 associations significatives, 7 seulement (36,84 %) étaient positives; les transitions négatives étaient les plus nombreuses : 12 au total, soit un pourcentage de 63,16 %.



Actes qui suivent

Actes qui précèdent

	RA	PL	NI	DNP	CRE
RA	- 0,9657	6,0258	13,3718	- 6,2141	- 5,4299
PL	0,2055	9,3784	0,7460	- 5,0221	- 1,9811
NI	6,4610	1,9604	0,4627	- 2,9297	- 3,1741
DNP	- 3,4759	- 8,4599	- 5,8762	10,3596	0,8877
CRE	1,4206	- 3,1786	- 4,0989	- 2,0843	7,0533

Tableau 27 : Transitions significativement communes entre les actes sexuels de 16 mâles de S. niloticus en contexte de cour conspécifique. (Tableau de Y)

Pour S. niloticus mâle en parade conspécifique, les actes peuvent être rassemblés en deux groupes en fonction de leurs interrelations (figure 4A) :

- Un premier groupe dont les actes gravitent de façon stricte autour du mouvement de rapprochement servant plus ou moins d'intermédiaire. Dans ce groupe, on trouve deux catégories de transitions. Il y a celles qui sont réversibles; c'est le cas notamment de RA - NI. D'autres transitions sont unidirectionnelles et les actes qui les composent se succèdent dans le temps de façon constante. Ce sont RA - PL; NI - PL.
- Un second groupe dont tous les actes défavorisent ou inhibent ceux du premier groupe ou sont eux-mêmes inhibés par ces derniers. Certaines inhibitions sont à sens unique; c'est le cas de RA - CRE et de CRE - DNP. D'autres au contraire (NI - CRE; NI - DNP; RA - DNP; PL - DNP; PL - CRE) sont réversibles. Ces inhibitions unidirectionnelles ou réversibles ont des degrés d'intensité très divers. Ainsi, par exemple :
  - Rapprochement (RA) défavoriserait d'abord la danse nuptiale, ensuite le creusement (CRE);
  - Parade latérale défavorise dans l'ordre décroissant : la danse nuptiale (DNP) et ensuite le creusement (CRE);
  - Nage d'invitation défavorise le creusement (CRE) et ensuite la danse nuptiale (DNP);
  - Danse nuptiale défavorise d'abord la parade latérale (PL), la nage d'invitation (NI) et enfin le rapprochement (RA);
  - Enfin, Creusement défavorise la nage d'invitation, la parade latérale (PL) et enfin la danse nuptiale (DNP).

Ces résultats sont très intéressants d'abord parce qu'ils confirment les résultats de l'analyse factorielle des correspondances sur les corrélations entre les divers actes et leur éventuelle polarisation (chapitre 5).

Donc, à première vue, l'observation du diagramme de la figure 4A ne semble impliquer aucune décision délicate. Comme nous avons vu antérieurement, DNP et CRE sont des mouvements qui ne se produisent que lorsque la parade est suffisamment avancée. Ce résultat suggère que ces deux actes moteurs relèvent du ou des centres coordonnateurs spécifiques, relativement indépendants de celui ou de ceux qui règleraient RA, PL et NI.

Ensuite, ces résultats sont très intéressants parce qu'ils sont en accord avec l'analyse éthologique classique. Des mouvements qui nous semblent intuitivement très liés se favorisent entre eux, leur Y étant largement supérieur à 1,96 (exemple : RA - NI  $Y = 13,37$ ; RA - PL  $Y = 6,025$ ). Par contre, des patrons moteurs que l'éthologie classique interprète comme dépendant d'instincts opposés s'inhibent entre eux et leurs Y sont très négatifs (exemple : DNP - PL  $Y = - 8,45$ ). Nous avons donc là une preuve statistique intéressante du bien-fondé de certaines associations qualitatives que l'observateur "naïf" fait spontanément quand il prévoit, par exemple, que ce mouvement de rapprochement qu'il observe va se continuer en une parade latérale. CE FAISANT, IL EFFECTUE IMPLICITEMENT LE CALCUL D'UNE PROBABILITE QUE TRADUIT ET PRECISE LE RAPPORT STATISTIQUE.

En d'autres termes, nous pouvons encore dire : la parade latérale est associée ou encore suit en fait plus souvent le rapprochement que ce que l'on peut attendre du hasard. La valeur du "plus souvent" est exprimée par Y supérieur à 1,96.

Le tableau 27 et la figure 4A montrent enfin que certains actes sexuels ont tendance à se répéter en série : il s'agit notamment de la danse nuptiale (DNP), de la parade latérale (PL) et enfin du creusement (CRE).

Combinaisons des actes sexuels de *S. niloticus* mâle en parade hétérospécifique

Actes qui suivent

	RA	PL	NI	DNP	CRE
RA	1,5900	1,4525	3,4179	- 4,1083	- 0,7178
PL	0,5	5,9005	- 0,3904	- 5,0359	- 0,6934
NI	1,8852	- 0,3694	0,7000	- 1,6445	- 0,1491
DNP	- 3,4709	- 5,7099	- 2,7506	9,3377	- 0,2731
CRE	2,3956	- 1,2689	- 1,0907	- 2,1479	5,8993

Actes qui précèdent

Tableau 28 : Transitions significativement communes entre les actes sexuels de 16 mâles de *S. niloticus* en contexte de cour hétérospécifique. (Tableau de Y).

L'examen du tableau 28 apporte des renseignements très intéressants, même s'il n'y a pas eu fécondation. Des 25 connexions possibles, on note qu'il y en a 11, soit 44 %, qui sont significativement communes. Parmi elles, 5 seulement sont positives (45,45 %) et 6 négatives (54,54 %).

L'examen de la figure 4B révèle que la structure des liaisons des actes moteurs dans ce contexte-ci est profondément modifiée par rapport à la structure de base (cour conspécifique).

En effet, nous observons que les mêmes actes ne forment plus totalement les mêmes groupes que nous avons mis en évidence précédemment. La grande innovation porte essentiellement sur le creusement, qui semble former désormais des liaisons significativement positives avec RA et NI, d'une part, et, d'autre part, on remarque que PL n'est plus associé directement avec ces derniers éléments.

L'autre nouveauté concerne la liaison RA - NI qui, dans la situation présente, est devenue unidirectionnelle.

Parmi les transitions ou liaisons significativement négatives, RA inhibe DNP et réciproquement comme précédemment; il en va de même pour la transition DNP - PL. La liaison CRE - DNP est identique à celle observée dans la situation antérieure où, par contre, DNP - NI n'est plus réversible et CRE - NI n'existe plus.

Enfin, la danse nuptiale, la parade latérale et le creusement ont tendance à se produire en série comme dans le contexte précédent.

Combinaisons des actes sexuels de *S. mossambicus* mâle en parade conspécifique

Actes qui suivent

	RA	PL	NI	DNP	CRE	NA
RA	- 2,7412	- 0,9384	9,5122	2,5765	- 1,9317	- 4,1771
PL	- 1,7787	22,9218	- 1,2099	- 1,5168	- 0,9182	- 3,1962
NI	4,5232	- 1,7645	- 2,1378	3,1746	- 0,7475	- 3,2639
DNP	1,8490	- 2,0053	0,1850	- 2,1732	- 0,1708	0,5803
CRE	0,2693	- 0,9182	- 1,8461	- 1,6185	14,7394	- 2,1903
NA	- 1,3083	- 3,1810	- 4,8314	- 1,3365	- 2,1027	5,9169

Tableau 29 : Transitions significativement communes entre les actes sexuels de 10 mâles de *S. mossambicus* en contexte de cour conspécifique. (Tableau de Y).

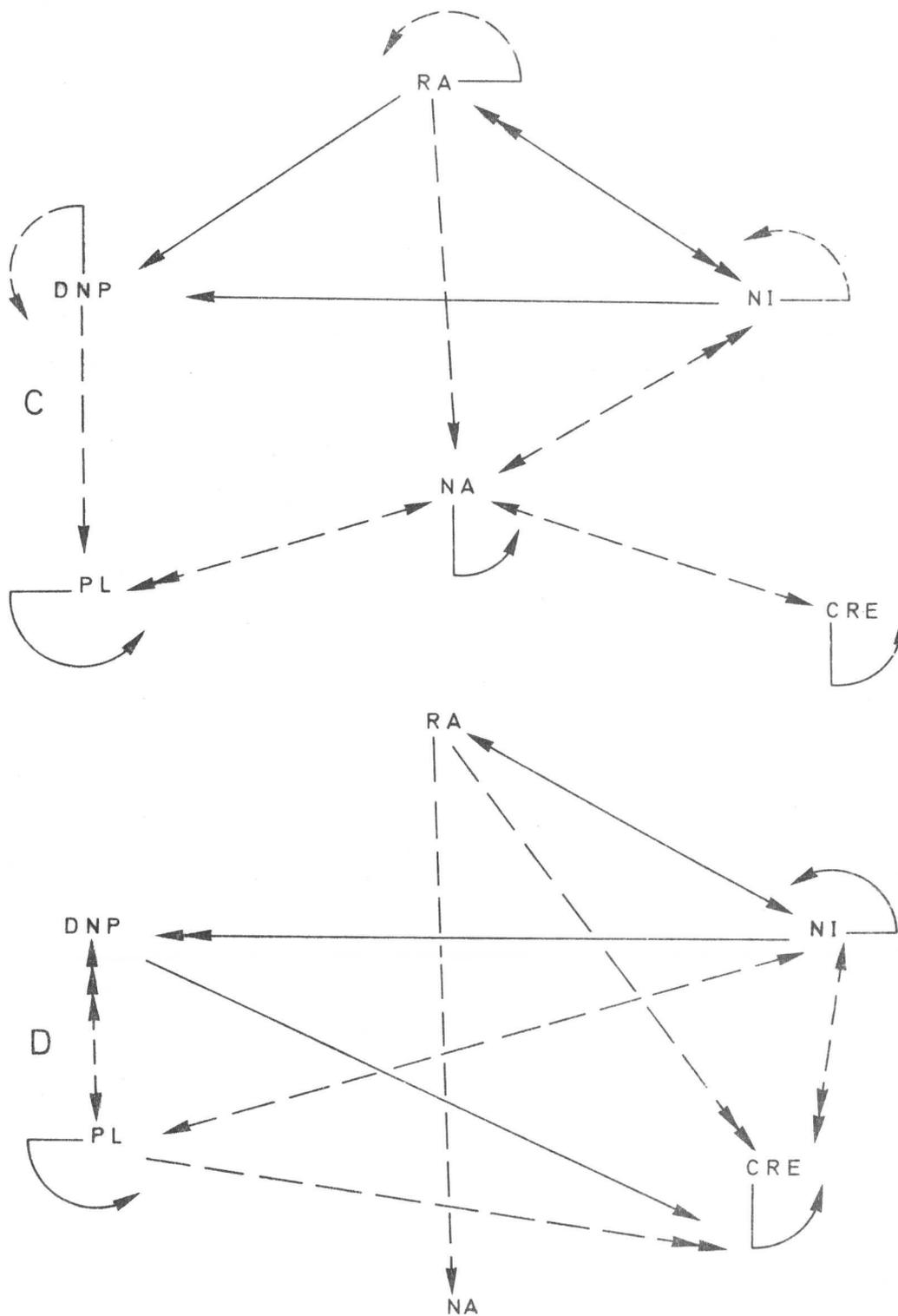


Figure 5 : Diagramme représentant les associations significativement communes entre catégories d'actes pour 10 mâles de *S. mossambicus* : C. en parade conspécifique; D. en parade hétérosécifique. Les légendes sont les mêmes que pour la figure 4.

Pour S. mossambicus mâle en parade conspécifique, 18 combinaisons d'actes avaient une probabilité d'apparition différente de celle due au hasard. De ces 18 associations significatives,  
 - 7 avaient été trouvées positives, soit 38,88 % ;  
 - les 11 autres, soit 61,2 % étaient négatives.

Par comparaison avec S. niloticus, on remarque que les actes sexuels sont rassemblés également en deux groupes :  
 Un premier groupe où les éléments forment des liaisons significativement positives. Celui-ci s'oppose à un second groupe qui contient des liaisons négatives.

Par opposition à S. niloticus, ces groupes ne sont pas formés par les mêmes éléments. Dans le premier groupe, on remarque principalement que PL a été remplacé par DNP. Ainsi donc, la séquence positive principale devient RA - NI - DNP au lieu de RA - NI - PL comme précédemment chez S. niloticus. On remarque également que les actes du premier groupe n'inhibent pas systématiquement tous les actes dits du second groupe; inversement, à l'exception de NA - NI, dont l'inhibition est réversible, les actes dits du second groupe ne défavorisent pas ceux du premier groupe comme chez l'animal précédent.

L'autre différence, la plus apparente encore entre les deux séquences d'actes des deux espèces en contexte de cour intraspécifique, concerne la fréquence avec laquelle NA est exécuté. Les liaisons significatives, bien que négatives, que cette conduite forme avec NI, PL, CRE et RA renforcent davantage cette différence.

Enfin, à l'exception de PL et CRE, DNP ne présente plus une transition significativement positive par rapport à elle-même comme chez S. niloticus.

En somme, en dépit de quelques liaisons telles que RA - NI, NI - RA qui ne présentaient aucune différence, les charpente des liaisons des unités sexuelles des mâles des deux espèces dans le contexte de cour conspécifique n'étaient pas semblables (figures 4A et 5C).

Combinaisons des actes sexuels de S. mossambicus mâle en parade hétérospécifique

Actes qui suivent

	RA	PL	NI	DNP	CRE	NA
RA	- 0,3431	- 0,2414	4,8478	- 0,264	- 3,1749	- 2,0128
PL	- 0,507	7,1930	- 2,2569	- 3,081	- 2,3114	1,2234
NI	2,0224	- 2,0837	- 3,0119	2,4135	- 2,4771	1,5772
DNP	0,5659	- 3,3781	0,6811	- 0,3203	2,5596	0,8170
CRE	- 1,6234	- 1,6783	- 2,1096	1,1682	7,9051	- 1,4288
NA	- 0,6554	0,3925	- 1,8741	1,1026	1,0987	0,3877

Tableau 30 : Transitions significativement communes entre les actes sexuels de 10 mâles de S. mossambicus en contexte de cour hétérospécifique. (Tableau de Y)

Dans le contexte de cour hétérosécifique (où éventuellement il n'y avait pas de fécondation) la séquence principale positive est : RA - DNP - CRE. Le creusement se trouve donc en supplément à la séquence principale de la parade consécutive. On observe également dans ce contexte que cette conduite est impliquée dans plusieurs autres transitions. Ce résultat n'est pas surprenant. Il est très intéressant car il semble confirmer nos conclusions sur le statut du creusement considéré comme activité de substitution.

En effet, nous savons que les activités de déplacement peuvent également se produire lors des réactions en chaîne si l'un des chaînons déclencheurs se fait attendre trop longtemps. Dans ce contexte-ci, peut-être suite à la passivité de la femelle hétérosécifique, les systèmes de comportement dont l'excitation est simultanée et qui s'inhibent mutuellement, lèvent l'inhibition qu'ils exercent sur le centre responsable du creusement. On pourrait d'ailleurs aussi rapprocher la situation présente aux ventilations de substitution de l'épinoche mâle lorsque la femelle ne le suit pas (cfr. TINBERGEN, in RUWET, 1969).

L'examen du tableau 30 et de la figure 5<sub>D</sub> appelle d'autres commentaires.

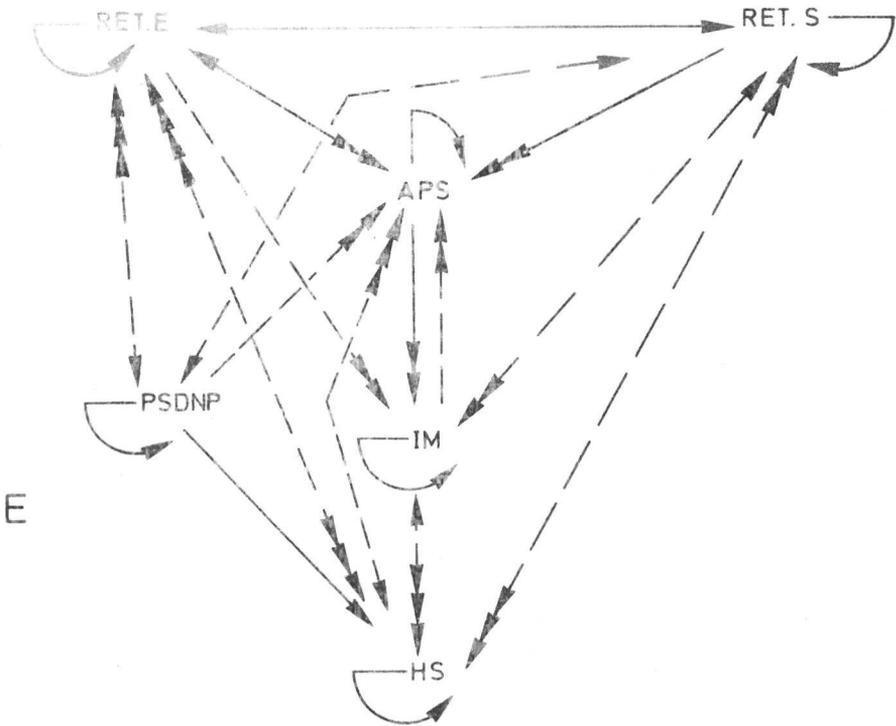
On remarque d'abord qu'il y a suppression de la liaison RA - DNP qui avait une fréquence d'apparition très élevée dans le contexte de cour consécutive. Enfin, on note que la nage en arrière, l'un des mouvements les plus spectaculaires de la parade de cette espèce, ne présente plus de corrélations avec elle-même. De plus, ces liaisons observées précédemment avec les autres mouvements ont disparu, à l'exception de RA - NA.

Combinaisons des actes sexuels de *S. niloticus* femelle au cours de l'incitation à la ponte consécutive

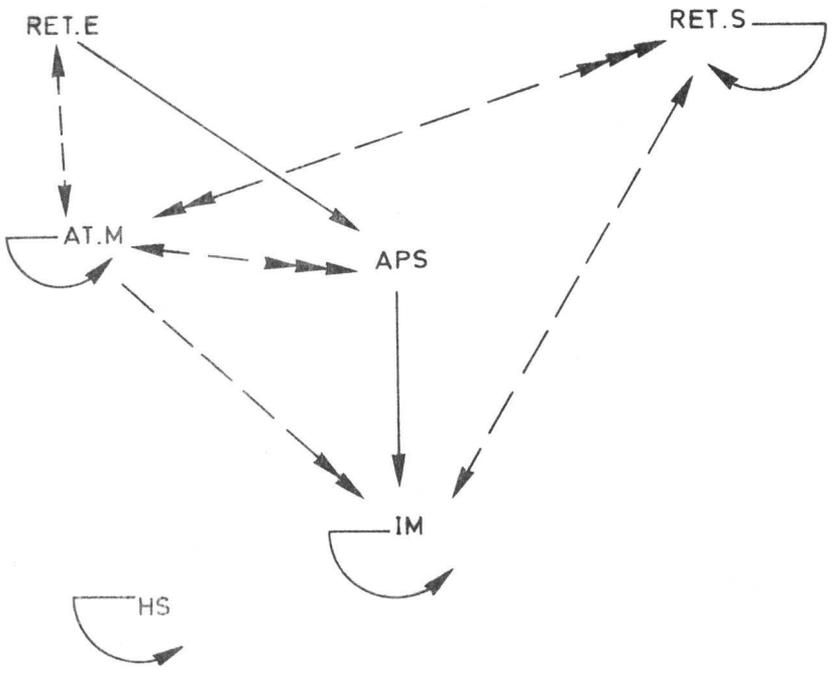
Actes qui suivent

	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP
APS	3,4484	7,6122	4,1545	0,3224	- 9,3606	- 1,2984
IM	- 4,3578	12,1108	1,5620	- 2,5775	- 6,4991	1,2492
RET.E	17,3913	- 5,3675	12,4095	4,0549	- 13,646	- 2,8712
RET.S	4,7307	- 3,6244	2,2565	19,5823	- 7,8875	- 1,9751
HS	- 10,8897	- 7,2131	- 11,1805	- 7,5765	19,8455	1,5484
PSDNP	- 2,3780	- 1,3583	- 2,8712	- 1,9687	3,8751	3,1970

Tableau 31 : Transitions significativement communes entre catégories d'actes pour 16 femelles de *S. niloticus* au cours de l'incitation à la ponte consécutive. (Tableau de Y)



E



F

Figure 6 : Diagramme représentant les associations significativement communes entre catégories d'actes pour 16 femelles de *S. niloticus* : E. au cours de l'incitation à la ponte conspécifique; F. au cours de l'incitation à la ponte hétérosécifique. Les légendes sont les mêmes que pour la figure 4.

Après le traitement de la table de contingence VIIa (Tome II), le calcul des Y consistait à faire émerger les associations privilégiées d'actes au cours de l'incitation à la ponte.

Pour les 6 mouvements ou attitudes observés, on a trouvé 30 associations qui sont très significatives, dont 13 positives et 17 négatives. Le tableau 31 et la figure 6E résument l'ensemble de ces combinaisons.

Sur la figure 6E, nous remarquons que parmi les transitions ou associations significativement positives, il y a celles qui sont réversibles (suivre et précéder). Ce sont notamment RET.E - RET.S, RET.E - APS. Par contre, les combinaisons RET.S - APS, APS - IM, PSDNP - HS, sont unidirectionnelles.

Les transitions ou combinaisons significativement négatives, venons-nous de dire, sont nombreuses. La majorité d'entre elles sont réversibles (suivre et précéder). On remarque notamment que ce sont les catégories d'actes qui semblent n'avoir aucun rapport causal

qui se défavorisent davantage. Ainsi, par exemple, la retraite au ras de l'eau (RET.E) et la retraite en surface (RET.S) qui sont une indication que la femelle est peu disposée à devenir partenaire, défavoriseraient considérablement le happement de sable (HS) et la pseudo-danse nuptiale (PSDNP), actes qui caractérisent la disposition de la femelle à la ponte.

Enfin, dans ce contexte, toutes les conduites sexuelles sont fréquentes et se répètent en séries (figure 6E).

Combinaisons des actes sexuels de *S. niloticus* femelle au cours de l'incitation à la ponte hétérosécifique

		Actes qui suivent					
		APS	IM	RET.E	RET.S	HS	AT.M
Actes qui précèdent	APS	- 0,5671	2,1615	0,9353	0,4468	- 1,6365	- 2,2259
	IM	- 0,5676	7,2087	- 1,1596	- 2,6895	- 1,1292	0,4052
	RET.E	3,6081	- 1,8062	1,4728	- 1,0242	- 0,3906	- 2,5338
	RET.S	0,0378	- 2,8763	0,5116	5,4692	- 1,6775	- 4,5856
	HS	- 1,5365	0,9762	- 1,1923	- 1,6385	10,0425	- 0,8715
	AT.M	- 3,3242	- 2,4295	- 2,0773	- 2,9819	- 0,0404	11,9337

Tableau 32 : Transitions significativement communes entre catégories d'actes pour 16 femelles de *S. niloticus* au cours de l'incitation à la ponte hétérosécifique. (Tableau de Y)

Dans le contexte d'incitation à la ponte hétérosécifique, nous avons comptabilisé 15 combinaisons d'actes dont la fréquence était différente de celle due au hasard, soit la moitié des combinaisons observées dans le contexte consécifique.

La figure 6f est très révélatrice. Elle nous renseigne sur les conduites sexuelles qui n'apparaissent plus au cours de ce contexte. Ce faisant, les liaisons ou combinaisons qu'elles formaient avec d'autres conduites cessent d'exister. C'est le cas notamment de la pseudo-danse nuptiale (PSDNP).

La figure 6f nous renseigne également sur les actes nouveaux qui, par leur apparition, entraînent la formation de nouvelles liaisons.

Ainsi donc, à l'exception de la combinaison RET.E - APS - IM, qui est en partie identique à celle observée précédemment, et IM - RET.S, la charpente d'association d'actes en contexte d'incitation à la ponte hétérosécifique est tout à fait différente à celle observée dans le contexte consécifique.

Notons enfin que toutes les conduites, à l'exception de RET.S, IM et HS, n'ont plus tendance à se produire en série comme antérieurement.

Combinaisons des actes sexuels de *S. mossambicus* femelle au cours de l'incitation à la ponte consécifique

Actes qui suivent

	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP
APS	4,6008	3,3672	3,6766	1,5669	- 6,9658	0,5271
IM	- 2,5550	16,0221	- 0,2157	- 1,1440	- 4,1315	- 1,2500
RET.E	12,1673	- 3,8554	9,8879	1,4315	- 10,0676	- 3,8961
RET.S	8,7522	- 2,9465	- 1,5671	13,2660	- 7,5473	- 2,5949
HS	- 10,7489	- 5,0225	- 6,6218	- 6,2216	13,3493	3,3350
PSDNP	- 3,5704	- 0,8724	- 0,8161	- 1,5729	3,3956	0,3941

Tableau 33 : Transitions significativement communes entre catégories d'actes pour 10 femelles de *S. mossambicus* au cours de l'incitation à la ponte consécifique. (Tableau de Y)

Dans le contexte présent, on observe qu'il y a 25 associations significatives, soit 5 en moins par rapport à *S. niloticus* femelle dans le même contexte.

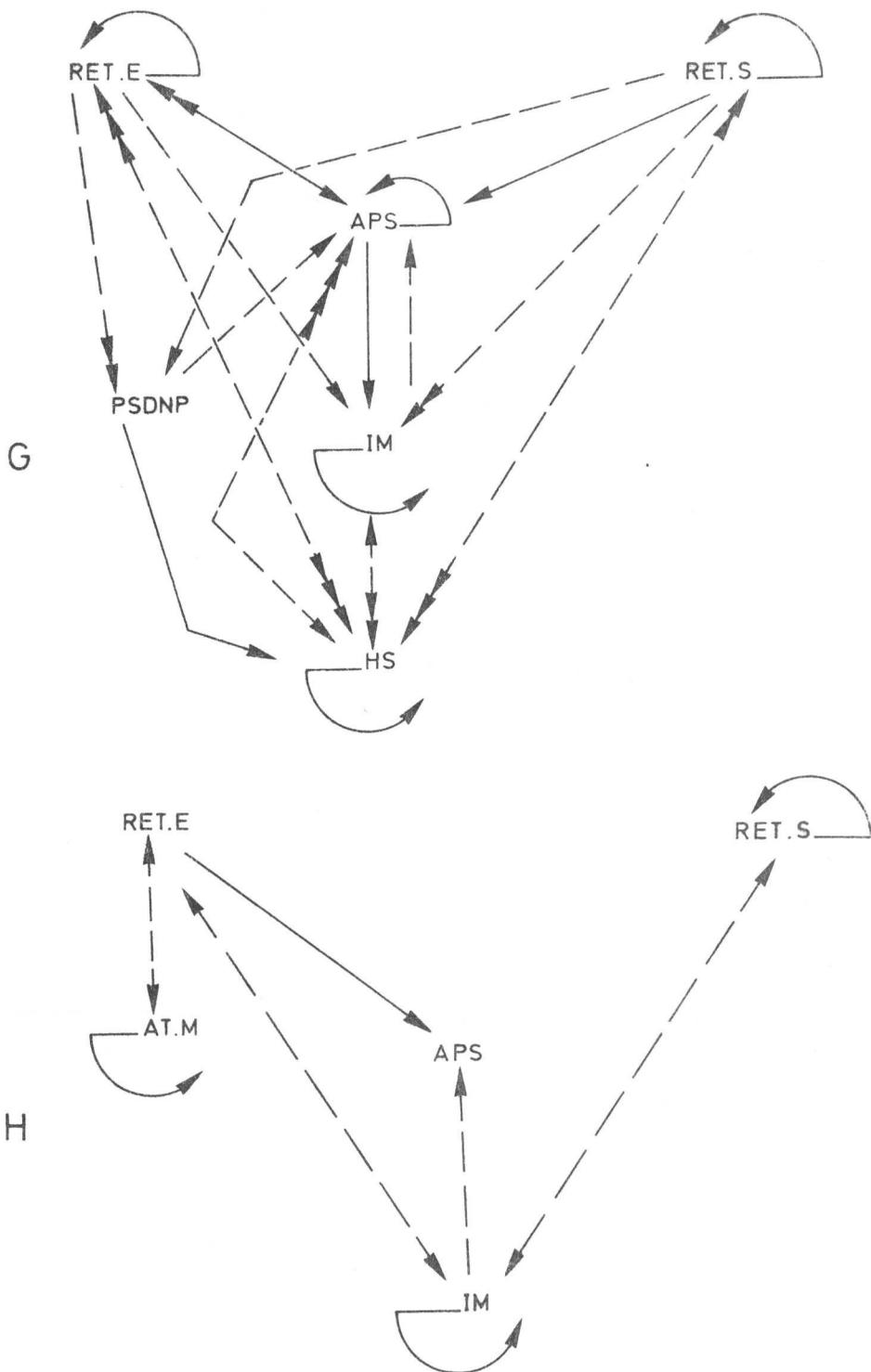


Figure 7 : Diagramme représentant les associations significativement communes entre catégories d'actes pour 10 femelles de *S. mossambicus* : G. au cours de l'incitation à la ponte conspécifique; H. au cours de l'incitation à la ponte hétérosécifique. Les légendes sont les mêmes que pour la figure 4.

Les transitions significativement positives sont : RET.E - IM d'une part et RET.S - APS - IM d'autre part. Celles-ci sont identiques en tous points à celles observées chez *S. niloticus* femelle. La transition PSDNP - HS est également positive, mais elle n'est que partiellement identique à celle mise en évidence précédemment. Parmi les transitions significativement négatives, on retrouve exactement la même structure, à l'exception tout de même de deux d'entre elles, qui ne sont pas réversibles.

En somme, les différences les plus apparentes entre les combinaisons d'actes chez *S. mossambicus* et *S. niloticus* femelle dans le contexte d'incitation à la ponte conspécifique sont :

- PSDNP - HS est une transition réversible;
- RET.S - PSDNP d'une part, RET.S - IM d'autre part ne sont pas des transitions réversibles;
- enfin, PSDNP n'a pas la tendance à se répéter en série.

En dépit de ces quelques différences, les charpentes de combinaisons d'actes chez les deux espèces sont superposables. (figures 6E et 7G).

Combinaisons des actes sexuels de *S. mossambicus* femelle au cours de l'incitation à la ponte hétérosécifique

	APS	IM	RET.E	RET.S	AT.M
APS	0,4293	- 0,0563	1,0495	- 0,7324	- 1,8956
IM	- 3,2828	7,7092	- 2,5639	- 4,0184	1,4046
RET.E	3,4672	- 4,4505	1,7470	1,1902	- 2,2993
RET.S	0,3821	- 4,3810	0,9866	4,7677	- 1,9065
AT.M	- 1,8766	0,3891	- 1,9675	- 0,9670	10,094

Actes qui précèdent

Tableau 34 : Transitions significativement communes entre catégories d'actes pour 10 femelles de *S. mossambicus* au cours de l'incitation à la ponte hétérosécifique. (Tableau de Y)

L'examen du tableau 34 et de la figure 7H montre qu'il y a des actes sexuels qui n'apparaissent plus au cours des rencontres mixtes : ce sont notamment PSDNP et HS. D'autres, par contre, font leur apparition : il s'agit de AT.M.

Cette situation semble être à l'origine de la modification profonde de la structure d'association d'actes observée précédemment. En effet, si on exempte RET.S et IM, qui se répètent en séries comme antérieurement, on remarque qu'au cours de l'incitation à la ponte hétérosécifique, aucune association ne présente une identité parfaite à celle observée précédemment (figure 7H).

## VI.III. DISCUSSION ET CONCLUSION

=====

Au terme de cette analyse et en examinant les résultats de l'ensemble des deux espèces, il apparaît clairement que l'étude du comportement sexuel de *S. niloticus* et de *S. mossambicus* chez deux groupes de couples souligne la disparité des combinaisons d'actes effectués par les mâles ou les femelles vis-à-vis de leurs partenaires. Nous essaierons maintenant de rappeler l'organisation des différents éléments en activité comportementale et de préciser le niveau des divergences observées.

### Les différents éléments mis en évidence

#### Les actes moteurs

Si, dans les contextes intra et interspécifiques, les mâles présentent exactement le même répertoire d'actes sexuels, on remarque par contre que chez les femelles, il y a trois catégories d'actes. Nous avons :

- des actes moteurs "présents" au cours de toutes les rencontres conspécifiques et mixtes;
- des actes moteurs qui appartiennent spécifiquement aux rencontres mixtes. Parmi eux, citons AT.M;
- des actes moteurs qui, dans la majorité des cas, appartiennent aux rencontres conspécifiques. En contexte hétérospécifique, ces actes moteurs semblent constituer des postures charnières à partir desquelles l'acceptation ultérieure de la femelle est envisageable mais non acquise.

Quel que soit le contexte, tous les actes moteurs mâles ou femelles peuvent être regroupés en trois catégories en fonction de leurs interrelations. Nous avons ainsi :

- des actes qui se stimulent entre eux;
- des actes qui s'inhibent entre eux;
- enfin, des actes qui n'ont aucun lien entre eux.

#### Organisation

De même que nous avons distingué le regroupement des actes moteurs en trois catégories, nous distinguerons trois types d'organisation temporelle de ceux-ci.

- Certains actes moteurs ont tendance à se produire en série

[ (A) → (A) → (A) ..... ]

Cette corrélation de certains patrons moteurs avec eux-mêmes est très stable chez *S. niloticus* mâle. Chez *S. mossambicus* mâle comme chez les femelles, on observe une certaine variabilité. Celle-ci concerne pour *S. mossambicus* mâle l'acte NA, spécifique de cette espèce. Chez les femelles, l'analyse plus fine révèle que lorsqu'il y a variation de la structure des liens de tels éléments, elle affecte incontestablement les mêmes actes homologues. Notons enfin que lorsque la structure des liens de tels patrons moteurs est modifiée dans le contexte

hétérosécificque, cette modification a lieu toujours dans le sens de la perte et non de l'acquisition de nouvelle structure.

- D'autres actes moteurs se succèdent dans le temps de façon constante, rigide et obligatoire. Dans ce cas, un acte moteur B n'apparaîtra que lorsque le précédent A se sera totalement exprimé et A n'apparaîtra plus au cours de cette séquence. On aura toujours  $A \longrightarrow B$  et jamais l'inverse  $B \longrightarrow A$ .

De tels actes marquent une certaine tendance, l'éventualité d'une chaîne d'actions; A étant toujours suivi de façon statistiquement confirmée par B, marque la possibilité d'une chaîne d'actions.

Parmi ces actes, il y a ceux qui, dans les contextes intra et intersécificques, ont leur emplacement fixe dans la combinaison. D'autres par contre (la majorité) ont leur emplacement modifié ou supprimé.

- D'autres actes moteurs enfin forment des liaisons réversibles (suivre et précéder). On peut supposer que ces actes se produisent ainsi parce qu'ils partagent des facteurs causaux communs. L'action de ces facteurs causaux peut donc déclencher soit l'un soit l'autre patron moteur.

Ici encore, nous constatons également que la structure de ces combinaisons d'actes n'est pas stable. La transition entre deux conduites données peut être réversible dans le contexte consécificque puis devenir unidirectionnelle pendant la cour hétérosécificque. Tout se passe comme si les deux actions ne partageaient plus les mêmes facteurs qui permettaient leur déclenchement.

D'autres différences, apparentes à l'examen des figures 4A, 4B, 5C, 5D, 6E, 6F, 7E et 7H concernent à la fois :

- l'importance globale des combinaisons significatives entre les catégories d'actes. Celles-ci sont généralement plus nombreuses en contexte consécificque que hétérosécificque;
- l'établissement de nouveaux types de liens entre les mouvements en contexte hétérosécificque.

Ainsi, nous sommes en mesure d'affirmer que les combinaisons des conduites sexuelles en séquences comportementales ne demeurent pas objectivement identiques.

Il est maintenant bien établi que LE MALE, PLACE AVEC LES FEMELLES HETEROSECIFICQUES, EFFECTUE UNE COUR QUI, DANS SON ENSEMBLE, N'EST PAS SEMBLABLE A CELLE ADRESSEE AUX FEMELLES CONSECIFICQUES. Inversement, il paraît important de souligner l'existence d'une variabilité des "répliques" de la femelle.

D'autre part, nous tenons là une preuve que l'animal mature est capable d'adopter, face à des partenaires matures, des stratégies différentes selon que ces individus, c'est-à-dire le binome mâle-femelle, est consécificque ou hétérosécificque.

Enfin, chez les couples mixtes, il ressort de cette étude l'inexistence d'un véritable dialogue capable d'assurer les possibilités de communication des actes moteurs. Ce manque de dialogue adapté semble donc à l'origine du faible pourcentage des transitions significatives et de l'hétérogénéité des combinaisons temporelles des conduites sexuelles. Mais il faut avouer que ce qui vient d'être évoqué ne traduit pas entièrement la complexité des faits.

En effet, nous savons que l'acte moteur, dans sa réalisation apparemment stéréotypée, se charge d'une valeur comportementale différente. Bien que les mêmes actes soient utilisés dans toutes les parades (exception faite pour les femelles), il ne suffit pas, pour comprendre l'organisation du comportement sexuel, d'établir les liaisons qui s'instaurent entre eux et de les quantifier. De la même manière, reconstituer leurs probables et possibles liaisons est insuffisant. Il faut aussi s'interroger sur leur signification et sur la nature des liens qui les relient, c'est-à-dire apprécier s'ils possèdent une éventuelle fonction de communication.

Par ailleurs, nous avons défini arbitrairement un acte comme une unité motrice observable, permettant de découper le comportement en instants, ultérieurement quantifiables. Or, ces actes n'ont ni la même durée, ni le même contenu. L'acte apporte donc une multitude d'informations engendrées par des circonstances différentes qui évoquent à leur tour des réponses diverses.

Pour ces raisons, vraisemblablement, il ne semble pas exister de liaison rigide entre deux actes. Il peut y avoir ainsi omission de un ou de plusieurs d'entre eux. Dans tous les cas, les données qui viennent d'être exposées ont permis la mise en évidence de plusieurs éléments. Nous n'en rappellerons que les plus importants.

Le premier fait qui doit être souligné de prime abord est qu'AU COURS DE LA PARADE SEXUELLE, LES ACTIONS DES ANIMAUX ETUDIÉS NE SE REPRODUISENT JAMAIS AU HASARD.

Le second fait : QUELLES QUE SOIENT LES ESPECES, LES CONNEXIONS DES CONDUITES SEXUELLES EN SEQUENCES COMPORTEMENTALES NE SONT PAS IDENTIQUES DANS LES CONTEXTES DE COUR INTRA ET INTERSPECIFIQUE. TOUT SE PASSE COMME SI, ENTRE DEUX ACTES APPAREMMENT INNES, IL N'EXISTAIT PAS DE LIAISONS RIGIDES ENTRE EUX. LEURS CONNEXIONS SEMBLENT S'ETABLIR SUIVANT LES CIRCONSTANCES. Quoiqu'il en soit, nous tenons là une preuve que l'animal est capable d'adapter son comportement en fonction des circonstances.

Le troisième fait : la comparaison des connexions d'actes des deux espèces en contexte de cour conspécifique montre que, chez les mâles, à l'exception de la liaison réversible RA  $\longleftrightarrow$  NI, qui ne présente aucune différence, LES CHARPENTES DE CONNEXIONS DES UNITES SEXUELLES NE SONT PAS SEMBLABLES. AU COURS DE LA PARADE INTRASPECIFIQUE, LES MALES DES ANIMAUX ETUDIÉS COMBINENT DONC LEURS ACTIVITES SEXUELLES DANS UN ORDRE QUI EST PROPRE A CHAQUE ESPECE.

Le quatrième fait enfin : chez les femelles, en dépit de quelques différences, LES CHARPENTES DES COMBINAISONS DES CONDUITES SEXUELLES AU COURS DE L'INCITATION A LA PONTE CONSPECIFIQUE SONT SUPERPOSABLES.

Nous allons tenter dans les lignes qui suivent de reconstituer les différents types d'associations des interactions aboutissant à la ponte et à la fécondation chez les couples conspécifiques et hétérospecifics. Nous croyons que c'est là une façon de poser de nouvelles hypothèses et de susciter leur vérification qui confirmera ou infirmera les mécanismes d'isolement de ces animaux.

VI.IV. LES DEPENDANCES ENTRE LES DIFFERENTS COMPORTEMENTS DES PARTENAIRE  
=====

AU COURS DE LA PARADE SEXUELLE

=====

VI.IV.1. Influence réciproque du comportement des partenaires sexuels

VI.IV.1.1. Introduction et méthode

Afin d'examiner l'indépendance des comportements des partenaires sexuels au cours de la parade, nous avons établi, pour chaque couple, les matrices indiquant la fréquence des différents comportements émis en fonction de celui manifesté par le partenaire. Les dimensions de ces matrices ont été réduites après avoir éliminé les lignes et les colonnes relatives aux données trop rares. C'est notamment le cas du mordillage de flanc (MF) et du coup de queue (CQ). Nous examinons donc des matrices de 5 x 6 ou de 6 x 6 respectivement pour *S. niloticus* et *S. mossambicus* (tableaux 9a et 9b, 10a et 10b, 11a et 11b, 12a et 12b) (Annexe VII).

Il est classique d'analyser ces matrices au moyen du test de chi-carré, bien que cette procédure présente deux inconvénients :

- d'une part, elle ne peut être utilisée quand la matrice comprend une valeur attendue inférieure à 5; mais, comme nous l'avons souligné plus haut, l'accord n'est pas unanime en ce qui concerne cette condition d'application (DAGNELIE, 1975);
- d'autre part, le chi-carré ne permet pas d'identifier l'origine des dépendances entre deux ensembles de mouvements; ainsi, la non-dépendance entre deux comportements peut signifier soit que les périodes d'exécution sont synchronisées, ou encore que l'apparition d'un comportement chez un animal inhibe l'apparition de l'autre comportement chez son partenaire (P. FEYEREISEN et N. DE VOGEL, 1980).

Pour analyser la source de la dépendance, nous avons utilisé les valeurs de  $Y$ . Cette valeur, avons-nous dit, donne les écarts entre un phénomène fortuit (indépendance entre le mâle et la femelle) et un phénomène structuré. Comme nous avons fait observer précédemment, si  $|Y| \geq 1,96$  ( $\alpha = 0,05$ ), cela signifie qu'il y a plus de répétitions observées de l'acte d'un individu donné vers celui de son partenaire qu'il ne devrait y en avoir s'il y avait indépendance. Enfin, si  $Y$  est positif ( $Y > 0$ ) et que la transition est significative, un tel résultat démontre que le comportement d'un partenaire donné favorise celui de son conjoint ou, en d'autres termes, que les deux comportements sont synchronisés; au contraire, si  $Y$  est négatif ( $Y < 0$ ), un tel comportement défavorise celui du conjoint; mieux encore, de tels comportements ne se produisent pas simultanément chez les deux animaux observés.

VI.IV.1.2. Résultats

Les résultats des analyses concernant l'influence du comportement des partenaires sexuels sont fournis aux tableaux 35 et 36.

Dans un premier temps, à partir des matrices totales résultant de l'addition case par case des matrices des différents couples, nous avons testé, au moyen du test de chi-carré, l'indépendance entre les

comportements des deux partenaires d'abord chez des couples composés par des individus conspécifiques et ensuite chez des couples mixtes. TOUS LES TESTS EFFECTUES SONT HAUTEMENT SIGNIFICATIFS : DANS TOUS LES COUPLES CONSIDERES , LE COMPORTEMENT D'UN MALE N'EST PAS INDEPENDANT DE CELUI DE LA FEMELLE ET INVERSEMENT (tableaux 35 et 36).

Types de couples	Valeurs de $\chi^2$ observées	ddl	Valeurs de $\chi^2_{0,05}$
<u>S. niloticus</u>	1.286,6304 774,4533	20	31,410
<u>S. mossambicus</u>	612,4139 702,8645	25	37,652

Tableau 35 : Analyse pour les couples composés par des individus conspécifiques de l'indépendance entre les comportements des partenaires sexuels. Test de chi-carré calculé sur la matrice entière (dimensions 5 x 6 et 6 x 6).

Types de couples	Valeurs de $\chi^2$ observées	ddl	Valeurs de $\chi^2_{0,05}$
<u>S. niloticus</u> mâle X	331,0584	16	26,296
<u>S. mossambicus</u> femelle	327,1458	20	31,410
<u>S. mossambicus</u> mâle X	250,9901	25	37,652
<u>S. niloticus</u> femelle	291,5001	30	43,773

Tableau 36 : Analyse pour les couples mixtes de l'indépendance entre les comportements des partenaires sexuels.

Pour analyser la source de la dépendance, nous avons, dans un second temps, calculé des valeurs de Y sur les deux types de matrices, c'est-à-dire celles dans lesquelles les actions du mâle précédaient celles de la femelle, et inversement. Les résultats de cette analyse sont consignés dans les tableaux 37a et 37b, 38a et 38b, et 39a et 39b. Les tableaux 37a et 37b correspondent aux types d'associations d'actes des partenaires conspécifiques, tandis que les tableaux 38a, 38b, 39a et 39b correspondent aux associations entre des comportements de couples mixtes.

#### Comparaison des associations des unités sexuelles des couples composés par des individus conspécifiques

Les tableaux 37a et 37b résument les différents types d'associations des conduites sexuelles des couples conspécifiques. Les similitudes et les différences entre les deux espèces se résument comme suit :

- Chez S. niloticus, le rapprochement et le happement de sable, de même que le rapprochement et l'immobilisation, ne se produisent pas simultanément chez les deux conjoints observés, alors que le rapprochement et la retraite en surface, de même que le rapprochement et la retraite au ras de l'eau sont synchronisés;
- Chez S. mossambicus, l'examen des tableaux 37a et 37b révèle que la situation n'est pas rigoureusement identique à celle de l'espèce précédente. En effet, malgré l'identité parfaite des associations sus-déterminées, on note ici que la pseudo-danse nuptiale et l'approche sexuelle ont tendance à défavoriser le rapprochement du mâle lorsque la femelle prend l'initiative de l'activité sexuelle (tableau 37b);
- Chez S. mossambicus, on remarque que, lorsque la parade latérale (PL) précède ou suit les actes femelles, les types d'associations qu'elle forme avec ceux-ci sont identiques. Notamment PL favorise l'immobilisation (IM), alors qu'elle défavorise l'approche sexuelle (AP.S.). Inversement, ces deux conduites forment avec la parade latérale (PL) les mêmes types d'associations (tableaux 37a et 37b).

Chez S. niloticus, si les associations (PL - IM) et (PL - APS) sont identiques à celles observées chez l'espèce précédente, on note cependant que (IM - PL) et (APS - PL), qui se forment lorsque ces deux actes précèdent à leur tour PL, divergent totalement (tableau 37b). D'autres différences apparentes concernent PL, qui défavorise l'apparition du happement de sable; la même situation se présente pour ce qui concerne PSDNP. Les associations inverses (HS - PL), (PSDNP - PL) sont, elles aussi, spécifiques de S. niloticus.

La nage d'invitation, précédant ou suivant chacune des conduites femelle, forme, avec celles-ci, des associations à la fois communes et spécifiques de chaque espèce.

Parmi les éléments communs, on remarque que cet acte tend à se produire en même temps que l'approche sexuelle (NI - APS); par contre, il défavorise les mouvements d'immobilisation (NI - IM) et de happement de sable (NI - HS) (tableau 37a). Ces types d'associations sont donc communs aux deux espèces.

Les divergences portent à la fois sur les associations (NI - RET.E), d'une part, et (RET.E - NI) et (PSDNP - NI), d'autre part. En effet, le tableau 37a révèle que NI inhibe la retraite au ras de l'eau exclusi-

Tableau 37A : Voir commentaires page 102

	A P S	I M	RET. E	RET. S	H S	PSDNP
RA		- -	+ +	++ ++	-- --	
PL	- - * -	+ * +			--- ---	- -
NI	+ +	-- --	*- -		- ---	
DNP	- - - *	+ + + *	--- ---	- -	+++ ---	+ -
CRE	- - * -	--- * ++	+ * + *	- -	+ + -	
NA	---		- -	-- --	+ + +	+ +

Tableau 37B : Voir commentaires page 102

	RA			PL			NI			DNP			CRE			NA			
A P S				+	+	*	+	+	-										
			*	-							++								
I M	-	-					-		+										
	-	-		+	+		-						+						
RET.E	+	+					+					-							
		+															-		
RET.S	+	+	+	+	+		+		-	-		-							
		+	+				+					-	*		-	-			
H S	-	-	-	-			-	-	+	+		+							
	-	-	-				-	-				-					+		
P S D N P				-					+										
	-	-					-										+		

Tableaux 37a et 37b :

Résumé et comparaison des combinaisons comportementales mises en évidence chez des couples composés par des individus conspécifiques de S. niloticus et de S. mossambicus.

Ces tableaux donnent donc une idée fidèle des dépendances entre les conduites sexuelles des couples composés par des individus conspécifiques.

- Dans les cellules, nous avons en haut le signe correspondant à l'influence des comportements des partenaires chez S. niloticus; en bas, celui de l'influence des comportements chez S. mossambicus.
- Le signe + signifie que, pour le couple d'actes A-B, l'acte A d'un partenaire donné favorise l'apparition de l'acte B de son conjoint.
- Le signe - signifie que l'acte C défavorise l'apparition de l'acte D.
- L'absence de signe indique qu'on ne peut rien dire du lien éventuel entre deux comportements considérés.
- Sur une même ligne, le nombre de signes + ou - est proportionnel à l'importance de la dépendance observée.
- + ou - accompagné d'un astérisque (\*) indique que la combinaison observée n'est pas la même lorsque l'action suivante du partenaire précède à son tour celle de son conjoint.
- Les cellules (+ ou -) non hachurées indiquent que, pour les combinaisons des comportements considérés, il n'y a aucune différence entre les deux espèces.
- Les cellules hachurées verticalement : a°/ sans barre horizontale indiquent que la combinaison des comportements considérés est spécifique pour S. mossambicus; b°/ avec barre horizontale est spécifique pour S. niloticus.
- Enfin, les cellules hachurées horizontalement indiquent qu'il y a deux types de combinaisons des comportements considérés. Ces types de combinaisons sont spécifiques à chaque espèce.

vement chez S. mossambicus; à l'inverse, l'association (RET.E - NI) est spécifique pour S. niloticus (tableau 37b).

Enfin, si la combinaison (NI - PSDNP) n'existe pas chez les deux espèces, par contre la combinaison inverse (PSDNP - NI) n'a été observée que chez S. mossambicus (tableau 37 b).

Chez S. niloticus, on remarque que la danse nuptiale forme, avec toutes les unités sexuelles femelles et inversement, des relations significatives. Ainsi donc, cet acte favorise l'apparition du happement de sable chez la femelle; il en est de même pour l'immobilisation, et enfin pour la pseudo-danse nuptiale; par contre, il défavorise la retraite au ras de l'eau, l'approche sexuelle et la retraite en surface. Inversement, tous ces actes de la femelle précédant la danse nuptiale forment avec cette dernière les mêmes types de relations.

Ces associations, comparées à celles que nous avons observées chez S. mossambicus, font apparaître deux types de différences. D'abord, on remarque que chez cette dernière espèce, la danse nuptiale, précédant ou suivant les actes femelles, ne forme jamais avec tous ces actes des relations significatives. Deuxième remarque : si les associations telles que (DNP - APS) et (DNP - IM) sont identiques à celles observées chez S. niloticus, par contre, (DNP - RET.E), (DNP - RET.S), (DNP - HS), (DNP - PSDNP), de même que (APS - DNP), (IM - DNP), (RET.E - DNP), (RET.S - DNP), (HS - DNP) et (PSDNP - DNP) ne présentent aucune similitude entre les deux espèces.

A l'exception de la pseudo-danse nuptiale, les tableaux 37a et 37b montrent que, chez S. niloticus, le creusement (CRE) a des relations claires avec tous les actes femelles, mais ces relations varient parfois selon que cet acte précède ou suit chaque acte mis en jeu.

Chez S. mossambicus, outre la pseudo-danse nuptiale, on note en plus le manque de relations significatives entre le creusement et l'approche sexuelle. D'autres différences apparaissent à l'examen des tableaux 37a et 37b. Par exemple : l'association (CRE - IM) est significativement négative chez S. niloticus alors qu'elle est positive chez S. mossambicus; c'est l'inverse pour ce qui concerne (CRE - HS).

### Conclusion

L'étude des actes interindividuels exprimés par les mâles vis-à-vis des femelles et par les femelles vis-à-vis des mâles en contexte conspécifique met en relief des résultats très nets.

- On peut d'abord noter que, quelles que soient les espèces, certaines conduites des partenaires sexuels présentent une indépendance totale. La matière de cette remarque sera développée plus complètement à la fin de ce paragraphe.
- La plupart des conduites sexuelles forment cependant différents types d'associations prouvés statistiquement. Au sein de chaque espèce, ces types d'associations stimuli-réponses ne sont pas rigoureusement identiques. Ils peuvent varier qualitativement lorsque la réponse exprimée par le partenaire devient à son tour le stimulus déclencheur.
- Enfin, la comparaison entre les deux espèces a mis en évidence plusieurs éléments communs, mais les combinaisons spécifiques demeurent prépondérantes, en particulier lorsque les activités des mâles sui-

---

N.B. Les associations de la nage en arrière avec les actes des femelles n'ont pas été analysées, car cette conduite est inexistante chez S. niloticus.

vent celles des femelles (tableau 37b). NOUS DISPOSONS AINSI D'UN BON INDICE POUR AFFIRMER QUE, DANS DES APPELS MUTUELS, LES REPONSES DES MALES DES DEUX ESPECES SONT PLUS DIVERGENTS QUE CELLES DES FEMELLES.

Comparaison des associations des unités sexuelles des couples composés par des individus conspécifiques et hétérosécifiques

Nous avons donc cherché à voir si les relations que nous avons mises en évidence chez des couples composés par les individus conspécifiques étaient différentes de celles des couples mixtes. Les résultats de cette analyse sont consignés dans les tableaux 38a et 38b pour ce qui concerne S. niloticus et les tableaux 39a et 39b pour S. mossambicus.

L'étude de ces résultats appelle les commentaires suivants :

- Lorsque des partenaires hétérosécifiques sont mis en présence, le nombre absolu des combinaisons de leurs activités sexuelles est plus faible (26 contre 44 dans le cas des deux types de couples de S. niloticus; 31 contre 42 pour ce qui concerne S. mossambicus). Ceci est dû essentiellement au fait que de nombreuses combinaisons ne se forment jamais lors des rencontres mixtes.
- Cette variation quantitative globale s'accompagne d'une variation qualitative de certaines relations. Par exemple, chez des couples conspécifiques de S. niloticus, le happement de sable (HS) favorise la danse nuptiale (DNP) alors qu'il inhibe l'apparition de ce comportement chez des couples mixtes.
- Nous pouvons enfin remarquer que certaines combinaisons des comportements ne présentent aucune différence entre les deux types de couples. Donc, vis-à-vis des appels sexuels hétérosécifiques, les femelles ne restent jamais indifférentes puisqu'elles forment avec des mâles étrangers certaines relations comparables à celles qu'elles forment avec des individus de leur propre espèce.

EN RESUME, NOUS POUVONS DIRE QUE LA COUR D'UNE ESPECE VOISINE N'EST PAS REPOUSSANTE, ELLE NE LAISSE PAS LA FEMELLE INDIFFERENTE, MAIS ELLE N'EST PAS PREFEREE. LE FAIBLE POURCENTAGE DES RELATIONS SIGNIFICATIVES CHEZ DES COUPLES MIXTES EST UNE INDICATION LARGEMENT CONVAINCANTE.

Tableau 38A : Voir commentaires page 109

	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP	ATM
RA		- -	+ +	++ +	- -		
PL	- -*	+* -	+ +		- -	- -	
NI	+ +	-- -*			- -		
DNP	-- ---*	++ ++	--- -	- --	+++ +	+ +	+ +
CRE	- -*	- -*	+* +	- -	++ +		

Tableau 38B : Voir commentaires page 109

	RA	PL	NI	DNP	CRE	CHF
APS	—* /	++* ++	+ +	- /		
IM	-- --	/	- /	+ +		
RET.E	++ +*		+ /	-- -	- /	
RET.S	+++ +	++ /	+ /	-- -	- /	
HS	--- +	- /	-- /	++ -	+ /	
PSDNP		- /		+ /		
ATM	—* /			+ /		

Tableau 39A : Voir commentaires page 109

	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP	ATM
RA		- -	+ +	++	--		
PL	- -	+			/	+	/++
NI	+ +	-- --	-*		--		/-
DNP	-* -	+* +		/	--		
CRE	/	++ +	+*		-		
NA	-- --	/	-	--	++	+	

Tableau 39B : Voir commentaires page 109

	RA	PL	NI	DNP	CRE	NA	CHF
APS	--* -*	-	+ +++	++ +++*		/	
IM	-- -	++	-	/	+ ++		
RET.E	+ +	/		/		-	
RET.S	++ +*		+ *-	/	-*	-	
HS	-		/	-	-	+	
PSDNP	-		-			+	
ATM	/	++					/

Tableaux 38a et 38b, 39a et 39b :

Résumé et comparaison des combinaisons comportementales mises en évidence chez deux types de couples (couples composés par des individus conspécifiques et couples mixtes).

Les tableaux 38a et 38b résument l'ensemble des résultats concernant ces types de couples chez S. niloticus, les tableaux 39a et 39b chez S. mossambicus.

- Dans les cellules, nous avons, en haut, le signe correspondant à l'influence des comportements des partenaires conspécifiques; en bas, celui de l'influence des comportements des partenaires hétérospécifiques.
- Les signes + ou -, de même que l'absence de signe, ou encore + ou - accompagnés d'un astérisque (\*) sont interprétés comme dans les tableaux 37a et 37b.
- Les cellules (+ ou -) non hachurées indiquent que, pour la combinaison des comportements considérés, il n'y a aucune différence entre les deux types de couples.
- Les cellules hachurées verticalement non barrées ou barrées horizontalement indiquent que la combinaison des comportements considérés n'a été observée que chez les couples conspécifiques de S. mossambicus (hachures non barrées) et de S. niloticus (hachures barrées).
- Les cellules hachurées avec une seule diagonale indiquent que la combinaison n'a été observée que chez des couples mixtes; avec deux diagonales, elles indiquent qu'il y a deux types de combinaisons des comportements considérés. Ces types de combinaisons sont spécifiques à chaque type de couple.

## VI.IV.2. Conclusion

En conclusion, on peut se poser les questions suivantes :

- Quelles sont les causes de la non-indépendance de certains comportements et pourquoi d'autres comportements des partenaires sexuels sont-ils indépendants ?
- Comment expliquer le faible pourcentage de dépendance des comportements chez des couples mixtes ?

Derrière ces formulations apparemment naïves, il y a en réalité deux questions sous-jacentes :

1°. Qu'est-ce qui fait que ce poisson produit cette réponse maintenant ? C'est-à-dire, quelle est la causalité immédiate de ce comportement ? Nous savons qu'il y a dans ce domaine deux propositions parallèles complémentaires que nous nous permettons de rappeler :

- du physiologiste, avec l'analyse des capacités sensorio-perceptuelles telle que la sensibilité aux couleurs;
- de l'éthologiste, qui réalise avec ses méthodes propres (méthode des leurres) une analyse du déterminisme du comportement en cause. C'est ainsi qu'en présentant au poussin du Goéland argenté des séries de figurines de carton représentant différentes combinaisons de taille, forme et couleur de la tête et du bec de l'adulte, TINBERGEN et ses collaborateurs ont découvert la force stimulante de la tache rouge près de l'extrémité de la mandibule inférieure.

On pourra donc dire que chaque action de la femelle représente pour le mâle, et inversement, un stimulus qui exerce une force stimulante particulière et qui libère chez le "récepteur" une réaction particulière. Par exemple, on pourra penser que la danse nuptiale (DNP) chez un mâle dépend du fait, pour la femelle, de s'immobiliser ainsi que de happer le sable de la future aire de ponte.

La parade est donc constituée par une série de stimuli-réponses rigoureusement accordés. C'est probablement la raison pour laquelle on trouve plus de comportements dépendants entre eux chez des couples composés par des individus conspécifiques, ce qui n'est pas le cas chez des couples mixtes.

2°. De quelle utilité est pour le poisson cette réponse ? Qu'en tire-t-il ? Ou encore : Quelle contribution le comportement exécuté apporte-t-il à la reproduction de l'espèce ?

Evidemment, on peut imaginer beaucoup de bonnes raisons qui justifient l'action du poisson. En effet, comme nous l'avons vu antérieurement, ces signaux comportementaux peuvent servir à plusieurs fonctions que TINBERGEN (1954) avait si bien rappelées : ils avertissent de la présence d'un conjoint potentiel; ils synchronisent les activités copulatoires; et ils suppriment les tendances de fuite ou d'attaque du partenaire du sexe opposé.

Cela nous amène à un véritable dialogue qui doit s'établir entre les partenaires sexuels et sans lequel la reproduction peut être compromise. Sur la base de celui-ci, chacun des sexes effectue alors des actes appropriés à la situation présente et préparant la phase suivante.

Dans le dernier paragraphe, consacré aux séquences du comportement sexuel des animaux étudiés, nous tenterons d'analyser l'enchaînement des préliminaires conduisant à la ponte et à la fécondation.

VI.V.1. Introduction

Chez les Cichlides, comme dans bien d'autres groupes zoologiques, la ponte et la fécondation sont précédées d'une succession de manifestations diverses qui constituent la séquence de préfécondation. Ainsi donc, après avoir envisagé les dépendances entre les différents comportements tout au long de la parade, nous allons passer à un plus fort grossissement pour déterminer d'une part, L'ORDRE DE SUCCESSION DE CES MANIFESTATIONS; C'EST-A-DIRE PRÉCISER LES "CHEMINS" QUI CONDUISENT A LA PONTE ET A LA FÉCONDATION D'ABORD CHEZ LES COUPLES COMPOSÉS PAR DES INDIVIDUS CONSPÉCIFIQUES, ENSUITE CHEZ LES COUPLES COMPOSÉS PAR LES INDIVIDUS HÉTÉROSPÉCIFIQUES. D'autre part, de COMPARER CES DIFFÉRENTS "CHEMINS" POUR VOIR SI, CHEZ LES DEUX ESPÈCES OU CHEZ LES DEUX TYPES DE COUPLES (couples conspécifiques, couples hétérospécifiques), CEUX-CI SONT SUPERPOSABLES.

Il convient d'abord de rappeler que le recueil des informations consiste à quantifier la fréquence de chaque comportement émis en fonction de celui manifesté par le partenaire. Cette quantification permet ainsi d'évaluer le degré de liaison entre les actes des conjoints. Une parade donnée comprend, pour chaque comportement, un nombre total de séquences (transition). Ultérieurement, le rapport entre la fréquence de la séquence et le nombre total des séquences pour le comportement donné s'effectuant au cours de la parade, permet d'évaluer le pourcentage d'apparition de chacune de ces séquences.

Dans la représentation graphique, chaque attitude a été individualisée par un cercle chez les mâles et par un rectangle chez les femelles. Les chiffres portés à l'intérieur des flèches indiquent la fréquence avec laquelle une attitude précède une autre. Le sens des flèches donne les successions des attitudes et leur épaisseur est proportionnelle à la fréquence observée.

VI.V.2. Description de l'enchaînement des actes sexuels chez *S. niloticus*VI.V.2.1. Enchaînement des actes dans les couples composés par des individus conspécifiques (*S. niloticus* mâle X *S. niloticus* femelle)

Les préliminaires qui ont conduit à 16 pontes et fécondations ont été notés puis résumés dans la figure 8.

Lorsqu'un mâle et une femelle de *S. niloticus* sexuellement mûrs (1) sont mis en présence, on voit que c'est le mâle qui prend l'initiative par le mouvement de rapprochement (RA).

Généralement, sa partenaire lui répond de trois manières :

- Soit qu'elle monte en surface (liaison RA - RET.S);
- Soit qu'elle se retire au ras de l'eau (liaison RA - RET.E) qui se manifeste avec une fréquence très élevée (51 %);
- Enfin, elle peut se rapprocher du lieu de la future ponte (liaison RA - APS).

La liaison (RA - RET.E) étant la plus fréquente, on suppose que l'enchaînement de l'activité s'effectue d'abord par la retraite au ras de l'eau (RET.E).

(1) L'état de maturité sexuelle était défini, chez le mâle, par la construction du nid; chez la femelle, par le développement ovarien ou une certaine agressivité vis-à-vis des autres femelles.

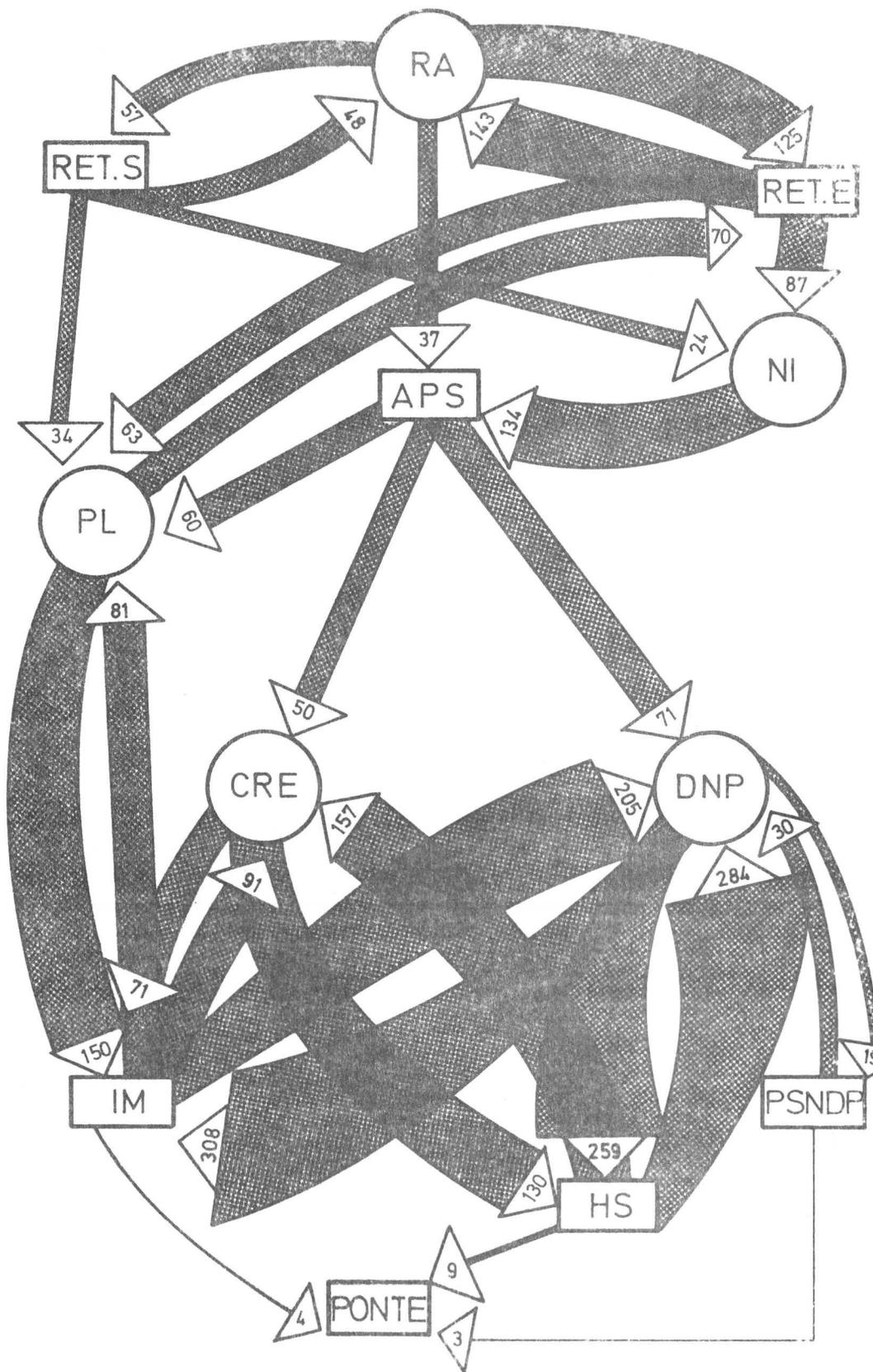


Figure 8 : Séquences des attitudes aboutissant à la ponte et à la fécondation chez 16 couples de *S. niloticus*. Les attitudes du mâle ont été individualisées par un cercle; celles de la femelle par un rectangle. Les chiffres portés à l'intérieur des flèches indiquent la fréquence avec laquelle une attitude précède une autre. Le sens des flèches indique la succession des attitudes et leur épaisseur est proportionnelle à la fréquence observée.

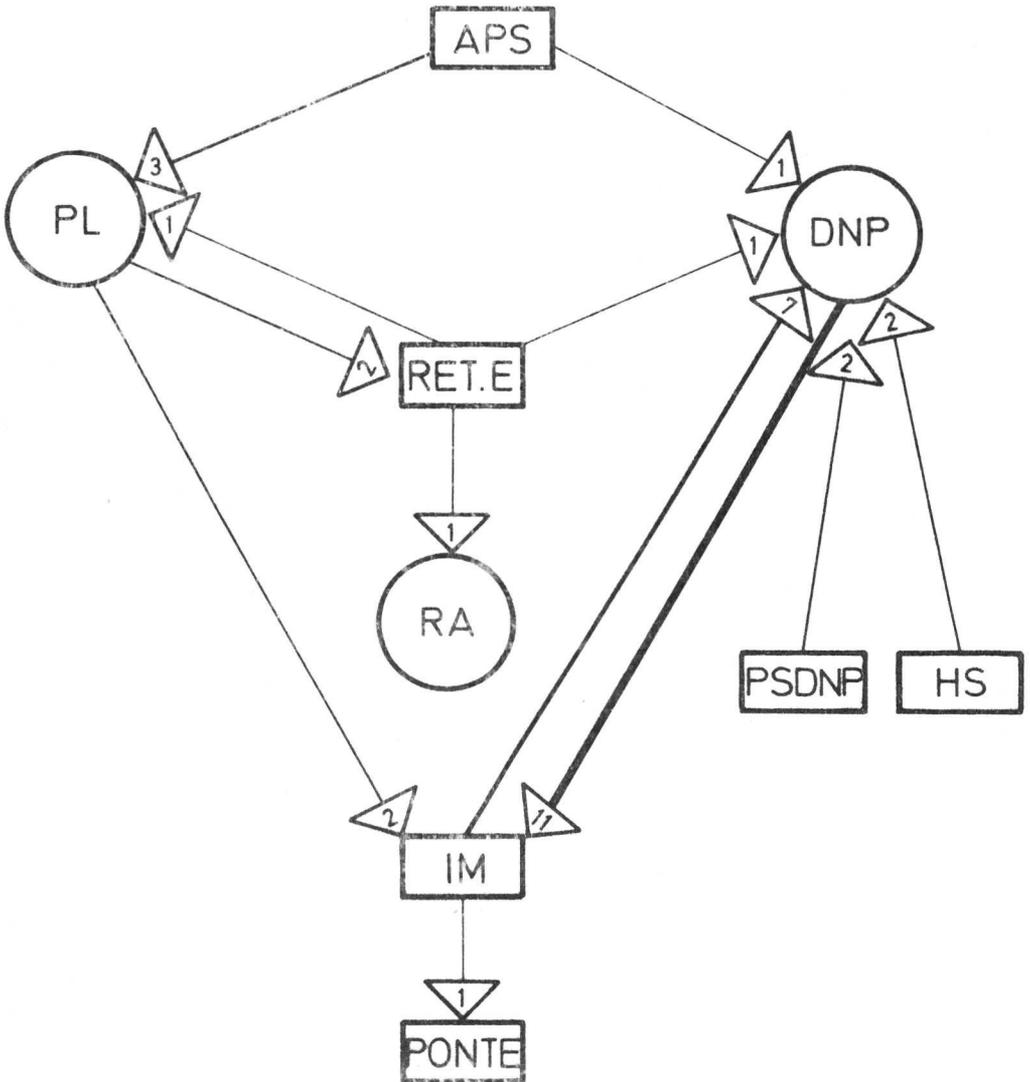


Figure 9 : Schéma de la succession des interactions comportementales entre *S. niloticus* mâle et *S. mossambicus* femelle lorsqu'il y a hybridation. Les légendes sont les mêmes que pour la figure 8.

Dès ce moment, le mâle sollicite la femelle de deux manières (liaison RET.E - NI) ou (RET.E - PL) plus souvent en procédant par NI (liaison RET.E - NI) que par PL (liaison RET.E - PL) 22 % contre 16 %.

La nage d'invitation effectuée, la femelle enchaîne par l'approche sexuelle (liaison NI - APS 74 %). La femelle s'étant approchée du nid, on observe, par ordre d'importance, la danse nuptiale (liaison APS - DNP 28 %), la parade latérale (liaison APS - PL 24 %) et le creusement (liaison APS - CRE 20 %).

La danse nuptiale (plus fréquente) peut aussi apparaître à la suite de l'immobilisation de la femelle et semble constituer un élément important de la parade. On constate en effet qu'à l'issue de cet acte il y a une certaine accélération des enchaînements. La femelle n'effectue plus de retour en arrière mais passe directement au nettoyage de la future aire de ponte (liaison DNP - HS) ou se met à danser à son tour (liaison DNP - PSDNP). D'autre part, parmi les échanges entre les partenaires, il paraît nécessaire de privilégier ce dernier acte (PSDNP). En effet, effectuer cet acte semble accéder à la réalisation d'une posture charnière à partir de laquelle l'acceptation de la femelle est acquise.

Le happement de sable (HS), l'immobilisation (IM) et la pseudo-danse nuptiale (PSDNP) se terminent le plus souvent par la ponte suivie de la fécondation, deux ou trois fois plus souvent en procédant à la liaison (HS - PT) qu'aux liaisons (IM - PT) et (PSDNP - PT) (62,5 % contre 25 % et 12,5 % des cas respectivement).

Sur la figure 8, on remarque qu'il y a également une autre grande "voie" qui conduit à la ponte. Ces deux axes principaux ne sont pas indépendants; au contraire, ils sont contagieux.

Dans son ensemble, à presque tous les niveaux de l'enchaînement, exception faite pour (APS - DNP) signalé plus haut, il y a interruption de l'enchaînement par le partenaire; ce qui entraîne la reprise de la cour par des actes antérieurs.

Les retours en arrière du mâle sont prépondérants lorsque sa partenaire monte en surface (liaison RET.S - RA) ou en plein aquarium, (liaison RET.E - RA) qui s'expriment avec des fréquences fort comparables.

Les retours en arrière de la femelle sont élevés au départ de la parade latérale (PL); ils sont totalement inexistantes au départ de la danse nuptiale (DNP).

#### VI.V.2.2. Enchaînement des actes dans les couples composés par des individus hétérospecifics (S. niloticus mâle x S. mossambicus femelle)

##### a. Couple parvenant à l'hybridation

La succession des interactions comportementales au cours d'une parade aboutissant à l'hybridation entre S. niloticus mâle et S. mossambicus femelle est résumée dans la figure 9.

Du premier coup d'oeil, on constate que c'est la femelle qui a pris l'initiative; elle s'approche du mâle qui se met à exécuter la

parade latérale (PL) ou la danse nuptiale (DNP); la PL plus souvent que la DNP.

Contrairement à ce que nous avons observé antérieurement, dans ce contexte de couple hétérosécifique, nous avons exactement la situation qui se présente dans la nature où ce sont les femelles qui viennent vers les mâles (figure 10).

Par ailleurs, les successions de (AP<sub>1</sub> - PL) ou de (AP<sub>1</sub> - DNP) ont été observées également dans le contexte précédent. Cependant, dans le cas présent, l'importance de leur fréquence a été inversée. Cette remarque est tout aussi valable pour ce qui concerne (PL - IM) et (DNP - IM). L'autre nouveauté concerne les liaisons (HS - DNP) et (RET.E - RA) qui sont devenues unidirectionnelles alors que (RET.E - DNP) n'a été observée que dans le contexte présent.

La ponte s'inscrit dans la poursuite de l'immobilisation (IM). Il convient de rappeler que la liaison (IM - PONTE) était fort secondaire dans le contexte de cour intrasécifique. Dans le cas présent, elle constitue la liaison majeure de la phase qui précède la ponte et la fécondation.

En dépit du nombre plus faible de couples parvenant à l'hybridation, il est possible de faire les remarques suivantes :

- Dans le contexte présent, il y a "omission" de certaines unités sexuelles. C'est le cas notamment de la nage d'invitation (NI) et du creusement (CRE).
- La comparaison de quelques séquences communes aux deux situations (couples consécifiques et couples hétérosécifiques), révèle des différences quantitatives.
- Enfin, par rapport à l'enchaînement des actes des couples consécifiques, le couple hétérosécifique parvient à la ponte et à la fécondation par une voie considérée comme secondaire.

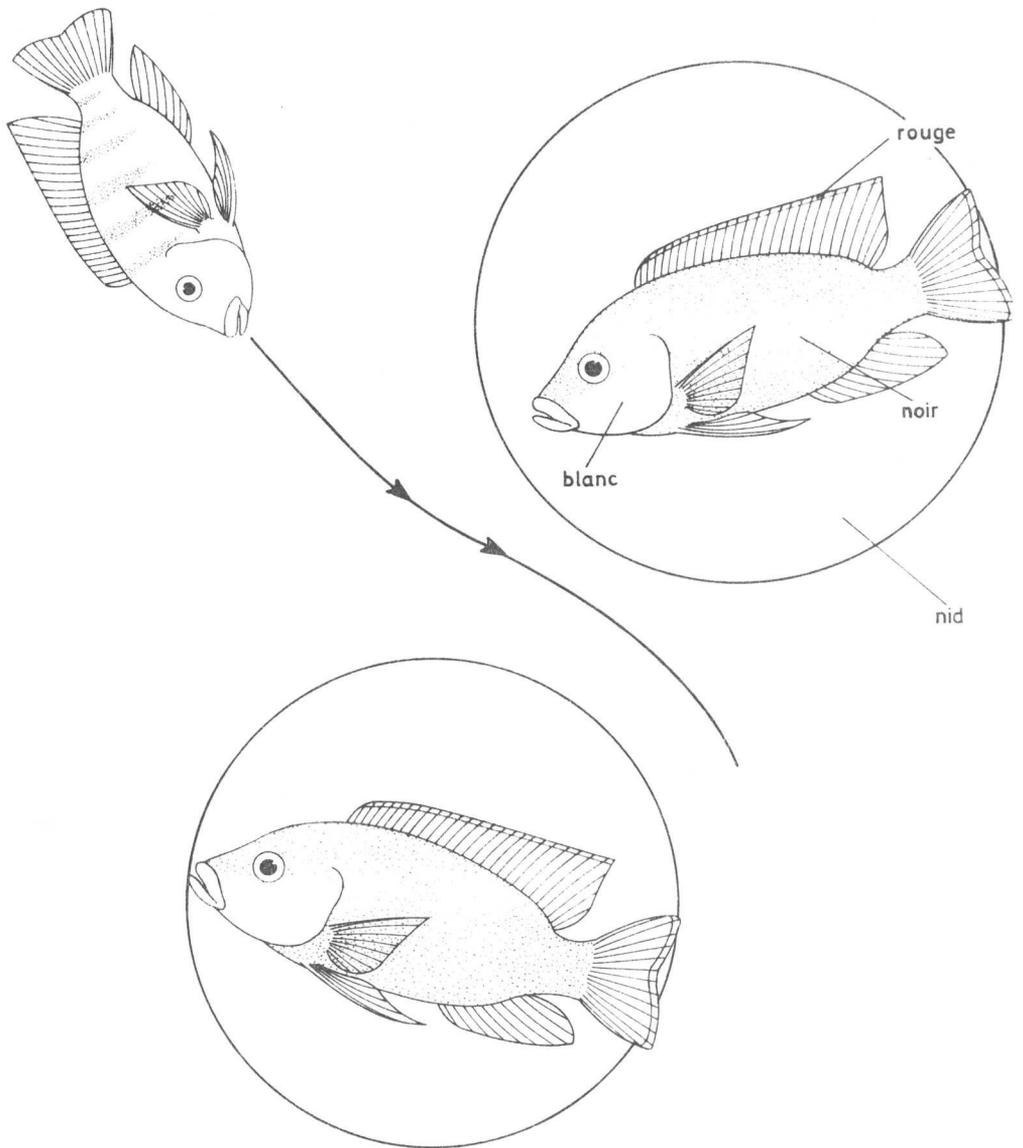


Figure 10 : Schéma illustrant l'approche de la femelle des territoires mâles (dans les conditions naturelles).

b. Couples ne parvenant pas à l'hybridation

Lorsqu'il n'y a pas hybridation, l'enchaînement des actes est plus complexe que dans le cas précédent (figure 11).

Dès le rapprochement (RA), les femelles effectuent plus fréquemment la liaison (RA - RET.S) (46 %) que les liaisons (RA - RET.E) (31 %) et (RA - APS) (18 %).

Après la retraite en surface (RET.S), les mâles s'orientent dans 14 % des cas vers la parade latérale (PL). La parade latérale effectuée, les femelles peuvent poursuivre l'enchaînement soit par l'immobilisation (IM), soit par la retraite au ras de l'eau, le plus souvent par la retraite au ras de l'eau (RET.E) (38 % contre 23 % des cas). Après la retraite au ras de l'eau, les mâles abordent le rapprochement (RA), reprenant ainsi la cour à ses débuts.

Par ailleurs, à partir de l'immobilisation, quelques enchaînements se font encore avec la danse nuptiale (IM - DNP). La danse nuptiale se termine le plus souvent par un accrochage. En effet, les femelles deviennent agressives et attaquent les mâles.

En résumé, les parades incomplètes sont essentiellement limitées à quelques enchaînements et à de nombreux retours en arrière. Il faut noter par ailleurs de nombreux accrochages même à partir d'un acte très avancé dans la série.

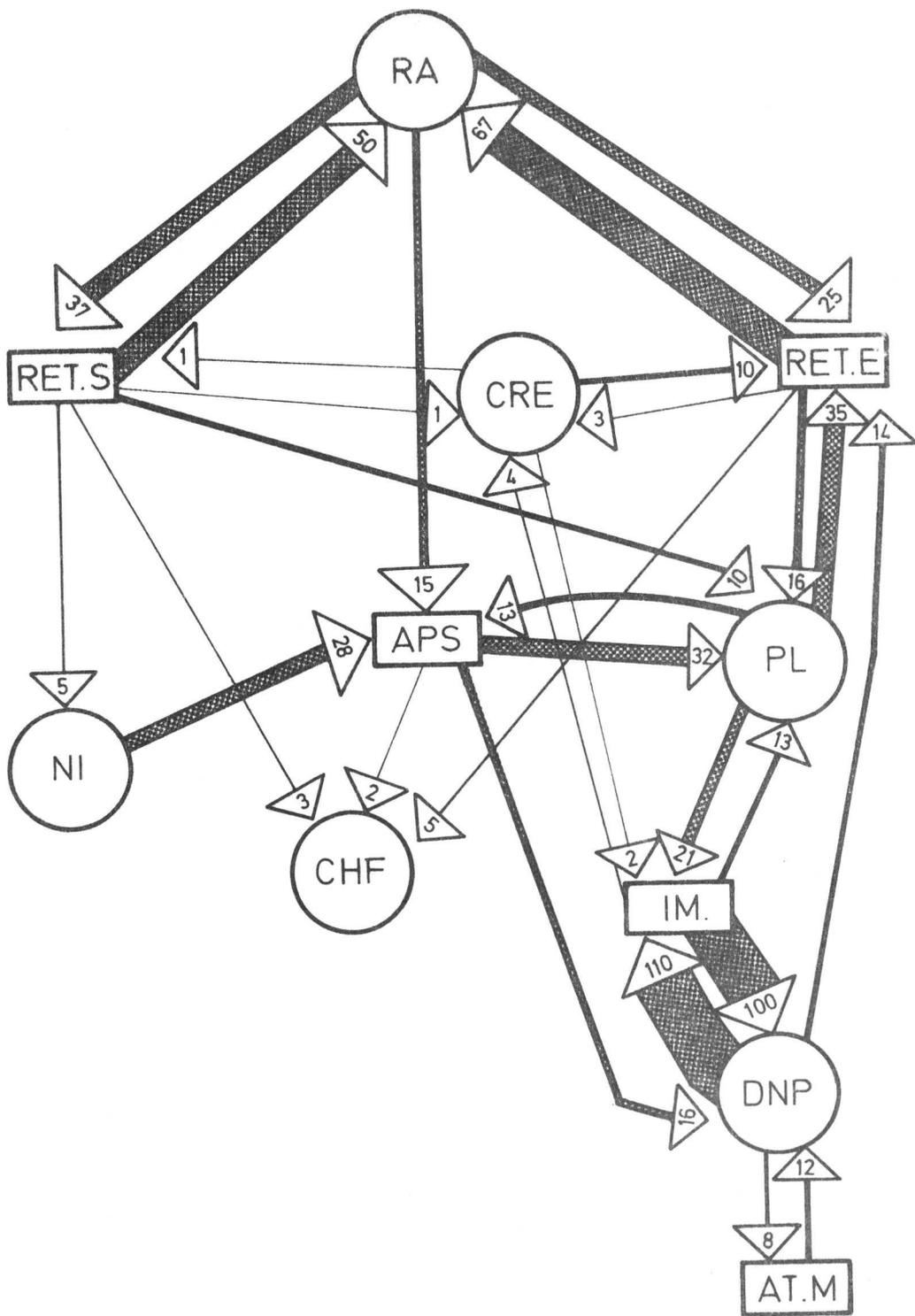


Figure 11 : Schéma de la succession des interactions comportementales entre *S. niloticus* mâle et *S. mossambicus* femelle lorsqu'il n'y a pas hybridation. Les légendes sont les mêmes que pour la figure 8.

### VI.V.3. Description de l'enchaînement des actes sexuels chez

#### S. mossambicus

#### VI.V.3.1. Enchaînement des actes dans les couples composés par des individus conspécifiques (S. mossambicus mâle X S. mossambicus femelle)

L'organisation du comportement sexuel dans dix couples conspécifiques de S. mossambicus s'établit comme suit.

Le mâle est l'initiateur de l'activité sexuelle. Dès le moment du rapprochement, les réponses de la femelle, bien que s'exprimant avec des fréquences différentes, sont identiques à celles de la femelle de S. niloticus, à savoir : la retraite au ras de l'eau (RET.E), la retraite en surface (RET.S) et, enfin, l'approche sexuelle (APS).

A partir de chacun de ces trois actes, le mâle sollicite la femelle toujours de deux manières et, à chaque fois, on remarque qu'une des manières ressemble à celle observée chez S. niloticus, l'autre lui étant propre.

Par exemple, à partir de la retraite au ras de l'eau (RET.E), on peut observer la liaison (RET.E - NI) qui est commune aux deux espèces alors que (RET.E - DNP) est propre à S. mossambicus. Il en est de même pour les liaisons (RET.S - DNP) et (APS - NA). Par contre, les liaisons (RET.S - NI) et (APS - DNP) sont communes aux deux espèces.

Comme chez S. niloticus, la danse nuptiale (DNP) précède soit l'immobilisation (IM) soit le happement de sable (HS) qui peut également apparaître à la suite de la nage en arrière.

Dans deux cas sur trois, la ponte a eu lieu après l'immobilisation (liaison IM - PT : 70 %). Il faut se souvenir que chez S. niloticus, la liaison majeure qui précédait la ponte était, dans 62,5 % des cas, HS - PT.

On remarque que la pseudo-danse nuptiale (PSDNP) ne précède jamais la ponte et que la parade latérale (PL) ainsi que le creusement (CRE) sont relégués à l'arrière-plan et ne sont inclus dans aucune des principales voies conduisant à la ponte et à la fécondation.

Egalement chez cet animal, il faut noter d'une part la multiplicité des enchaînements effectués, et d'autre part la fréquence élevée de retours en arrière à partir d'un acte qui peut avoir une place avancée dans la scène.

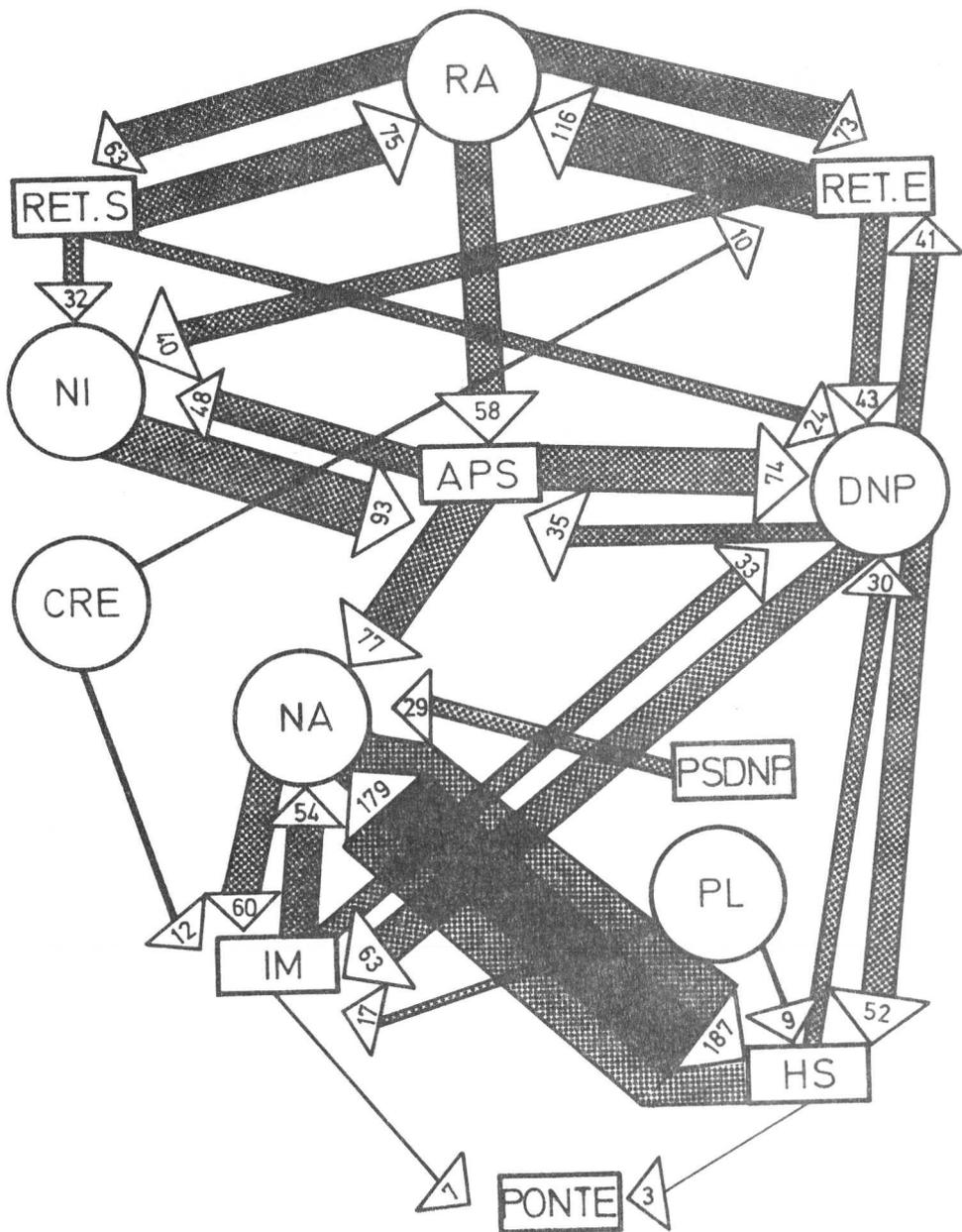


Figure 12 : Séquences des attitudes aboutissant à la ponte et à la fécondation chez 10 couples de *S. mossambicus*. Les légendes sont les mêmes que pour la figure 8.

VI.V.3.2. Enchaînement des actes dans les couples composés par des individus hétérosécifiques (S. mossambicus mâle X S. niloticus femelle)

a. Couples parvenant à l'hybridation

Par deux fois, nous avons réussi l'hybridation de S. mossambicus mâle X S. niloticus femelle. Malheureusement, le comportement reproducteur lors de ces hybridations, n'a pas été observé.

b. Couples ne parvenant pas à l'hybridation

Dans le cas des couples composés de S. mossambicus mâle X S. niloticus femelle et ne parvenant pas à l'hybridation, l'enchaînement des actes diffère lui aussi de celui des couples consécifiques (figure 13).

Si, dès le rapprochement (RA), la femelle répond à son partenaire selon les trois mêmes types de liaisons (RA - RET.E), (RA - RET.S) et (RA - APS), il y a dans ce cas présent une fréquence d'apparition encore importante de la liaison (RA - RET.S) et une fréquence moindre de la liaison (RA - APS) (29 % contre 11 %). Ceci semble indiquer que la femelle est peu disposée à devenir partenaire.

A la différence de la figure 12, la parade latérale (PL) occupe une place de premier choix. Peut-être suite à la passivité de la femelle, le mâle devient agressif. Au lieu d'assumer la posture d'apaisement (immobilisation), la femelle lui "répond en mâle" (liaison PL - ATM). Les attaques de la femelle se terminent le plus souvent par un accrochage (chasse de la femelle) (liaison ATM - CHF) compromettant ainsi toutes possibilités de l'hybridation.

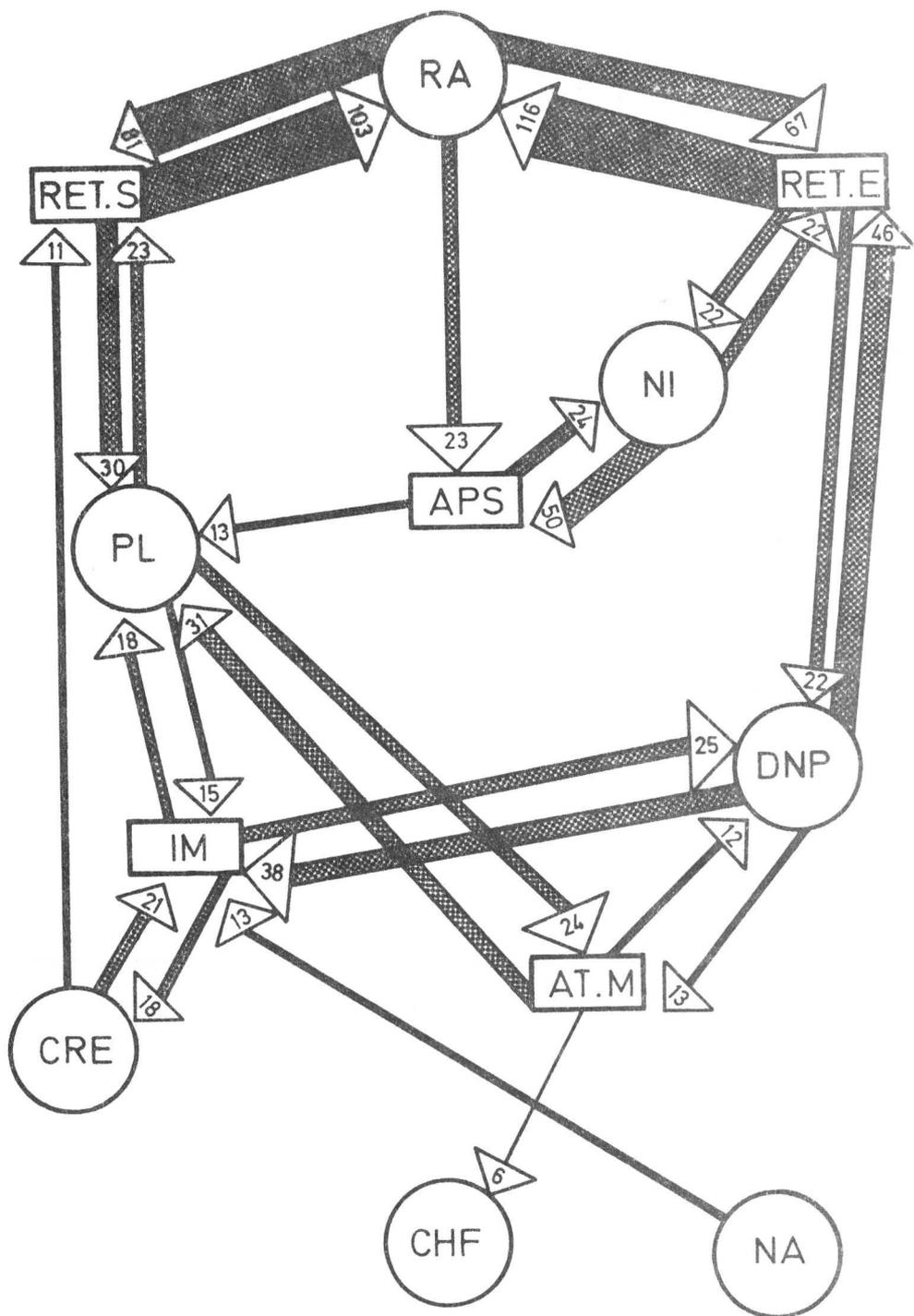


Figure 13 : Schéma de la succession des interactions comportementales entre *S. mossambicus* mâle et *S. niloticus* femelle ne parvenant pas à l'hybridation.  
 Les légendes sont les mêmes que pour la figure 8.

#### VI.V.4. Comparaison et conclusion sur les enchaînements d'actes des espèces étudiées : vers une définition des voies communes possibles

Bien que les espèces étudiées présentent pratiquement la même gamme de mouvements, on peut cependant constater plusieurs particularités en ce qui concerne l'organisation de ceux-ci en séquences conduisant à la ponte et à la fécondation.

##### VI.V.4.1. Les différences

En examinant les principales voies menant à la ponte et à la fécondation (figures 8 et 12), il faut se souvenir que chez S. mossambicus, la parade latérale (PL) et le creusement (CRE) sont tout à fait secondaires et n'existent pas. La situation est complètement différente chez S. niloticus en ce sens que ces deux postures sont associées aux séquences principales.

En poursuivant l'examen des figures 8 et 12, on voit que la nage en arrière, qui n'existe que chez S. mossambicus, illustre à nouveau la différence des enchaînements. Par ailleurs, chez S. niloticus, la dernière posture précédant la ponte est, dans 62,5 % des cas, un hapement de sable (HS); dans 25 %, une immobilisation (IM) et, dans 12,5 %, une pseudo-danse nuptiale. Par contre, chez S. mossambicus, la pseudo-danse nuptiale ne précède jamais la ponte. De plus, à la différence de S. niloticus, l'immobilisation (IM) devient l'acte majeur qui précède la ponte et la fécondation.

##### VI.V.4.2. Les ressemblances

L'examen des figures 8 et 12 nous permet de souligner que, MALGRÉ LA SPECIFICITE DES VOIES PRINCIPALES, IL Y A TROIS POSSIBILITES DE VOIES COMMUNES. Celles-ci ont donc été observées chez les deux espèces (figure 14). Cependant, il convient de noter que CES VOIES PRESENTENT LA PARTICULARITE D'ETRE FORT SECONDAIRES SOIT POUR L'UNE OU L'AUTRE ESPECE, SI ELLES NE SONT PAS ENTIEREMENT SECONDAIRES POUR LES DEUX ESPECES. ON PEUT DONC SUPPOSER QUE CES VOIES COMMUNES, CERTES SECONDAIRES, POURRAIENT ABOUTIR A LA PONTE ET A LA FECONDATION CHEZ LES COUPLES HETERO-SPECIFIQUES.

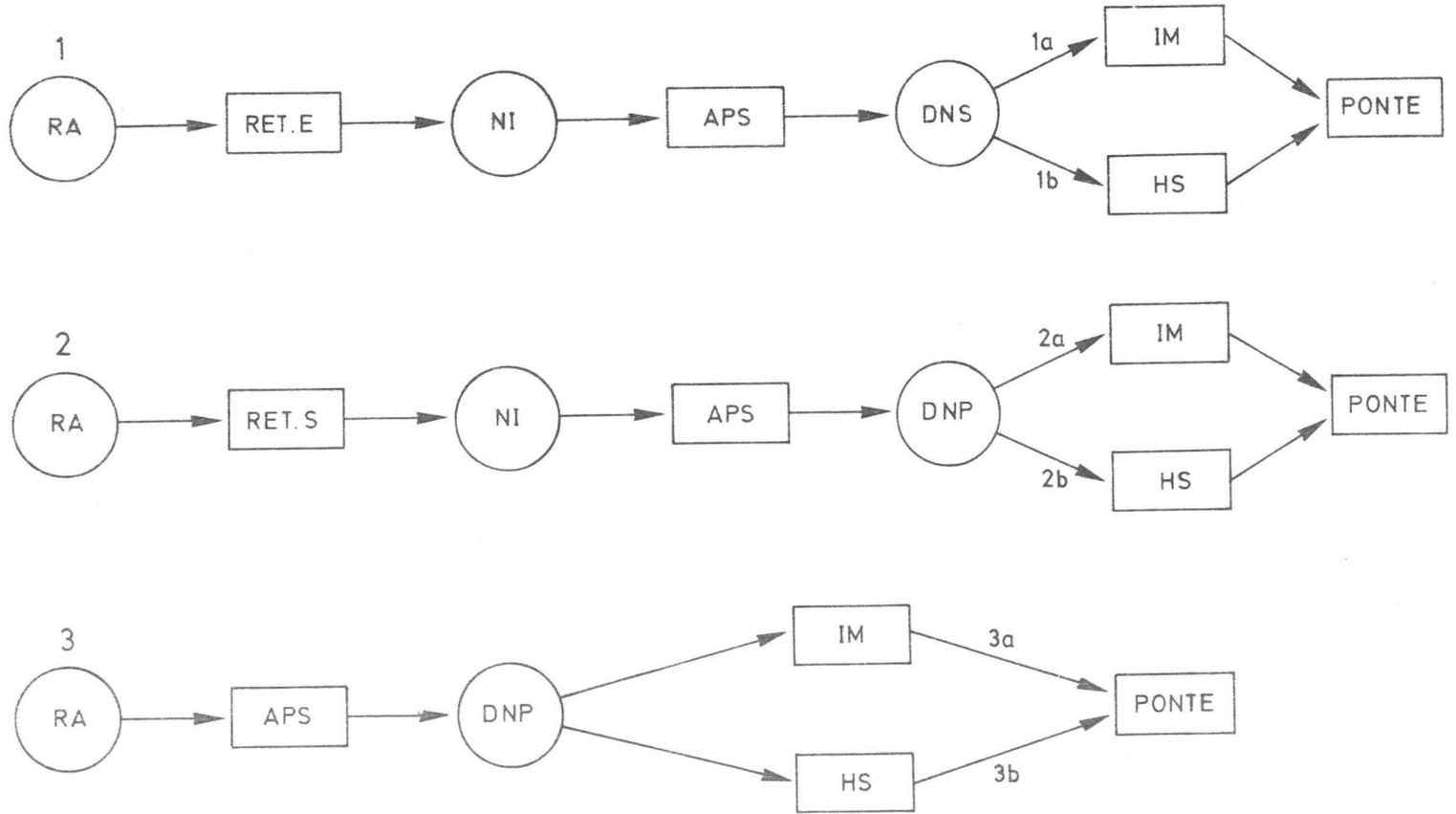


Figure 14 : Diagramme représentant les voies communes aboutissant à la ponte et à la fécondation mises en évidence chez *S. niloticus* et *S. mossambicus*.  
 Les attitudes des partenaires ont été individualisées comme pour la figure 8.

VI.VI. APPROCHE DE L'HYBRIDATION A L'AIDE D'UN MODELE STATISTIQUE

=====

La similitude qui se dégage des voies secondaires menant à la ponte et à la fécondation nous incite à aller au-delà de la seule observation des faits et à nous interroger sur les possibilités d'obtenir l'hybridation.

Bien que les actes utilisés dans ces voies communes soient les mêmes (Fig. 14), leurs fréquences d'emploi par contre sont différentes. Par conséquent, pour chaque voie, on peut déterminer la séquence comportementale moyenne. D'après LINDSEY (1982) (communication personnelle), l'hybridation est liée à l'écart entre la séquence de base des deux espèces et la séquence moyenne. En effet, si cet écart est grand (significatif), cela signifie que le comportement des deux espèces s'écarte de leur comportement moyen. Par conséquent, les possibilités d'obtenir l'hybridation seraient moindres. Au contraire, si cet écart est petit (donc non significatif), on conclut aisément que le comportement des deux espèces est voisin de leur comportement moyen : l'hybridation pourrait donc avoir lieu. PLUS CET ECART EST PETIT, PLUS GRANDE EST LA POSSIBILITE D'OBTENIR L'HYBRIDATION PAR LA VOIE CONSIDEREE.

Cette hypothèse est testée en appliquant la formule :

$$\chi^2 = 2 \left\{ \sum_{i=1}^5 \left[ f_{1i} \log \left( \frac{f_{1i}}{n_{1i}} \right) + (n_{1i} - f_{1i}) \log \left( \frac{n_{1i} - f_{1i}}{n_{1i}} \right) \right] - \right.$$

$$\left. \sum \left[ f_{1i} \log \left( \frac{f_{1i} + f_{2i}}{n_{1i} + n_{2i}} \right) + (n_{1i} - f_{1i}) \log \left( \frac{n_{1i} + n_{2i} - f_{1i} - f_{2i}}{n_{1i} + n_{2i}} \right) \right] \right\}$$

où  $f_{1i}$  = fréquence de la séquence.

$n_{1i}$  = nombre total de séquences.

$(n_{1i} - f_i)$  = nombre de fois que la séquence n'a pas été observée.

$\left( \frac{f_{1i} + f_{2i}}{n_{1i} + n_{2i}} \right)$  = rapport de la somme des fréquences des séquences homologues à la somme des nombres totaux de séquences.

L'application de cette formule donne les résultats consignés dans le tableau 40.

CE TABLEAU MONTRE QUE, POUR CHAQUE VOIE CONSIDEREE, LA VALEUR DE CHI-CARRE OBSERVEE EST INFERIEURE A CELLE CORRESPONDANT AU SEUIL ADOPTE. L'HYPOTHESE DE CROISEMENT DE S. niloticus ET DE S. mossambicus PAR CES VOIES PEUT DONC ETRE ACCEPTEE. PAR AILLEURS, LE CALCUL MONTRE QUE L'HYBRIDATION SE PRODUIRA PRINCIPALEMENT PAR LA VOIE 2b. NOUS AVONS EU LA CHANCE DE L'OBSERVER UNE SEULE FOIS, MAIS PAR LA VOIE 3a. COMME QUOI LA NATURE EST PLUS COMPLEXE ET PRESENTE PLUS DE DETOURS QUE NE LE LAISSENT SUPPOSER NOS ANALYSES ET NOS BELLES THEORIES !

Voies	Types de séquences	$\chi^2$ observé	ddl	$\chi^2_{0,02}$
1a	RA - RET.E - NI - APS - DNP - IM	12,3668	5	13,388
1b	RA - RET.E - NI - APS - DNP - HS	11,146	"	"
2a	RA - RET.S - NI - APS - DNP - IM	8,9262	"	"
2b	RA - RET.S - NI - APS - DNP - HS	7,7054	"	"
			3	$\chi^2_{0,001}$
3a	RA - APS - DNP - IM	12,8578	"	16,26
3b	RA - APS - DNP - HS	11,637	"	"

Tableau 40 : Valeurs de chi-carré pour lesquelles l'hypothèse d'hybridation entre S. niloticus et S. mossambicus est acceptée ou rejetée au seuil adopté.

## VI.VII. REMARQUE CONCERNANT LE COMPORTEMENT DE PONTE ET DE FECONDATION

=====

Le but essentiel visé par la présente étude consistait en la comparaison des préliminaires conduisant à la ponte et à la fécondation car, apparemment, c'est à ce stade que se rompent les couples non composés d'individus conspécifiques. Par ailleurs, les mouvements de ponte et de fécondation ne présentent aucune différence chez les animaux étudiés. Ce sont les raisons pour lesquelles nous n'avons pas jugé nécessaire de nous attarder sur les mouvements expressifs de cette époque de la reproduction.



CINQUIEME PARTIE

CONCLUSION GÉNÉRALE

Nous avons entrepris ce travail dans le but de rechercher, au niveau comportemental, les mécanismes particuliers qui réduisent le plein succès de l'hybridation entre deux espèces de Cichlides couramment utilisées dans les piscicultures africaines et asiatiques. Ce faisant, nous nous sommes attachés à comparer les signaux de communication qui président à la reproduction. En commençant ce travail, nous pensions nous limiter essentiellement à la forme et aux particularités dans la forme de ces éléments. Les moyens dont nous disposions nous ont amenés cependant à réaliser une étude plus approfondie. L'investigation a alors été poussée dans plusieurs directions, nous nous sommes notamment penchés sur la fréquence et sur l'évolution de ces éléments au cours du comportement de parade. Ensuite, nous avons analysé et comparé la séquence des événements qui conduisent à la ponte et à la fécondation.

L'ETUDE DE LA FORME ET DE LA FREQUENCE D'UTILISATION DES ACTES SEXUELS NE REVELE PAS DE DIFFERENCE SIGNIFICATIVE CHEZ LES FEMELLES DES DEUX ESPECES.

Chez les mâles, ON NOTE TOUT D'ABORD QUE LE REPERTOIRE DES ACTES SEXUELS N'EST PAS EXACTEMENT LE MEME : EN CE QUI CONCERNE LA FORME, ON REMARQUE IMMEDIATEMENT QU'IL N'YA A AUCUNE SIMILITUDE ENTRE LES DEUX ESPECES; ENFIN, CES ELEMENTS DE LA PARADE DES MALES DIFFERENT PAR LEUR FREQUENCE D'EMPLOI.

L'EVOLUTION DES COMPORTEMENTS AU COURS DE LA PARADE, LE ROLE QUE CHAQUE ACTIVITE APPORTE POUR LE SUCCES DE LA REPRODUCTION SONT EGLEMENT TRES HOMOGENES CHEZ LES FEMELLES. Chez les mâles, à l'exception du rapprochement (RA) et de la nage d'invitation (NI), considérés comme actes secondaires et dont la fonction de communication est mal définie, TOUS LES AUTRES ELEMENTS ONT UNE FONCTION SEXUELLE BIEN ETABLIE. CEPENDANT, CELLES-CI NE SONT PAS EQUIVALENTES CHEZ LES DEUX ESPECES.

L'étude de la cohérence temporelle de la succession des actes individuels a souligné la disparité des actes effectués par les mâles vis-à-vis de leurs partenaires conspécifiques et hétérospécifiques. En effet, on constate que LE MALE, PLACE AVEC LES FEMELLES HETEROSPECIFIQUES, EFFECTUE UNE COUR QUI, DANS SON ENSEMBLE, N'EST PAS SEMBLABLE A CELLE ADRESSEE AUX FEMELLES CONSPECIFIQUES. Ce qui différencie le comportement des mâles à l'égard de leurs partenaires conspécifiques et hétérospécifiques résulte vraisemblablement du fait que les premières présentent des réponses permettant un enchaînement, tandis que les secondes ne les présentent pas; ce qui peut être interprété comme une non réceptivité immédiate. Aussi, le mâle courtise moins énergiquement les femelles conspécifiques, plus facilement consentantes, que les femelles hétérospécifiques. Enfin, LA COMPARAISON DE LA SUCCESSION DES ACTES DES MALES REVELE UNE DIFFERENCE NETTE DES COURS DES DEUX ESPECES : CHAQUE ESPECE SEMBLE COMBINER SES ACTIVITES SEXUELLES DANS UN ORDRE QUI LUI EST PROPRE.

L'analyse de la succession des interactions conduisant à la ponte et à la fécondation nous a permis de proposer des schémas explicatifs de l'organisation du comportement de parade des animaux étudiés aussi bien dans le contexte de rencontres sexuelles conspécifiques qu'interspécifiques. PAR RAPPORT AUX PRINCIPALES VOIES QUI, DU RESTE, SONT SPECIFIQUES, IL EXISTE DES VOIES SECONDAIRES : CELLES-CI SONT COMMUNES ET PERMETTENT AINSI DE SE RENDRE COMPTE DU DEGRE DE PARENTE DES ESPECES ETUDIEES. Signalons enfin que LA PONTE ET LA FECONDATION NE DIFFERENT PRAIQUEMENT PAS D'UNE ESPECE A L'AUTRE.

Les résultats que nous venons de présenter, ainsi que bien d'autres que nous ne pouvons mentionner ici, permettent de faire des remarques sur l'hybridation entre S. niloticus et S. mossambicus, et peuvent s'appliquer aussi bien à d'autres organismes.

De l'étude comparative, il ressort que les actes sexuels mâles sont des caractères hautement spécifiques.

Pourtant, les possibilités de croisement entre les deux espèces ne sont pas nulles. Donc, malgré la spécificité des actes des mâles, les femelles, dont le rôle de la reconnaissance des signaux des mâles de leur espèce semble leur appartenir, n'exercent pas une discrimination absolue vis-à-vis des mâles étrangers comme on pourrait s'y attendre.

A première vue, cette constatation paraît paradoxale, puisque le maintien de l'intégrité des espèces va de pair avec la spécificité des signaux de communication qui président à la reproduction. Mais, en réalité, ce qui paraît paradoxal ici peut-il l'être dans les conditions de reproduction naturelle ? En effet, dans une arène de reproduction, quelle est la chance que l'on a de voir se former un couple hétérospécifique (S. niloticus X S. mossambicus) ? Quelle est la chance de voir ce couple passer par une des voies mises en évidence précédemment ? Enfin, quel est le pourcentage d'alevins hybrides produits ? Tous ces éléments demandent encore à être éclaircis avant que puissent être formulées des réponses claires aux questions soulevées par la spécificité des signaux de communication des mâles et la non discrimination des femelles.

De même, une analyse s'impose quant à la recherche de la cause de la réduction de l'efficacité des barrières éthologiques observées. Pour notre part, nous constatons qu'en aquarium, la longueur du contact semble un obstacle pour le croisement des deux espèces car elle permet aux individus mis en présence de corriger leurs erreurs initiales.

Nous pensons que L'HYBRIDATION NE PEUT SE PRODUIRE QU'EN DEBUT DE RENCONTRE ET DANS LA CONFUSION DES APPELS SEXUELS, CAR TOUT SEMBLE SE PASSER COMME SI L'UNION ETAIT D'AUTANT MOINS PROBABLE QUE LES PARTENAIRES HETEROSPECIFIQUES SE CONNAISSENT DAVANTAGE. A NOTRE AVIS, LA PRODUCTION MASSIVE DES HYBRIDES CHEZ LES ESPECES ETUDIEES NE PEUT ETRE OBTENUE QU'EN PORTANT A SON PLUS HAUT NIVEAU LA MOTIVATION SEXUELLE DES FEMELLES ET EN ECOURTANT LA "PERIODE D'ENGAGEMENT" DES PARTENAIRES, RENDANT AINSI LA FEMELLE CAPABLE DE REPOUDRE A DES STIMULI HAUTEMENT INAPPROPRIES.



## B I B L I O G R A P H I E

---

- AL DAHMAN, N.K., 1970  
The use of chemosterilisants, sex hormones, radiation and hybridization for controlling reproduction in Tilapia species.  
Ph.D. Dissertation, Auburn University, Auburn, Alabama USA, 145 p.
- ALLISON, R., R.O. SMITHERMAN et J. LABRERO, 1979  
Effect of high density culture and form of feed on reproduction and yield of *Tilapia aurea*, p. 168-170 in T.V.R. PILLAY and W.A. DILL (Ed.). Advances in Aquaculture. Fishing news books Ltd. Farnham, Surrey, England.
- AVTALION, R.R. et I.G. HAMMERMAN, 1978  
Sex determination of Sarotherodon (Tilapia). I. Introduction to a theory of autosomal influences.  
Bamigdeh, 30 : 110-115.
- BAERENDS, G.P., 1971  
The Ethological Analysis of Fish Behavior.  
p. 279-370 in Fish Biology, Ed. Hoar and Randall, Academic Press, Vol. 6.
- BAERENDS, G.P. and BAREND-VAN ROON, J.M., 1950  
An introduction to the study of the ethology of Cichlid Fishes.  
Behaviour, suppl. 1, 1-242.
- BAERENDS, G.P. und BLOKZIJL, G.J., 1963  
Gedanken über das Entstehen von Formdivergenzen zwischen homologen Signalhandlungen verwandter Arten.  
Zeit. für Tierpsychol., 20 (5), 517-528.
- BALARIN, D. and J.P. HATTON, 1979  
*Tilapia*. A guide to their biology and culture in Africa.  
University of Stirling, 147 pp.
- BALDACCINI, N.E., 1973  
An Ethological Study of reproductive Behaviour including the colour patterns of the Cichlid fish *Tilapia mariae* (BOULANGER).  
Monitore Zool. Ital. (N.S.) 7 : 247-290.
- BALLANTYNE, K. and COLGAN, P.W., 1978  
Sound production during agonistic and reproductive behaviour in the pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*), the bluegill (*L. macrochirus*), and their hybrid sunfish.  
Biology of Behaviour, 3, 113-135.
- BALTHAZART, J., 1971  
Apport de la statistique à l'étude causale du comportement avec une application de l'étude du comportement agonistique de *Tilapia macrochir* (Boulenger 1912). Fasc. 1. Texte Mém. Lic. Sc. zool. Univ. Liège, pp. 113.

- BALTHAZART, J., 1972  
Validité de l'application de l'analyse factorielle à l'étude causale d'une séquence comportementale avec un essai d'analyse du comportement agonistique chez Tilapia macrochir (Boulanger 1912).  
Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 102 (1-2) : 3-34.
- BALTHAZART, J., 1977  
Le contrôle hormonal du comportement chez le canard domestique mâle (Anas platyrhynchos L.).  
Doctorat en Sciences zoologiques, Université de Liège, pp. 339.
- BARL, J., 1962  
Où en est actuellement la pisciculture africaine ?  
Bois et Forêts des Tropiques, 83, 31-46 CTFT.
- BARL, J., 1963  
Hybridation des Tilapia.  
Publi. Cons. Sci. Afri. S. Sahara, pp. 179-182.
- BARL, J., LEMASSON, J. et LESSENT, P., 1971  
Manuel de Pisciculture pour l'Afrique Tropicale.  
CTFT, 1971, pp. 143.
- BARLOW, G.W., 1969  
The touch of Midas.  
Behavioral correlates of xanthomorphism in Cichlid Fishes.  
Xith International Ethological Conference, Rennes, 6.
- BARLOW, G.W., 1969  
Effet of Relative Size of Mate on color Patterns in a Mouthbreeding Cichlid Fish, Tilapia melanotheron.  
Communic. in Behav. Biology, 4, 71-78.
- BARLOW, G.W., 1970  
Model Action Patterns. pp. 98-134. In : How Animals communicate, Seabock, T.A. Ed. Indiana Univ. Press, Bloomington.
- BARLOW, G.W. and GREEN, R.F., 1970  
The problems of appeasement and of sexual roles in the courtship behavior of the blackchin mouthbreeder, Tilapia melanotheron (Pisces Cichlidae).  
Behaviour, Netherl., 36, 1-2, 84-115.
- BARLOW, G.W., ROGERS, W. and CAPPETO, ROCCO, V., 1977  
Incompatibility and assortive mating in the midas Cichlid.  
Behav. Ecol. Sociobiol., 2, 49-59.
- BARLOW, G.W. and ROGERS, W., 1978  
Female Midas Cichlids choice of mate in relation to parents and to own color.  
Biology of Behaviour, 3, 137-145.
- BAUER, J., 1968  
Vergleichende Untersuchungen zum kontaktverhalten verschiedenen Arten den Gattung Tilapia (Cichlidae, Pisces).  
Z. Tierpsychol., 25 : 22-70.
- BEADLE, L.C., 1974  
The inland waters of tropical Africa : an introduction to tropical limnology.  
Longman, London.
- BENNET-CLARCK, H.C., 1970  
The mechanisms and efficiency of sound production in male crickets.  
J. Exp. Biol., 52 : 619-652.

- BLURTON-JONES, N.G., 1968  
Observations and Experiments on causation of threat displays of the Great Tit (Parus major).  
Anim. Behav. Manag., I : 75-158.
- BOCQUET, Ch., GENERMONT, J. et LAMOTTE, M., 1976  
Les problèmes de l'espèce dans le règne animal.  
Tome 1. Mémoire n° 38 de la Société zoologique de France.
- BOUL, L., 1970  
Cours de pisciculture en Afrique Equatoriale, 181 p., Congo Brazzaville.
- BOULENGER, G.A., 1898  
A revision of the African and Syrian fishes of the family Cichlidae.  
Part I. Proc. Zool. Soc. London, 132-152.
- BOULENGER, G.A., 1899  
A revision of the African and Syrian fishes of the Family Cichlidae.  
Part II. Proc. Zool. Soc. London, 98-148.
- BOULENGER, G.A., 1901  
Les poissons du Bassin du Congo.  
Publ. Etat Indép. Congo, Bruxelles, 532 pp.
- BOULENGER, G.A., 1915  
Catalogue of the freshwater fishes of Africa in the British Museum of Natural History. Vol. III, London, 526 pp.
- BRILLET, Ch., 1980  
Comportement agonistique du poisson amphibie Periophthalmus sobrinus Eggert. Analyse quantitative. Fréquence des divers éléments du répertoire.  
Biologie du Comportement, 5, 297-315.
- BURTON, J., 1969  
La méthode éthologique et l'étude causale du comportement avec un essai d'analyse statistique de la causalité du comportement territorial de Tilapia mossambica (Peters, poisson cichlide).  
Ann Soc. Roy. Zool. Belg. 100 (1-2) : 5-48.
- BURTON, J., 1970  
Etude critique de l'analyse factorielle de la rivalité territoriale chez Tilapia mossambica Peters (Poisson cichlide).  
Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 100 (1-2) : 5-48.
- CAMPAN, M. et J. LAUGA, 1981  
Etude expérimentale des enchaînements d'actes dans le comportement sexuel de Calliphora vomitoria (Diptère : Calliphoridae) : Approche éthologique et statistique.  
Biologie du Comportement, 6, 19-34.
- CARLES, J. et P. CASSAGNES, 1972  
L'origine des espèces.  
Presses universitaires de France, 123 pp.
- CHAUVIN, R., 1969  
Psychophysologie. Tome 2. Le comportement animal.  
Ed. Masson et Cie, Paris, 418 pp.
- CHERVINSKI, J. and M. LAHAV, 1976  
The effect of exposure to low temperature on fingerlings of local Tilapia (Tilapia aurea Steindachner) and imported Tilapia (Tilapia vuleani (Trewawas) and T. nilotica (Linné) in Israël.  
Bamigdeh, 28 : 25-29.
- CHIMITS, P., 1955  
Le Tilapia et son élevage.  
Bull. Pêches FAO, 8 (1) : 1-35.

- CHOURROUT, D. et J. ITZKOWICH, 1973  
 Three manipulations permitted by artificial insemination in Tilapia : induced diploïd gynogenesis, production of all triploïd populations and intergeneric hybridization.  
 International Symposium on Tilapia in Aquaculture, Tiberias, Israël, may 8-13, 1983, Abstracts, p. 54.
- CHEN, F.Y., 1969  
 Preliminary studies in the sex-determining mechanisms of Tilapia mossambica Peters and T. hornorum (Trewawas).  
Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol., 17 : 719-724.
- CLEMENS, M.P. et T. INSLEE, 1968  
 The production of unisexual broods by Tilapia mossambica sex-reversed with methyltestosterone.  
Trans. Amer. Fish. Soc., 17 : 18-21.
- COCHE, A.G., 1977  
 Premiers résultats de l'élevage en cage de Tilapia nilotica (L) dans le lac Kossou, Côte d'Ivoire.  
Aquaculture, 10 : 105-140.
- COPLEY, H., 1958  
 Common freshwater fishes of East Africa.  
 H.F. and Witherby Ltd, Londres.
- COUSIN, G., 1967  
 Quelques points de vue sur l'hybridation chez les animaux.  
Bull. Soc. Zool. France, 92 : 441-481.
- CROOK, J.H., 1970  
 Social behaviour in birds and mammals. Essays on the social ethology of animals and man.  
 New-York, London, Academic Press, 1970, 492 pp.
- CUENOT, L., 1911  
 La genèse des espèces animales.  
 Paris, Librairie Félix Alcan, 496 pp.
- CUENOT, L., 1932  
 La genèse des espèces animales. 3ème édition.  
 Paris, Librairie Félix Alcan, 822 pp.
- CUENOT, L., 1936  
 L'espèce. Encyclopédie scientifique.  
 Paris, Doin, 1936, 310 pp.
- DADZIE, S., 1974  
 A preliminary report of the use of Methallibure in Tilapia culture.  
Ap. J. Trop. Hydrobiol. Fish. 4 (1) : 127-141.
- DAGET, J., 1932  
 Observations sur la ponte de Tilapia zillii (Gervais), poisson de la famille Cichlidae.  
Ann. Mag. Nat. Hist., 5, 309-310, ser. 12V.
- DAGET, J., 1954  
 Les poissons du Niger supérieur.  
Mém. Inst. fr. Afr. noire, 36, 391 pp., 141 fig.
- DAGET, J., 1954  
 Mémoires sur la biologie des poissons du Niger-Moyen. II. Recherches sur Tilapia zillii (Gervais).  
Bull. Inst. fr. Afr. noire, 18, sér. A, 165-223.

- DAGET, J., 1962  
 Les poissons du Fouta Djallon et de la Basse Guinée.  
 Mém. Inst. fr. Afr. noire, 65, 210 pp.
- DAGET, J. et M.L. BAUCHOT, 1976  
 Les problèmes de l'espèce chez les Téléostéens.  
 Mémoire n° 38 de la Soc. Zool. de France, 67-127.
- DAGNELIE, P., 1975  
 Théorie et méthodes statistiques : Applications agronomiques (Vol. 2).  
 Gembloux, Presses Agronomiques, 2<sup>e</sup> éd., 463 pp.
- DAGNELIE, P., 1975  
 Analyse statistique à plusieurs variables.  
 Gembloux, Presses Agronomiques, 362 pp.
- DALE, M.B., MAC NAUGHTON-SMITH, P., WILLIAMS, W.T., and LANCE, G.N., 1969  
 Numerical classification of sequences.  
 The Australian Computer Journal, Vol. 2, n° 1, February 1970, pp.9-13.
- DARWIN, Ch., 1862  
 De l'origine des espèces ou des lois du progrès chez les êtres organisés.  
 Traduction de la 3<sup>ème</sup> édition par Melle Clemence-Augustine ROYER.  
 Paris, Guillaumin et Cie, Masson et Fils, 710 pp.
- DARWIN, Ch., 1862  
 De l'origine des espèces par sélection naturelle ou des lois de transformation des êtres organisés.  
 Traduction de la 4<sup>ème</sup> édition par Mme Clémence ROYER.  
 Paris, C. Marpon et E. Flammarion, s.d. 482 pp.
- DARWIN, Ch., 1862  
 L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle et de la lutte pour l'existence dans la nature.  
 Traduit sur l'édition anglaise définitive par Ed. BARBIER, Paris, s.d. 428 pp.
- DE BONT, A.F., 1950  
 La reproduction en étangs des Tilapia melanopleura (Dum) et macrochir (Blgr.).  
 Comptes-rendus de la conférence piscicole anglo-belge 1949, Communication n° 8, 303-312.
- DE BONT, A.F., 1950  
 Rapport annuel 1947-1948 de la Station de Recherches piscicoles.  
 Ministère des Colonies. Publications de la Direction de l'Agriculture et de l'Elevage (extrait des Bulletins agricoles du Congo belge, vol. XLI, n° 2, 473-538).
- DE BONT, A.F., 1950  
 La culture des Tilapia.  
 Comptes-rendus de la conférence piscicole anglo-belge, juin 1949, Communication n° 5, 321-336.
- DE GROUCHY, J., 1965  
 Le message héréditaire.  
 Paris, Gauthier-Villars, 1965, 196 pp.
- DESPORTES, J.P. et Assomption VLOEBERGH, 1979  
 La recherche en éthologie. Les comportements animaux et humains.  
 Éditions du Seuil, 318 pp.
- DOBZHANSKY, T., 1947  
 Genetics and origin of species.  
 New-York, Columbia University Press, 364 pp.

- DORE, F., 1980  
La définition des unités de comportement : une analyse du comportement alimentaire du Junco ardoisé (Junco hyemalis).  
Biologie du Comportement, 5 : 179-189.
- DUNSETH, D.R., 1977  
Polyculture of Channel Catfish Ictalurus punctatus, silver carp Hypophthalmichthys molitrix and three all-males Tilapia Sarotherodon sp.  
Ph. D. Thesis, Auburn University, Auburn Alabama, USA, 59 pp.
- DURAND, J.R., 1973  
Application de l'analyse des correspondances à l'étude de certains peuplements ichtyologiques du lac Tchad.  
Cah. Orstom, sér. Hydrobiol., 7 : 55-62, 1973.
- EIBL-EIBESFELDT, I., 1970  
Ethology : The Biology of Behavior.  
Holt, Rinehart and Winston, 530 pp.
- EIBL-EIBESFELDT, I. and S. KRAMER, 1958  
Ethology, the comparative study of animal behavior.  
Quart. Rev. Biol., 33 : 182-211.
- ELDER, H.Y. and D.J. GARROD, 1961  
A natural hybrid of Tilapia nigra and Tilapia leucosticta, Lake Naivasha, Kenya Colony.  
Nature, London, 191 (4789) : 722-724.
- ELDER, H.Y., D.J. GARROD and P.J.P. WHITEHEAD, 1971  
Natural hybrids of the African Cichlid fishes Tilapia spirulus nigra and T. leucosticta : a case of hybrid introgression.  
Biol. J. Linn. Soc. 3 : 103-146.
- EWING, A.W., 1969  
The genetic basis of sound production in Drosophila pseudo obscura and Drosophila persimilis.  
Anim. Behav. 17 : 555-560.
- F.A.O., 1966  
Symposium sur la pisciculture en étang à température élevée.  
Mai, 1966, Rome.
- F.A.O., 1969  
Regional report : Uganda.  
FAO Fish. Cult. Bull., 1 (2) : 9.
- F.A.O., 1970  
Fish Culture Developments, Nigeria.  
FAO Fish Cult. Bull., 2 (3) : 8.
- F.A.O., 1973  
FAO Aquaculture Bull., 6 (1) : 19.
- F.A.O., 1974  
FAO Aquaculture Bull., 6 (1) : 29.
- FELDMAN, J.F. and F.A. ROBERGE, 1971  
The normalized transition matrix. A method for the measure of dependence between inter-spike intervals.  
Electroenceph. Cli. Neurophysiol., 1971, 30 : 87-90.
- FEYEREISEN, P. et N. DE VOGEL, 1980  
Toilettage individuel et interaction sociale chez le rat blanc : observations préliminaires.  
Biologie du Comportement, 5 : 193-210.

- FRYER, G. et T.D. ILES, 1972  
The Cichlid fishes of the great lakes of Africa. Their biology and evolution.  
 Oliver and Boyd, Edinburgh, 641 pp.
- GENERMONT, J., 1979  
Les mécanismes de l'évolution.  
 Dunod, 232 pp.
- GENERMONT, J., 1976  
 Le problème de l'espèce chez les protozoaires.  
Mémoire n° 38 de la Soc. Zool. de Fr., 375-407.
- GEORGE, T.T., 1976  
 Introduction and transplantation of cultivable species in Africa.  
FAO/ Techn. Pap. 4, suppl. 1 : 407-432.
- GOLDSCHMIDT, R., 1937  
Le déterminisme du sexe et l'intersexualité.  
 Nouv. éd. Librairie Félix Alcan, 192 pp.
- GORDON, M., 1947  
 Genetics of Platyopocilus maculatus IV. The sex determining mechanism in two wild populations of the Mexican platyfish.  
Genetics, 32 : 8-17.
- GUERRERO, R.D., 1979  
 Culture of male Tilapia mossambica produced through artificial sex reversal. pp. 166-168 in T.V.R. PILLAY and W.A. OILL (Ed.). Advances in Aquaculture.  
 Fishing News Books Ltd, Farnham, Surrey, England.
- GUERRERO, R.D., 1982  
 Control of Tilapia reproduction. pp. 309-329 in PULLIN, R.S.V. et R.H. LOWE Mc CONNEL (Ed.). The Biology and Culture of Tilapias.  
 ICLARM Conference Proceedings, 7, International Center for Living Aquatic Resources Management. Manille, 432 pp.
- GUILLAUMIN, M. et H. DESCIMON, 1976  
 La notion d'espèces chez les Lépidoptères.  
Mémoire n° 38 de la Soc. Zool. de Fr., 129-201.
- GUILLOTIN, M. et P. JOUVENTIN, 1979  
 La parade nuptiale du manchot empereur et sa signification biologique.  
Biologie du Comportement, 4, 249-267.
- GUYOMARC'H, J.Ch., 1980  
Abrégé d'éthologie. Déterminisme, fonction, ontogenèse, évolution des comportements.  
 Masson, Paris, 175 pp.
- HANON, L., 1978  
 Adaptations morphologiques et comportementales à l'incubation buccale chez les poissons cichlides.  
 Thèse présentée pour l'obtention du grade de Docteur en Sciences zoologiques, Université de Liège.
- HICKLING, C.F., 1960  
 The malaca Tilapia hybrids.  
J. Genet. 57 : 1-10.
- HICKLING, C.F., 1968  
 Fish Hybridization.  
FAO Fish. Rep. 44 : 1-11.

- HINDE, R.A., 1959  
Behaviour and speciation in birds and lower vertebrates.  
Biol. Rev. 34 : 85-128.
- HUET, M., 1957  
Dix années de pisciculture au Congo belge.  
Ed. Station de Rech. Eaux et Forêts, Série D, n° 22, 110 pp.,  
Groenendaal (Bruxelles).
- HUET, M. et J.A. TIMMERMANS, 1970  
Traité de pisciculture.  
Ed. Ch. de Wyngaert, Bruxelles, 718 pp.
- IBRAHIM, K.H., T. NOZAWA et R. LEMA, 1976  
Preliminary observations on cage culture of Tilapia esculentus  
(Graham) and Tilapia zillii (Gervais) in Lake Victoria waters at the  
Freshwater Fisheries Institute Nyegezi, Tanzania.  
Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish. 4 (1) : 121-127.
- JACQUART, A., 1970  
Structures génétiques des populations, 399 pp.  
Masson et Cie, Paris.
- JALABERT, B., P. KAMMACHER et P. LESSENT, 1970  
Déterminisme du sexe chez les hybrides entre Tilapia macrochir et  
Tilapia nilotica. Etude du sex-ratio dans les recroisements des hy-  
brides de première génération par les espèces parentes.  
Rapport annuel, 1970, CTFT, 63-73.
- JALABERT, B., P. KAMMACHER et P. LESSENT, 1971  
Déterminisme du sexe chez les hybrides entre Tilapia macrochir et  
Tilapia nilotica. Etude de la sex-ratio dans les recroisements des  
hybrides de première génération par les espèces parentes.  
Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys. 11 : 155-165.
- JALABERT, B., J. MOREAU, P. PLANQUETTE et R. BILLARD, 1974  
Déterminisme du sexe chez Tilapia macrochir et T. nilotica. Action  
de la méthyltestostérone dans l'alimentation des alevins sur la dif-  
férenciation sexuelle et la proportion des sexes dans la descendance  
des mâles inversés.  
Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys. 14 : 729-739.
- JENSEN, J.W., 1974  
Report on the intensive culture of the Tilapia hybrid (Tilapia nilo-  
tica female X Tilapia hornorum male) on a private farm in Northeast  
Brazil.  
Note et Documents CTFT, 10, 27-29, février 1975.
- JENSEN, G.L. et W.L. SHELTON, 1979  
Effects of oestrogens on Tilapia aurea : implications for production  
of monosex genetic male tilapia.  
Aquaculture, 16 : 233-242.
- KUO, H., 1969  
Notes on hybridizations of Tilapias.  
J. Comm. Rural Reconstr. (Chinese-American) Fish ser. 8 : 116-117.
- LAGLER, 1977  
Ichthyology.  
John Wiley and Sons, New-York, 506 pp.
- LAMARQUE, P., Y. THEREZIEN et N. CHARLON, 1975  
Etude des conditions de pêche à l'électricité dans les eaux tropi-  
cales. I. Etudes conduites à Madagascar et en Zambie (1972).  
Bull. Cent. Etudes Rech. Sci. Biarritz 10 (3) : 403-554; 10 (4) :  
575-665.

- LAZAR, Ph. et SCHWARTZ, D., 1967  
Eléments de probabilités et statistique.
- LEBART, L. et J.P. FENELON, 1973  
Statistique et informatique appliquées.  
2ème édition, 457 pp., Dunod, Paris.
- LE BERRE, M., 1979  
Analyse séquentielle du comportement alimentaire du scorpion Buthus occitanus (Amor.) (Arach. Scorp. Buth.).  
Biologie du Comportement, 4, 97-122.
- LEHRMAN, D.S., R.A. HINDE et E. SHAW, 1965  
Advances in the study of behavior, Vol. 1.  
New-York Academic Press.
- LESSENT, P., 1966  
Essai d'hybridation dans le genre Tilapia à la station de recherche piscicole de Bouaké, Côte d'Ivoire.  
FAO Fish. Rep. 44 : 148-159.
- LESSENT, P., 1970  
Essais d'hybridation dans le genre Tilapia à la Station de recherches piscicoles de Bouaké (Côte d'Ivoire).  
FAO Fisheries Report n° 44, Vol. 4, 148-159.
- LEVEQUE, C. et M. GABORIT, 1972  
Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances pour l'étude des peuplements en mollusques benthiques du lac Tchad.  
Cah. Orstom, sér. Hydrobiol., 6, 47-66.
- LORENZ, K., 1970  
Evolution et modification du comportement. L'inné et l'acquis.  
Bibl. Scientif. Payot, Paris, 152 pp.
- LORENZ, K., 1970  
Essais sur le comportement animal et humain.  
Ed. du Seuil, Paris, 240 pp.
- LOVSHIN, L.L., 1982  
Tilapia hybridisation. 279-308 in PULLIN, R.S.V. and R.H. LOWE Mc CONNELL, Ed.. The Biology and Culture of Tilapias. ICLARM Conference Proceedings, 7, International Center for Living Aquatic Resources Management, Manille, 432 pp.
- LOVSHIN, L.L., A.B. DA SILVA et J.A. FERNANDES, 1977  
The intensive culture of all male hybrids of Tilapia hornorum (male) x T. nilotica (female) in Northern Brazil.  
FAO Fish Rep. 159 (I) : 162-179.
- LYNDA, I. and A. BIRKE, 1972  
Social facilitation in the Bengalese Finch.  
School of Biological Sciences, University of Sussex, Brighton (U.K.)
- MARCQ, D.J. et D.J. LAHAYE, 1932  
Génétique animale. Biométrie et Zootechnie générale.  
J. Duculot, Gembloux.
- MARLER, P. et J. HAMILTON, 1966  
Mechanisms of animal behavior.  
John Wiley and Sons inc. N.Y., 742 pp.
- MARLER, P.  
Les communications animales. In : La recherche en éthologie : Les comportements animaux et humains, 200-248.  
Ed. du Seuil, Paris.

- MAYR, E., 1942  
Systematics and the origin of species.  
 Columbia University Press, New-York, 334 pp.
- MAYR, E., 1963  
 Animal species and evolution.  
 Belknap Press, Harvard Univ. Press, Cambridge, USA, 797 pp.
- MAYR, E., 1974  
Populations, espèces et évolution.  
 Ed. Hermann, Paris, 494 pp.
- MEDIONI, J. et BOESIGER, 1976  
Mécanismes éthologiques de l'évolution.  
 Colloque DOBZHANSKY, Ed. Masson.
- MICHA, J.CI., 1973  
 Etude des populations piscicoles de l'Ubangui et tentatives de sélections et d'adaptation de quelques espèces à l'étang de pisciculture.  
 Doctorat en Sciences zoologiques, Université de Liège, 110 pp.
- MICHA, J.CI., 1974  
 La pisciculture africaine : espèces actuelles et espèces nouvelles.  
 163-195 in RUWET, Ed. : Zoologie et Assistance technique, Fulreac, Liège.
- MELARD, Ch. et J.C. PHILIPPART, 1981  
 La production de Tilapia de consommation dans les eaux chaudes industrielles en Belgique.  
Cah. Ethol. Appl., 1, Sup. 2, 116 pp.
- MOAV, B. et R. HOCHENBERG-GRUMET, 1983  
 Biosynthetic patterns of developmental histones in Sarotherodon species and their hybrids.  
 International Symposium on Tilapia in Aquaculture, Tiberias, Israël, may 8-13, 1983, Abstracts, p. 54.
- MONFORT, A. et J.CI. RUWET, 1967  
 Patrons moteurs et mouvements d'expression chez les Tilapia rendalli (Boulenger 1896) et tholloni congica Poll et Thys 1960 (poissons cichlides).  
Revue Zool. Bot. Af. 77 (1-2), 97-114.
- MORISSEN, P., 1977  
 La production de Tilapia hybride monosexue mâle en Israël.  
La Pisciculture française n° 50, 39-45.
- NEIL, E.M., 1964  
 An analysis of colour changes and social behaviour of Tilapia mosambica.  
Univ. Calif. Publ. Zool., 75, 1-58.
- NELISSEN, M., 1975  
 Contributions to the ethology of Simochromis diagramma (Günther) (Pisces, Cichlidae).  
Acta Zool. Path. Antv., 61, 31-46.
- OEHLERT, B., 1958  
 Kampf und Paarbildung einiger Cichliden.  
Z. Tierpsychol. 15 : 141-174.

- PARSONS, P.A., 1970  
L'analyse génétique du comportement.  
 Dunod, Paris, 186 pp.
- PELLEGRIN, J.J., 1923  
Les poissons des eaux douces de l'Afrique occidentale.  
 326 pp., Paris.
- PELLEGRIN, J.J., 1904  
 Contribution à l'étude anatomique, biologique et taxonomique des  
 poissons de la famille des Cichlides.  
Mém. Soc. Zool. France, XVI, 41-402.
- PETERS, H.M., 1961  
 Zur morphologischen Kennzeichnung der ethologischen gruppen des  
 gattung Tilapia (Teleostei, Cichlidae).  
Zool. Anz., 166 : 470-478.
- PETERS, H.M., 1961  
Artbastarde in der gattung Tilapia und ihr verhalten.  
 Birkhauser Verlag, Basel.
- PETERS, H.M., 1963  
 Untersuchungen zum problemen des angeborenen verhaltens.  
Naturwissenschaften, 22 : 677-686.
- PHILIPPART, J.CI. et J.CI. RUWET, 1982  
 Ecology and Distribution of Tilapias.  
 Bellagio Conference on the Biology and Culture of Tilapia. September  
 1-6, 1980; pp. 15-59 in PULLIN and LOWE Mc CONNEL Ed. : The Biology  
 and Culture of Tilapias, ICLARM, Conference Proceeding, 7, Interna-  
 tional Center for Living Aquatic Resources Management, Manille,  
 432 pp.
- POLL, 1951  
 Histoire du peuplement et origine des espèces de la faune ichtyolo-  
 gique du lac Tanganika.  
An. Soc. Roy. Zool. Belg., 81 : 111-140.
- POLL, M., 1967  
 Contribution à la faune ichtyologique de l'Angola.  
Publ. Cult. Comp. Diam. Angola, 75 : 1-381.
- POLL, M., 1972  
 Contribution à l'étude systématique de la faune ichtyologique du  
 Congo Central.  
 An. Mus. Roy. Afr. Centrale, Tervuren.
- POLL, M., 1973  
 Nombre et distribution géographique des poissons d'eau douce afri-  
 cains.  
Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 3ème série, n° 150, Ecologie générale 6,  
 113-128.
- PRUGININ, Y., 1968  
 The culture of carp and Tilapia hybrids in Uganda.  
FAO Fish Rep., 44 (4) : 223-229.
- PRUGININ, Y., S. ROTHBARD, G. WOHLFARTH, A. HALEVY, R. MOAV et  
 G. HULATA, 1975  
 All male broods of Tilapia nilotica x T. aurea hybrids.  
Aquaculture, 6 : 11-21.

- RICHILLE, M., 1966  
 Le conditionnement operant (Actualités pédagogiques et psychologiques).  
Neuchâtel, Delachaux et Niestlé.
- RODMAN, D.T., 1966  
 Sound production by the African Cichlid Tilapia mossambica.  
Ichthyologia, 38 : 279-280.
- ROTHBARD, S., E. SOLNIK, S. SHABBATH, R. AMADO et I. GRABIE, 1983  
 The agrotechnique of mass production of hormonally sex-inversed all  
 male Tilapias.  
 International Symposium on Tilapia in Aquaculture, Tiberias, Israël,  
 may 8-13, 1983, Abstracts, p. 54.
- ROUBERTOUX, P. et M. CARLIER, 1976  
Généétique et comportements.  
 Ed. Masson, Paris, 227 pp.
- RUWET, J.Cl., 1961  
 Contribution à l'étude des problèmes piscicoles au lac de retenue  
 de la Lufira (Katanga).  
Ed. FULREAC (Univ. Liège), 82 pp.
- RUWET, J.Cl., 1962  
 La reproduction des Tilapia macrochir (Blgr.) et melanopleura (Dum.)  
 au lac de barrage de la Lufira (Haut-Katanga).  
Rev. Zool. Bot. Afr., 66 (3-4).
- RUWET, J.Cl., 1963  
 Observation sur le comportement sexuel de Tilapia macrochir (Blgr)  
 Pisces Cichlidae) au lac de retenue de la Lufira (Katanga).  
Behaviour, 22 (3-4) : 242-250.
- RUWET, J.Cl., 1969  
 Ethologie : Biologie du Comportement.  
 Ed. Dessart, Coll. Psychol. et Sc. hum., n° 29, Bruxelles, 238 pp.
- RUWET, J.Cl., 1974  
 Problèmes de comportement animal dans la profession vétérinaire.  
 Colloque de Cureghem, Novembre 1974. Annales de Médecine vétérinaire,  
 120-121, 1976-77.
- RUWET, J.Cl. et J. VOSS, 1966  
 L'étude des mouvements d'expression chez les Tilapias (Poissons  
 cichlides).  
Bull. Soc. Roy. Sc. Liège, 35 : 778-800.
- RUWET, J.Cl. et J. VOSS, 1974  
 Etude et Culture des Tilapias, pp. 197-228 in : J.Cl. RUWET (Ed.) :  
 Zoologie et Assistance technique.  
 Publ. FULREAC (Univ. de Liège).
- SCHLEIDT, W.M., 1964  
 Über die Spontaneität von Erbkoordinationen.  
Z. Tierpsychol. 21 : 235-256.
- SCHLEIDT, W.M., 1974  
 How "fixed" is the fixed action pattern ?  
Z. Tierpsychol. 36 : 184-211.
- SCHWARTZ, C., 1980  
 Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes.  
 5ème tirage, Flammarion, Médecine Sciences.
- SEITZ, A., 1949  
 Vergleichende Verhaltensstudien an Buntbarschen (Cichlidae).  
Z. Tierpsychol. 6 : 202-235.

- SERVAIS, J.L., 1979  
 Approche éthologique de l'hybridation chez quelques Cichlides africains.  
 Mém. Lic. Sc. Zool. Univ. Liège, 62 pp.
- SIBLEY, C.G., 1957  
 The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds.  
 Condor, 59 : 166-191.
- SIGNORET, J.P., 1972  
 Contribution à l'étude des mécanismes éthologiques et endocriniens du comportement sexuel de la Truie (Sus scrofa L.).  
 Thèse de Doctorat d'Etat Es-Sciences Naturelles, Univ. Paris, 180 pp.
- SIMPSON, G.G., 1969  
 La géographie de l'évolution.  
 Traduction française par G. LENDER, Masson et Cie, Paris, 237 pp.
- SLATER, P.J.B. and J.C. OLLASON, 1972  
 The temporal pattern of behaviour in isolated male Zebra Finches : Transition analysis. Reprinted from : Behaviour XVII, 3-4 : 248-269.
- SPIETH, H.T., 1958  
 Behavior and isolating mechanisms. In : ROE, A. and G.G. SIMPSON, Eds., Behavior and evolution. Yale Univ. Press, New Haven, 363-389.
- TEMBROCK, 1957  
 Eléments de psychologie animale.  
 Gauthier-Villars, Paris, 154 pp.
- TERVER, D., 1967  
 Les Cichlides. Biologie et comportement sexuel.  
 Piscic. Franç., 11 : 42-49.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.E., 1963  
 La distribution géographique des Tilapia au Congo.  
 Acad. Roy. Sc. d'Outre-Mer. Extr. du Bull. des Sc., 3, Bruxelles, 569-605.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.E., 1964  
 Révision systématique des espèces congolaises du genre Tilapia.  
 Mus. Roy. Afr. Centr., Tervuren, sér. in 8, Sc. Zool., 124, 155 pp.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.E., 1966  
 Les Tilapia du Sud-Cameroun et du Gabon. Etude systématique.  
 An. Mus. Roy. Afr. Centr., Tervuren, Sc. Zool., n° 153; série 8, 98 pp.
- TINBERGEN, N., 1954  
 The origin and evolution of courtship and threat display : 1-71, in HARDY, A.C., HUXLEY, J.S. and FORD, E.B., Editors : Evolution as a process. Allen and Unwin, London.
- TINBERGEN, N., 1959  
 Comparative studies of the behaviour of Gulls (Laridae) : a progress report.  
Behaviour, 15 : 1-70.
- TINBERGEN, N., 1963  
 On aims and methods of Ethology.  
Z. Tierpsychol., 20 (4) : 410-439.
- TINBERGEN, N., 1967  
 La vie sociale des animaux.  
 Petite Bibliothèque Payot, Paris, 186 pp.

- TINBERGEN, N., 1971  
L'Etude de l'Instinct. (Ed. originelle anglaise 1951).  
Bibl. Scient. Payot, Paris, 318 pp.
- TROUPIN, G., 1973  
Méthodes d'étude quantitative en taxonomie et sociologie végétales.  
Notes du cours de Licence en Sciences botaniques. Université de Liège, 242 pp.
- VIOLET, R. CANE, 1959  
Behaviour Sequence as semi-Markov chains, n° 1, Newham College,  
Cambridge.
- VOSS, J., 1976  
Contribution à l'Ethologie comparée des Poissons Cichlides africains.  
Tomes 1 (220 pp.) et 2 (293 pp.).  
Doctorat en Sciences zoologiques, Université de Liège.
- VOSS, J., 1977  
Les livrées ou patrons de coloration chez les Poissons Cichlides  
africains, leur utilisation en éthologie et en systématique.  
Revue française d'Aquariologie, 4 (2) : 33-80.
- VOSS, J., 1980  
Color Patterns of African Cichlid Fishes.  
T.F.H. Public., New-York, 126 pp.
- VOSS, J. et J.CI. RUWET, 1966  
Inventaire des mouvements d'expression chez T. guineensis (Blkr 1863)  
et T. macrochir (Blkr 1912) (Poissons cichlides).  
An. Soc. Roy. Zool. Belg., 96 (2-3), 146-187.
- VOSS, J., G. DANTHINE, L. HANON et J.CI. RUWET, 1973  
L'éthologie comparative : ses concepts, ses méthodes.  
Extrait des Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique.  
Tome 103 (2-3), 193-319.
- WELCOMME, R.L., 1966  
Recent changes in the stocks of Tilapia in lake Victoria.  
Nature, London, 212 : 52-54.
- WELCOMME, R.L., 1967  
Observations on the Biology of the introduced species of Tilapia in  
Lake Victoria.  
Rev. Zool. Bot. Afr., 76 : 249-279.
- WICKLER, W., 1960  
Belexemplare zu Ethogramma.  
Z. Tierpsychol. 15 : 417-446.
- WIEPKEMA, P.R., 1961  
An Ethological analysis of the reproduction behaviour of the  
Bitterling (Rhodeus amarus Black).  
Arch. Néerl. Zool. 14 (2) : 103-199.
- YASHOUV, A. and A. HALEVY, 1973  
Observation on the growth of hybrid fingerlings of Tilapia crosses  
(T. aurea male x T. volcani female).  
Bamidgeh, 25 (3), septembre 1973.
- ZAYAN, R.C., 1973  
Les déterminants de l'agressivité de la dominance et de la défense  
territoriale chez Xiphophorus (Pisces : Poeciliidae).  
Doctorat en Psychologie, Université Catholique de Louvain.

# **ANNEXES**

A N N E X E 1



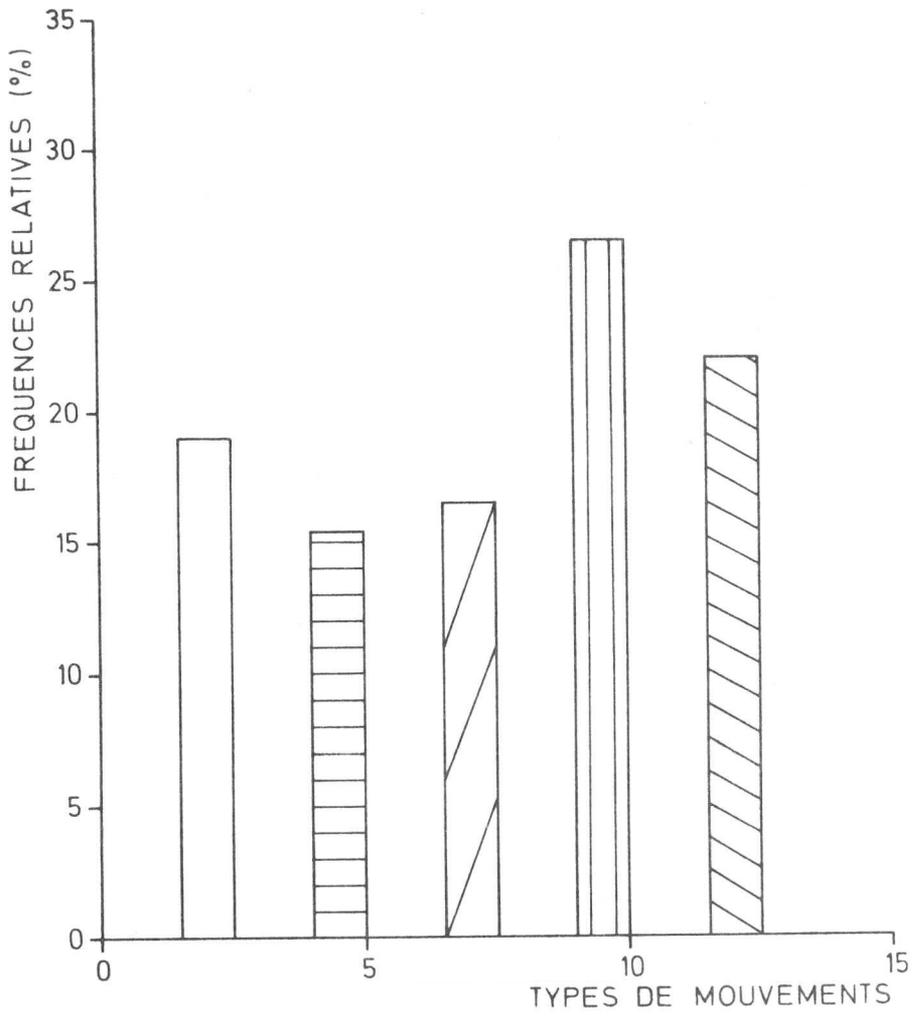


Figure 1 : Fréquences relatives des différents actes sexuels présentés par 5 mâles de *S. niloticus* durant la totalité de la période d'observation (5 heures).

-  Rapprochement
-  Nage d'invitation
-  Parade latérale
-  Danse nuptiale
-  Creusement

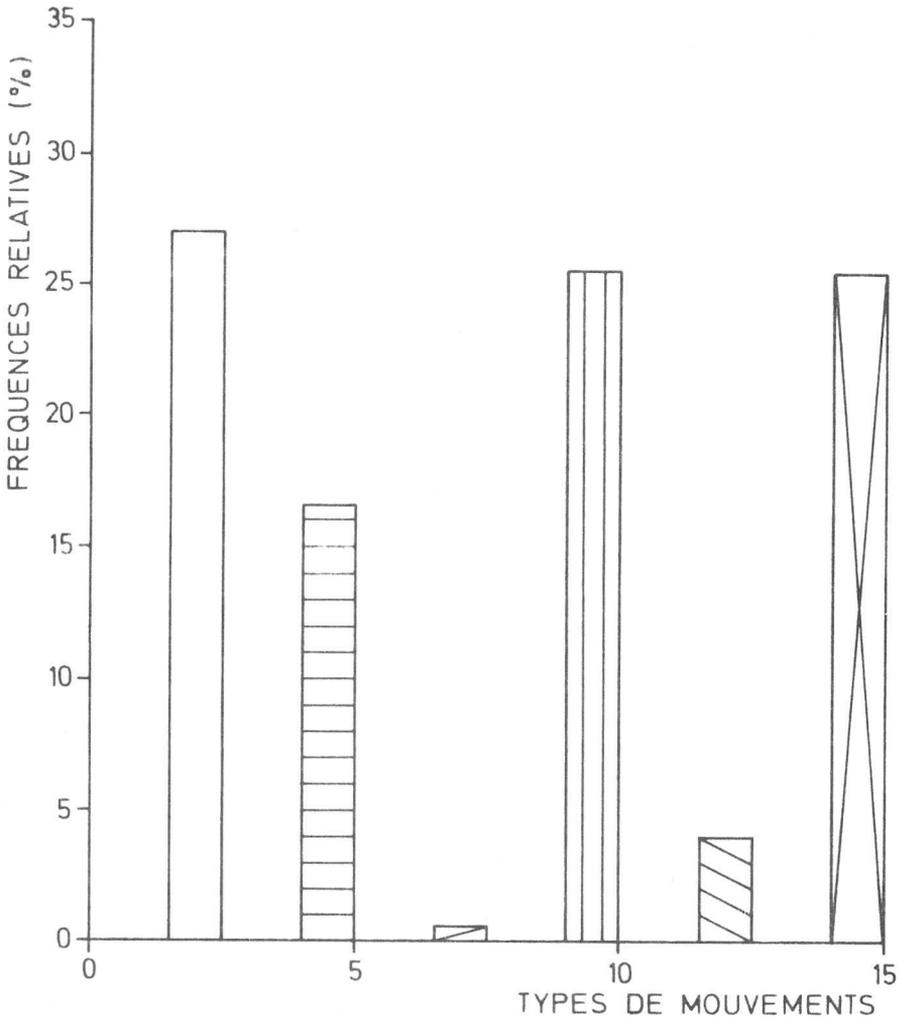


Figure 2 : Fréquences relatives des différents actes sexuels présentés par 5 mâles de *S. mossambicus* durant la totalité de la période d'observation (5 heures).

-  Rapprochement
-  Nage d'invitation
-  Parade latérale
-  Danse nuptiale
-  Creusement
-  Nage en arrière

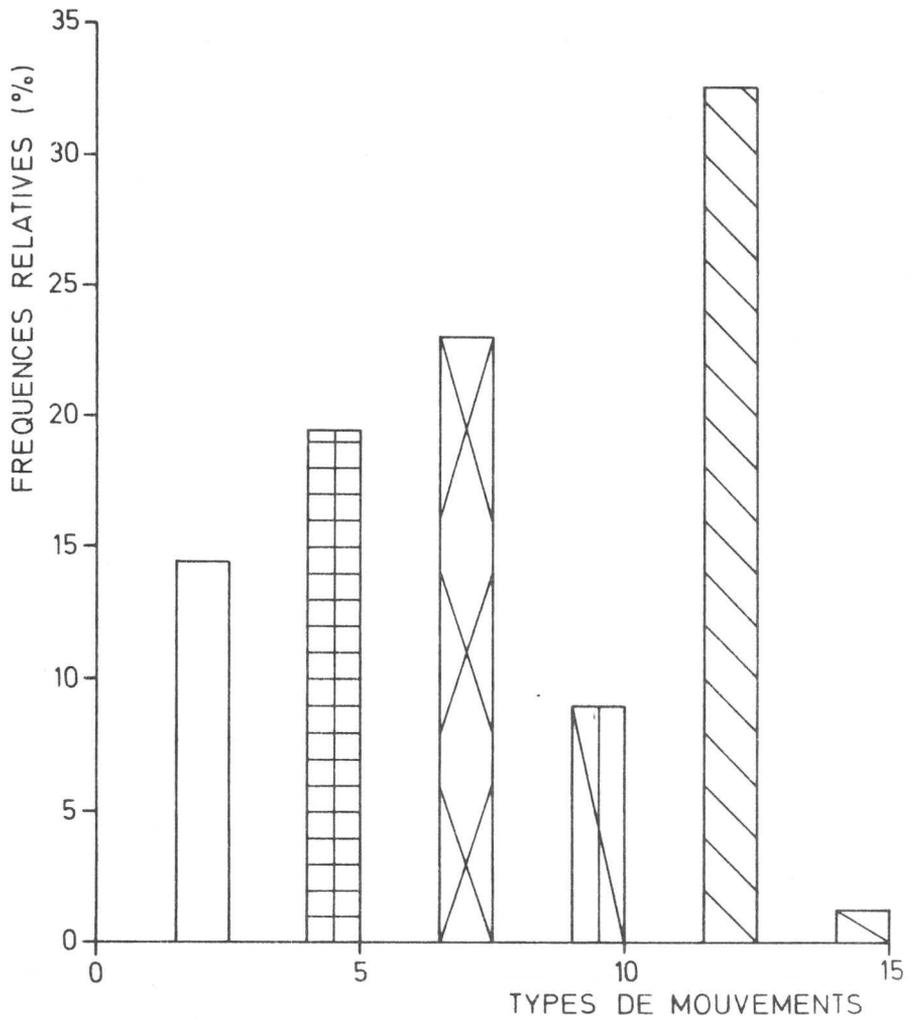


Figure 3 : Fréquences relatives des différents actes sexuels présentés par 5 femelles de *S. niloticus* durant la totalité de la période d'observation (5 heures).

-  Approche sexuelle
-  Immobilisation
-  Retraite au ras de l'eau
-  Retraite en surface
-  Happement de sable
-  Pseudo-danse nuptiale

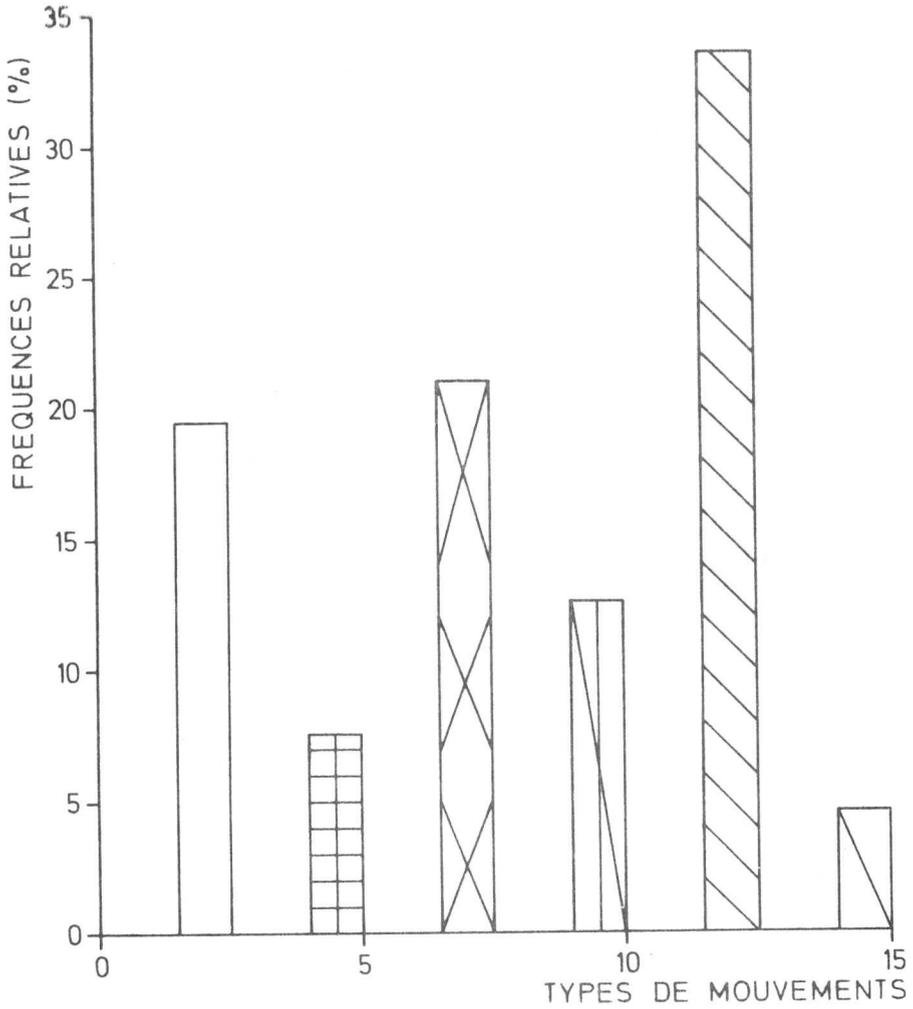


Figure 4 : Fréquences relatives des différents actes sexuels présentés par 5 femelles de *S. mossambicus* durant la totalité de la période d'observation (5 heures).

Les légendes sont les mêmes que pour la figure 3.



A N N E X E 2

---

---

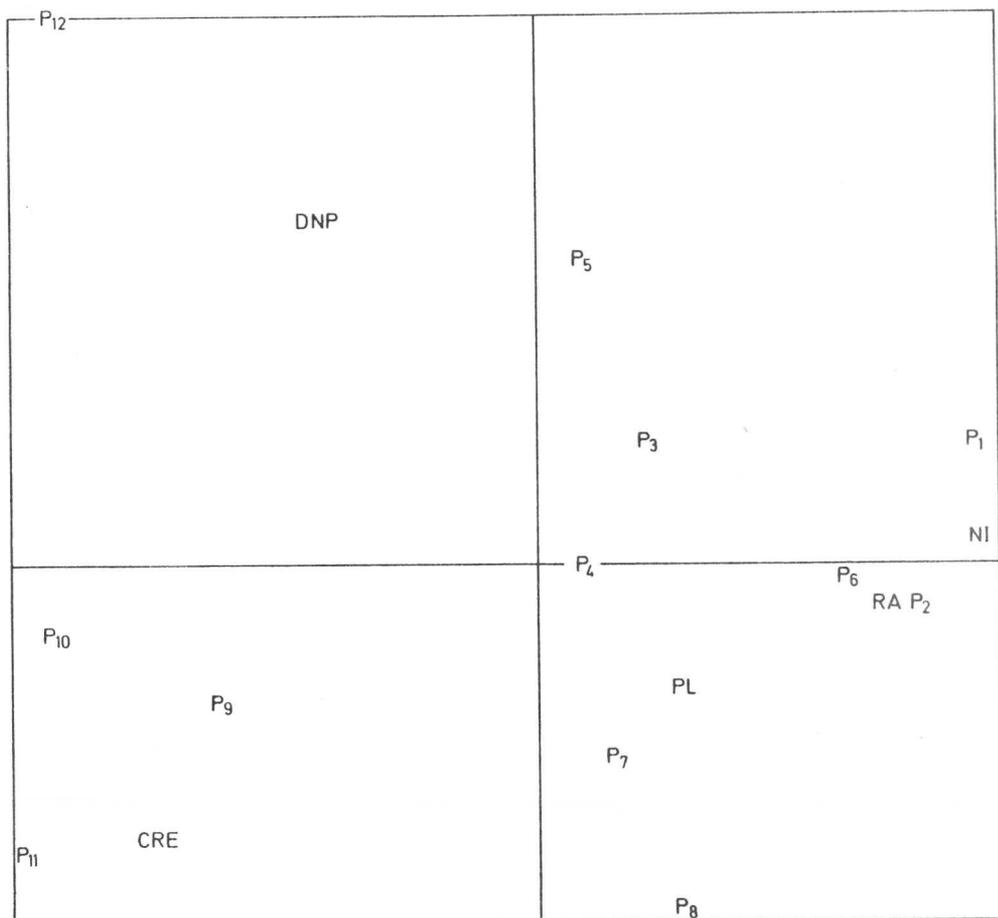


Figure 5 : Exemple de figure fournie par AC qui fait apparaître des corrélations entre les diverses attitudes et les étapes successives de la parade de S. niloticus mâle.

Les étapes ou périodes (PER) sont numérotées de 1 à 12. Chaque période représente 5 minutes d'observation.

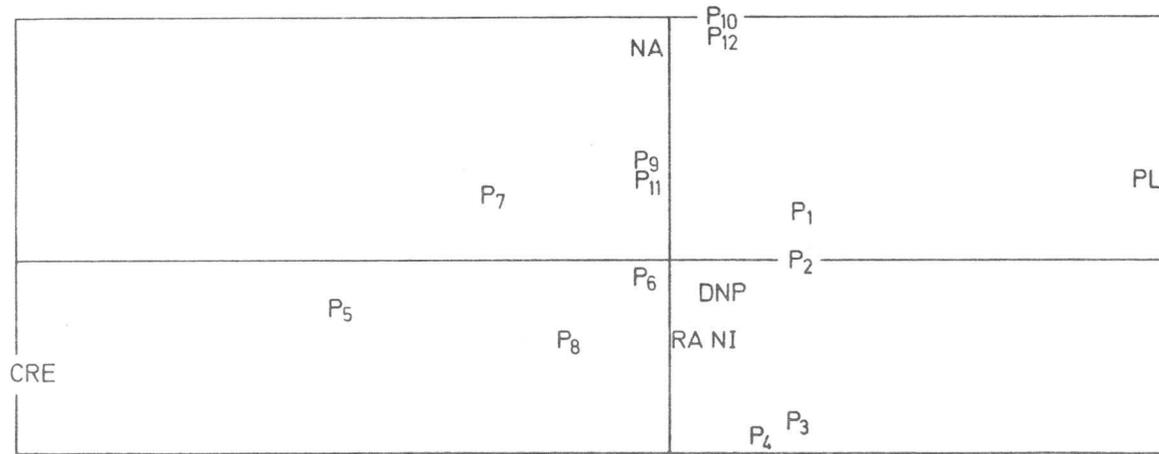


Figure 6 : Exemple de figure fournie par AC qui fait apparaître des corrélations entre les diverses attitudes et les étapes successives de la parade de *S. mossambicus* mâle. Les étapes sont numérotées comme pour la figure 5.

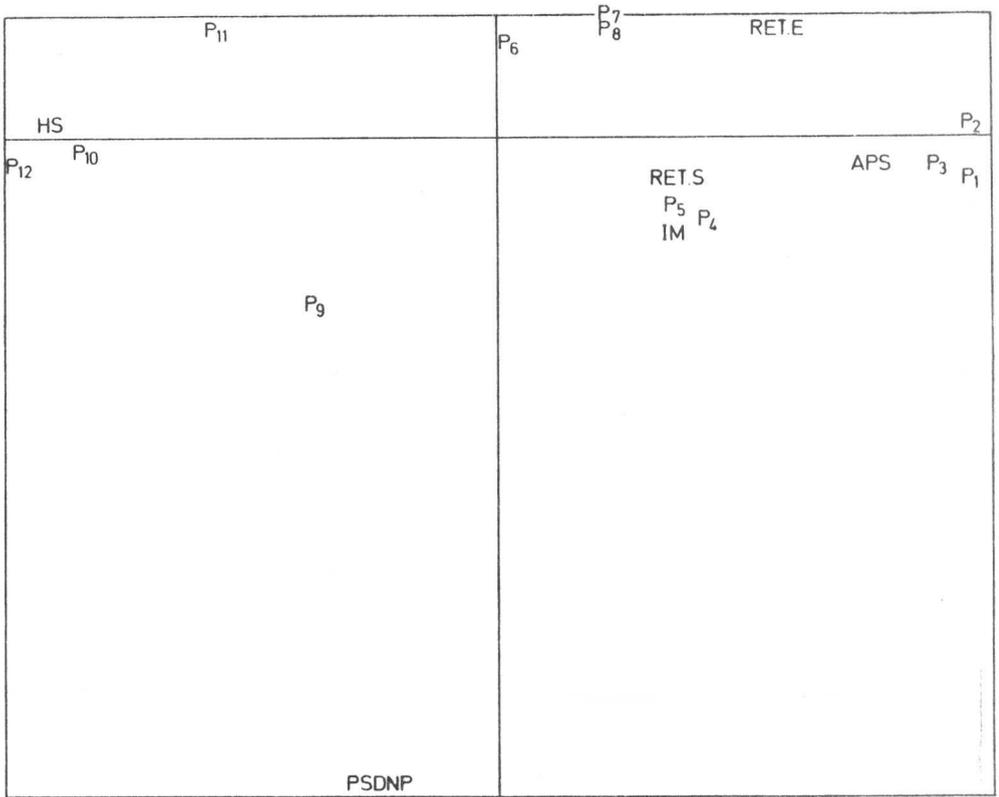


Figure 7 : Exemple de figure fournie par AC qui fait apparaître des corrélations entre les diverses attitudes et les étapes successives de l'incitation à la ponte chez S. niloticus femelle. Les différentes étapes sont numérotées comme pour la figure 5.





### A N N E X E 3



Figure 9 : Evolution au cours des parades sexuelles de S. niloticus et de S. mossambicus mâles de la fréquence du rapprochement (1a et 1b), de la parade latérale (2a), de la nage d'invitation (3a et 3b), de la danse nuptiale (4a et 4b), du creusement (5a et 5b) et de la nage en arrière (6b).

- En abscisse, le nombre d'étapes de la parade;
- En ordonnée, le nombre d'attitudes observées;
- ——— : Courbe théorique d'évolution;
- F F F : Evolution observée.

N.B. : a = Evolution de l'activité chez S. niloticus  
b = Evolution de l'activité chez S. mossambicus

Fig. 9.1a.

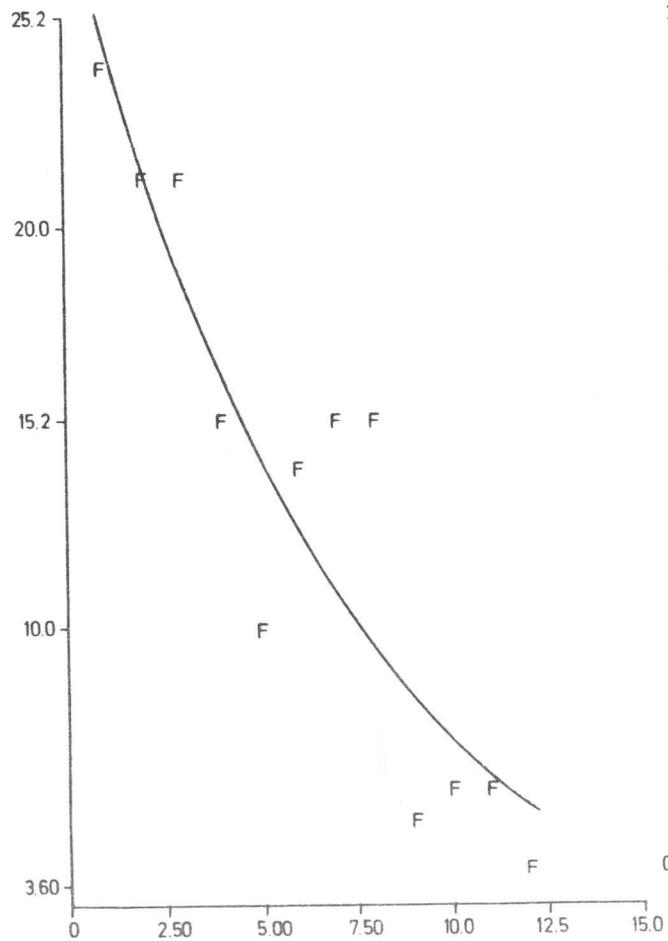


Fig. 9.1b

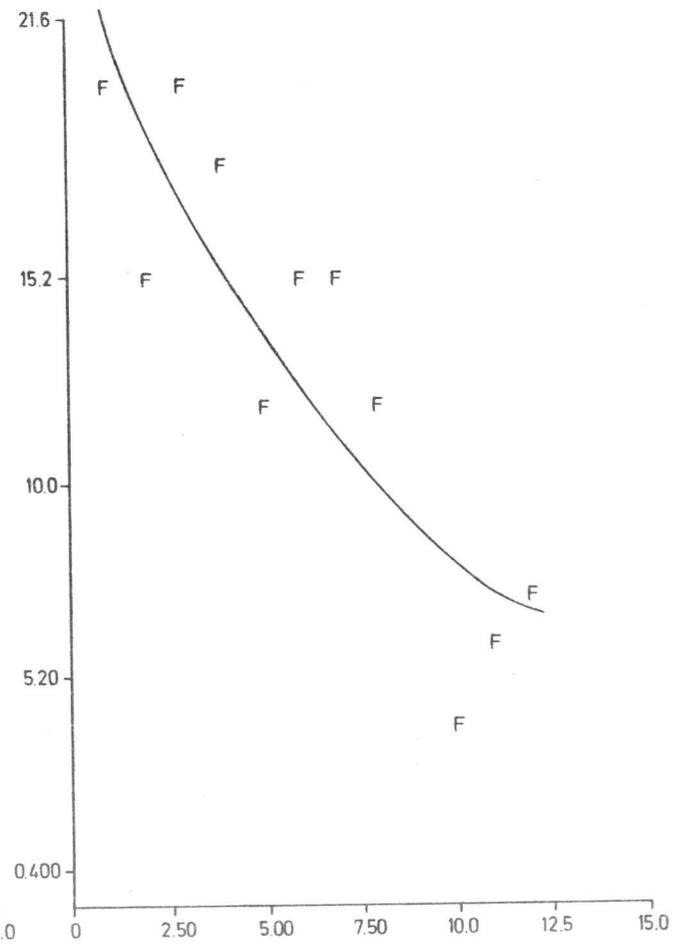


Fig. 9.2a

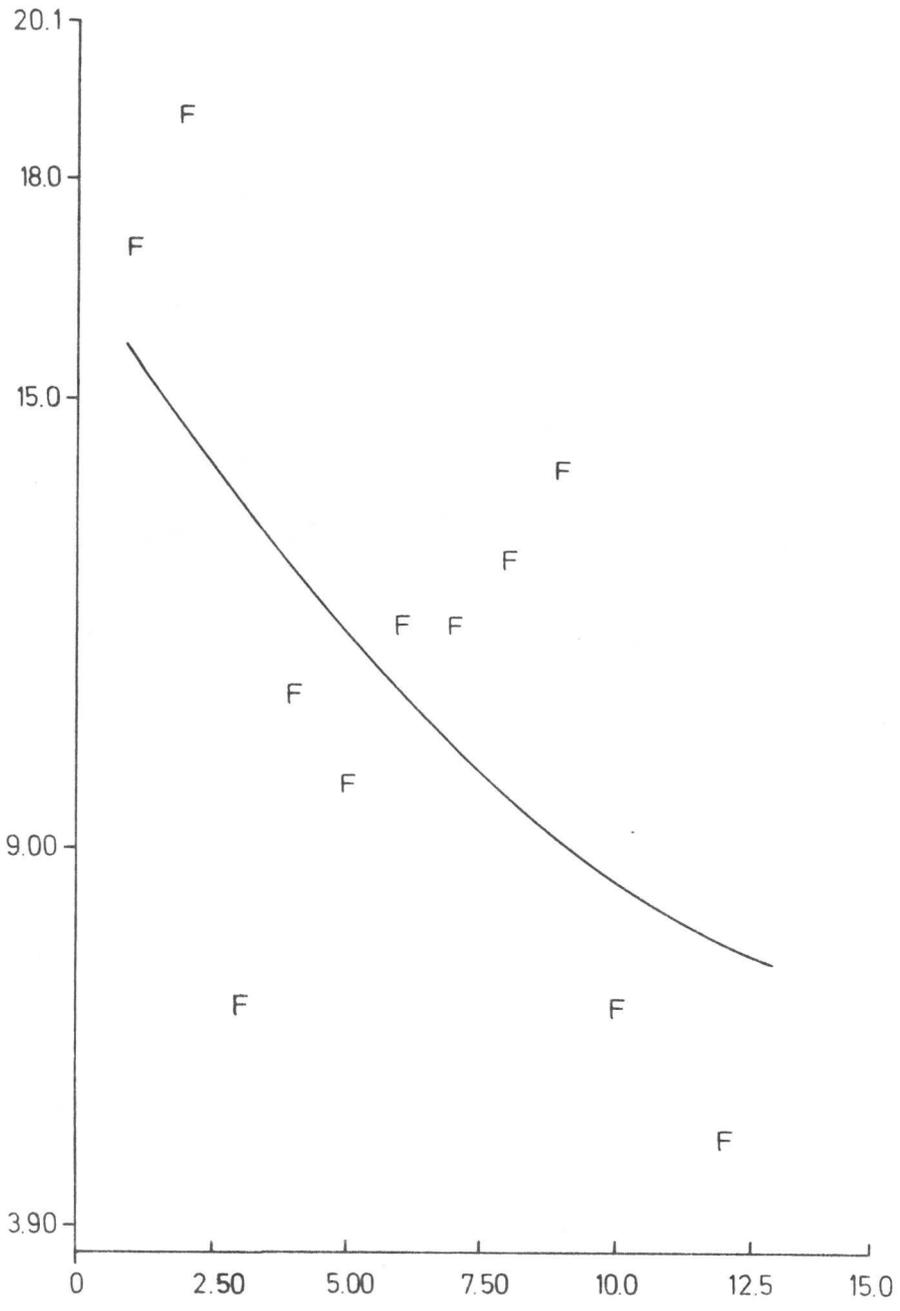


Fig. 9.3a.

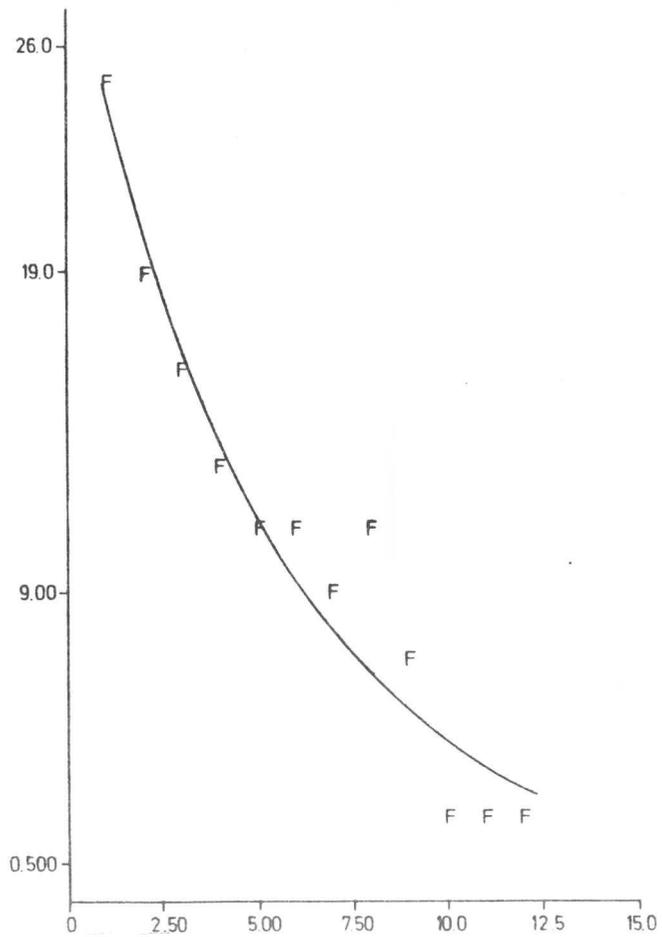


Fig. 9.3b.

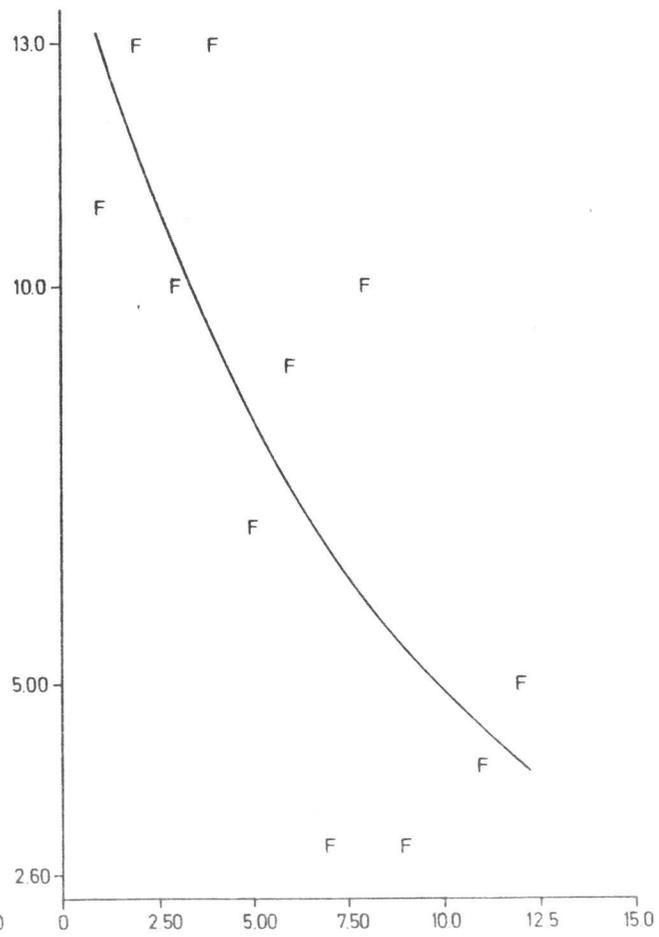


Fig. 9.4a.

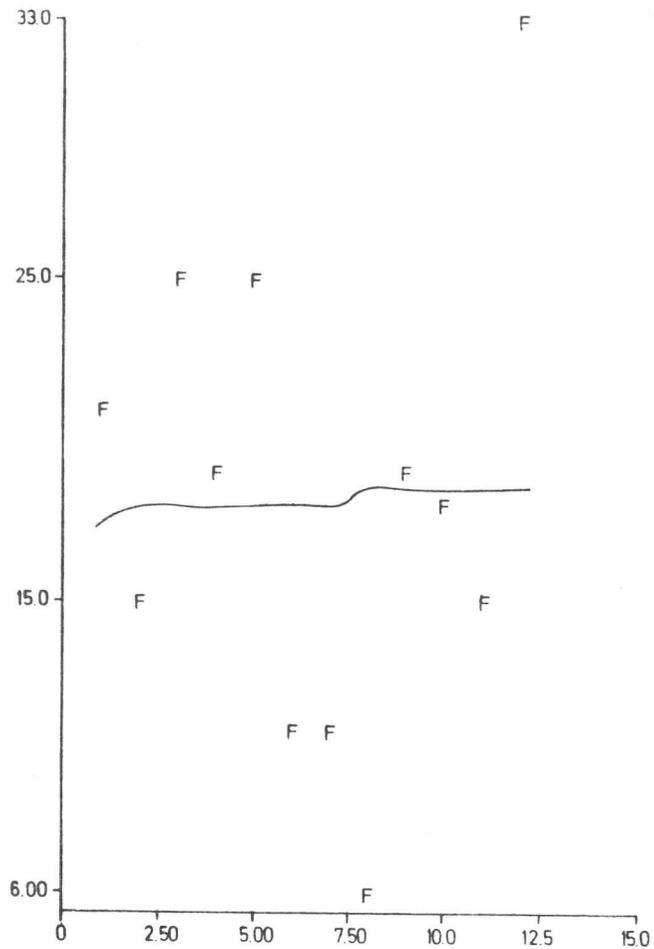


Fig. 9.4b.

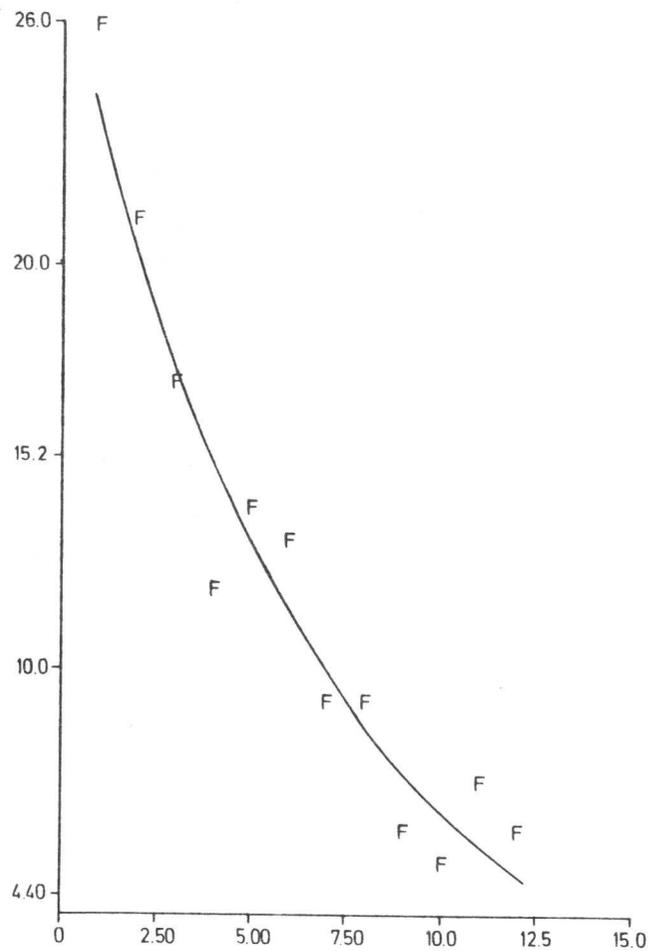


Fig. 9.5a.

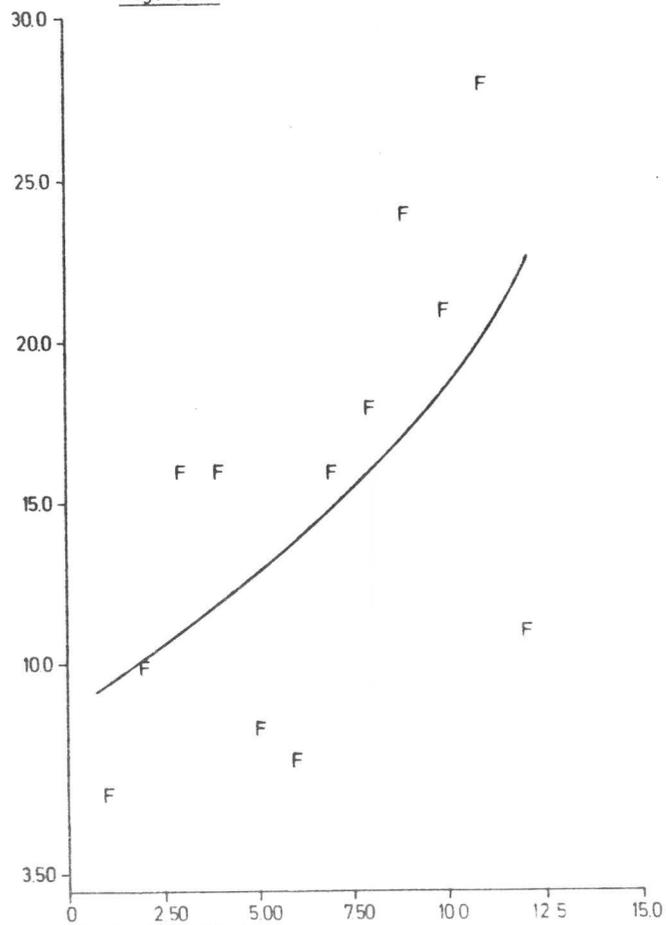


Fig. 9.5b.

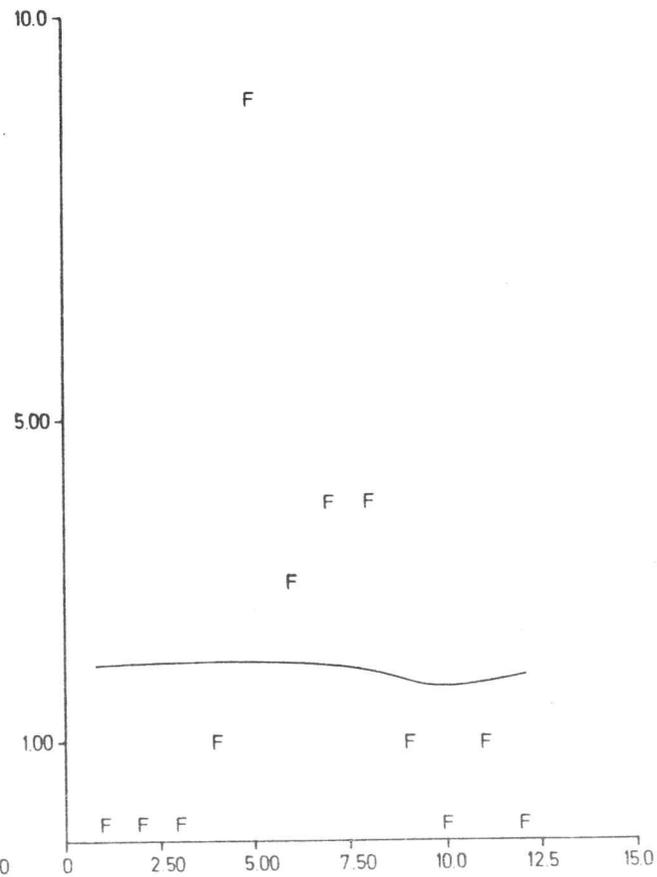
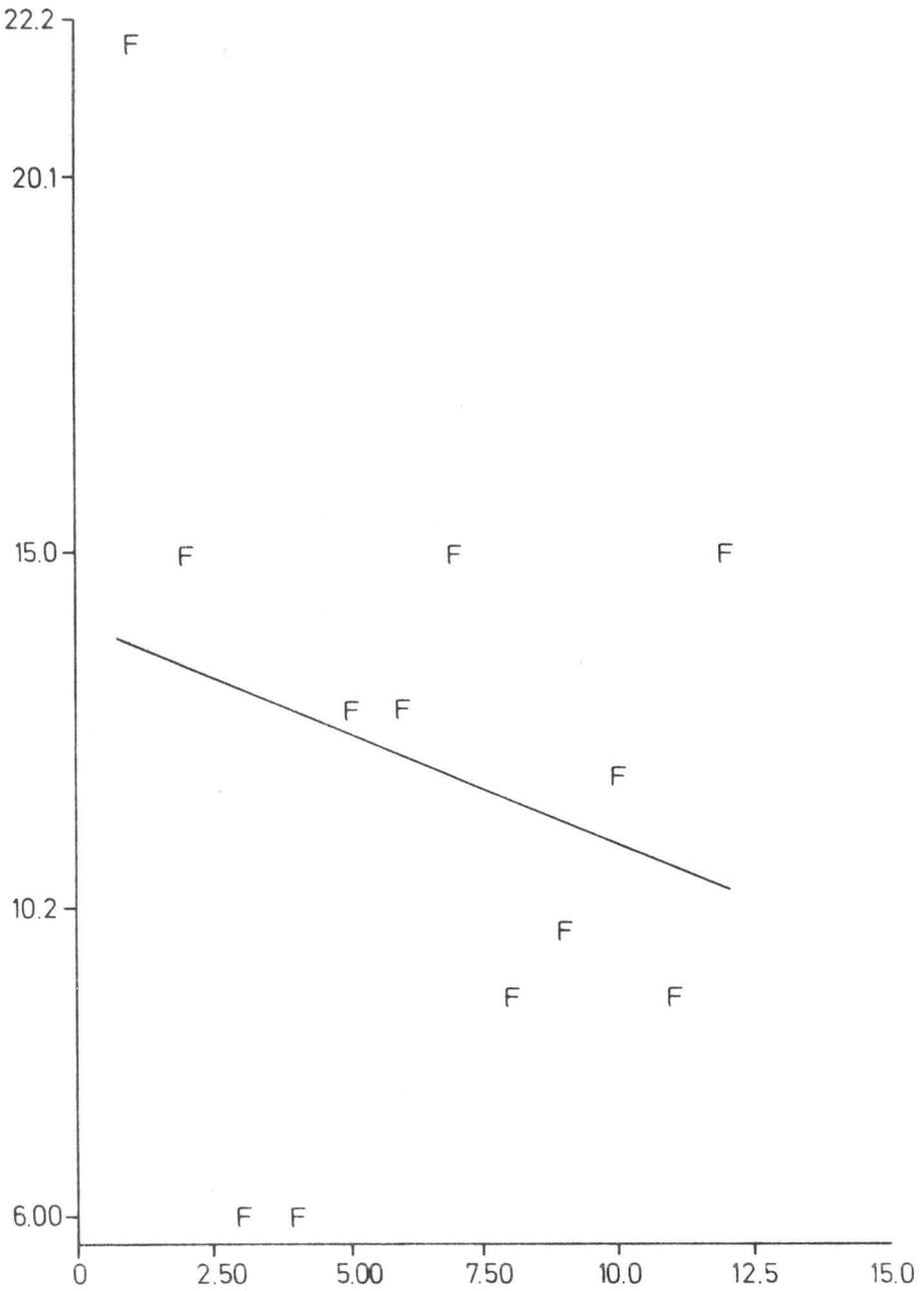


Fig. 9.6b.





## A N N E X E 4

---

Figure 10 : Evolution au cours de l'incitation à la ponte de S. niloticus et de S. mossambicus femelles de la fréquence de l'approche sexuelle (1a et 1b), de la retraite au ras de l'eau (2a et 2b), de la retraite en surface (3a et 3b), de l'immobilisation (4a et 4b), du happement de sable (5a et 5b) et de la pseudo-danse nuptiale (6a et 6b).

Les légendes sont les mêmes que pour la figure 9.

N.B. a = Evolution de l'activité chez S. niloticus  
b = Evolution de l'activité chez S. mossambicus

Fig. 10.1a.

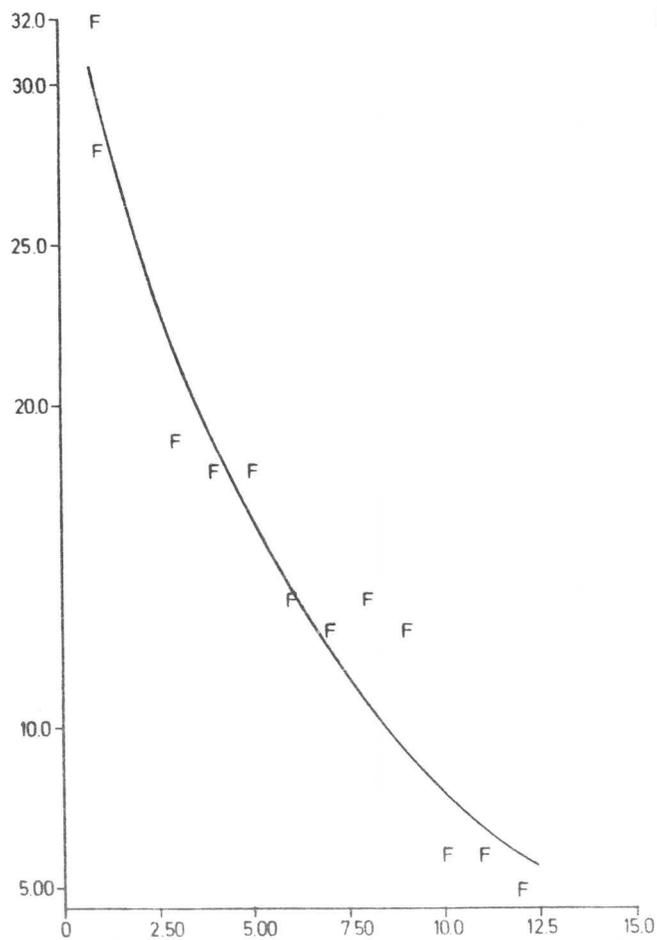


Fig. 10.1b.

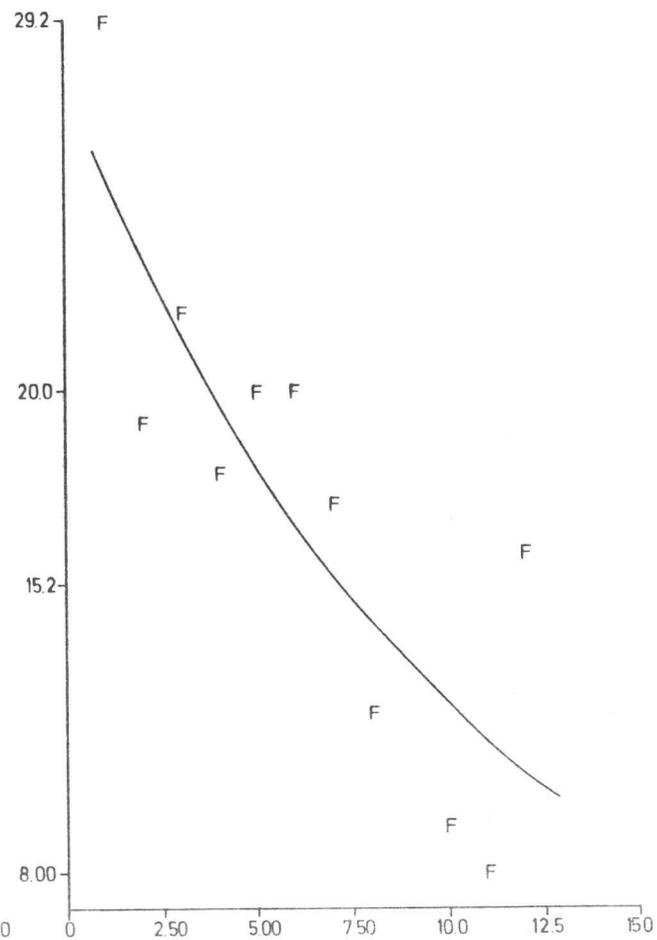


Fig. 10.2a.

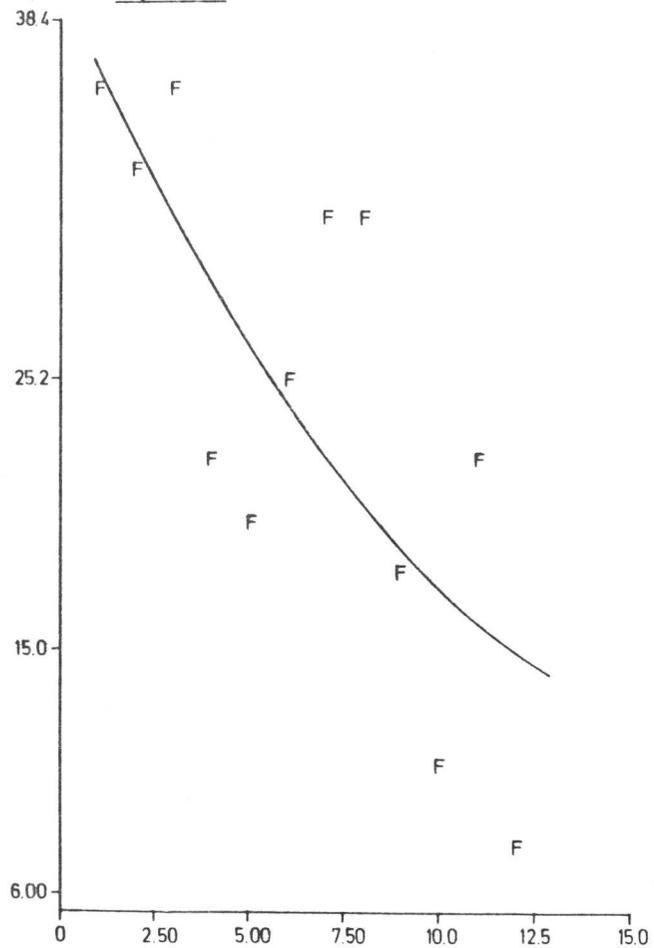


Fig. 10.2b.

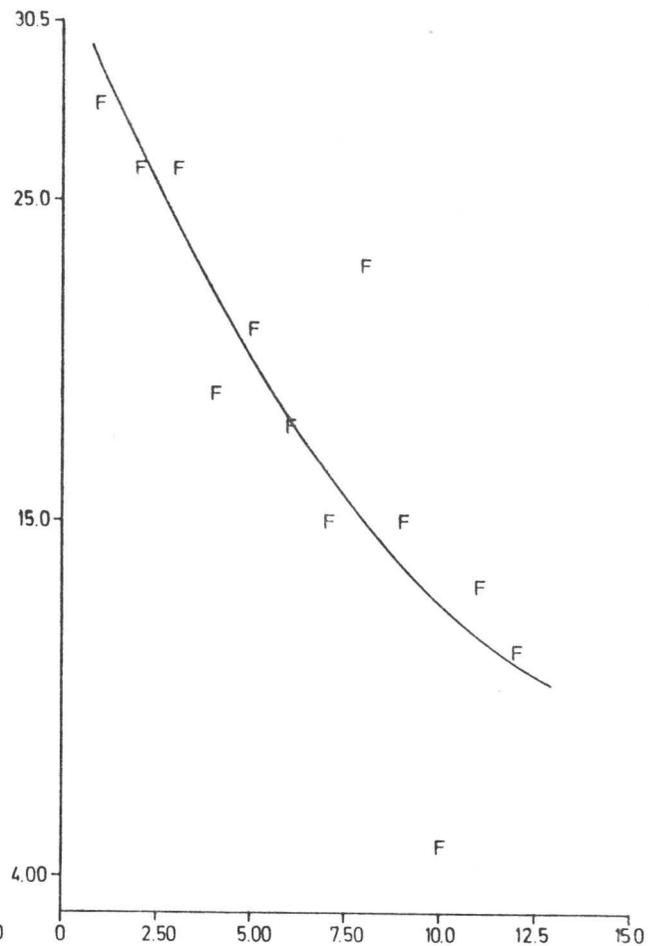


Fig. 10.3a.

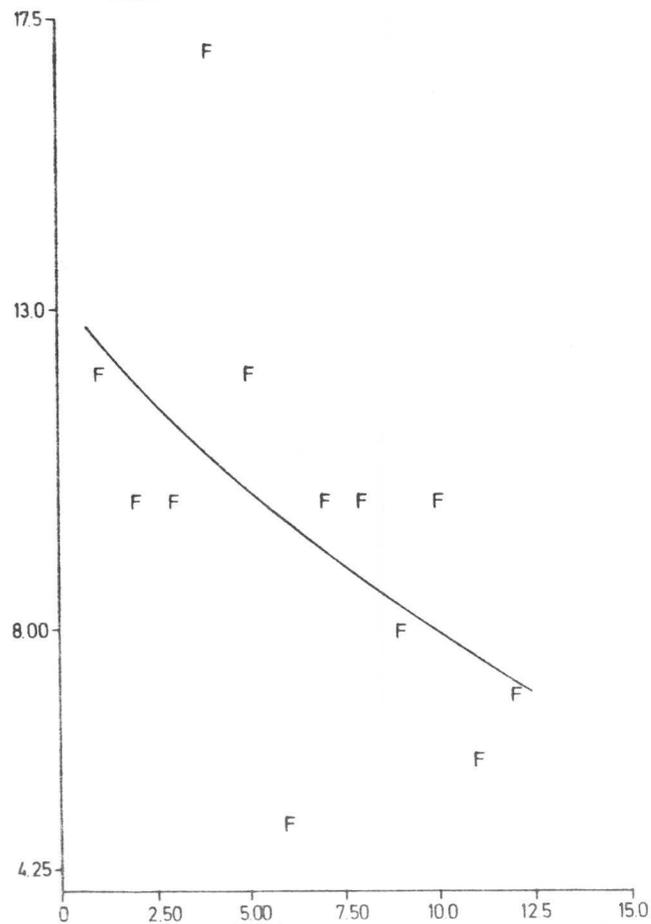


Fig. 10.3b.

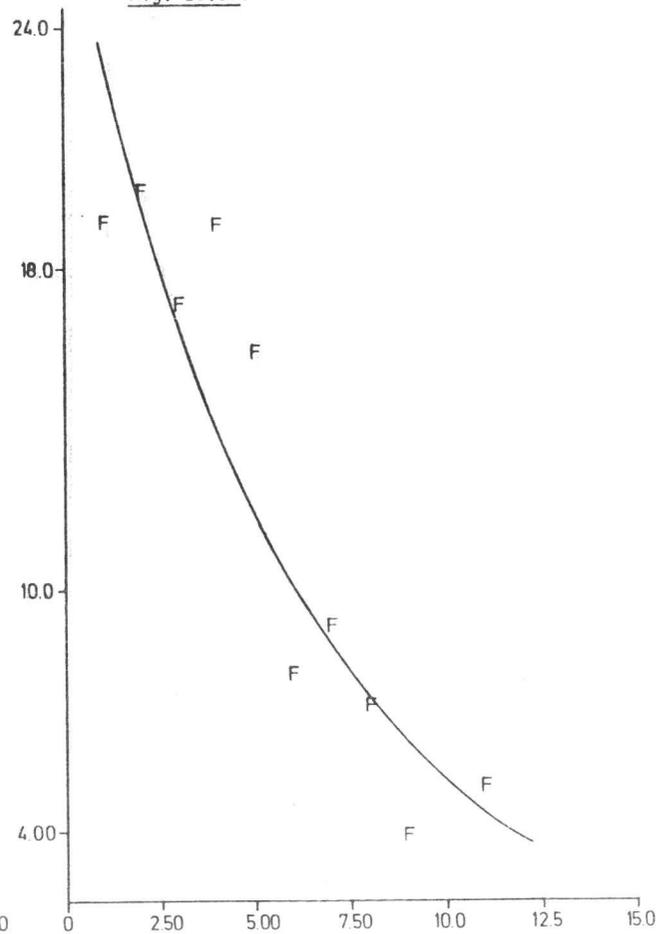


Fig. 10.4a.

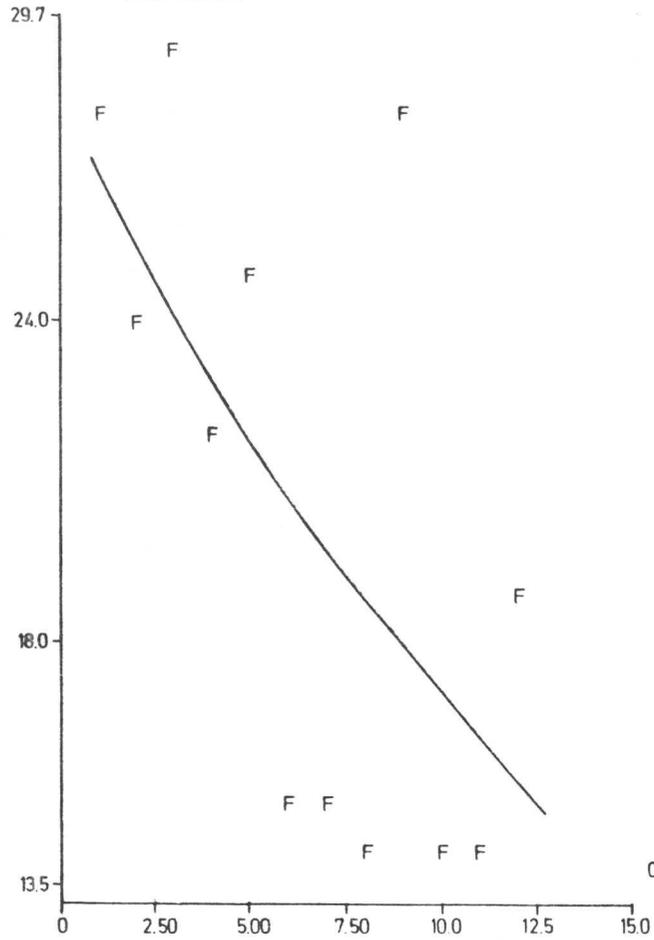


Fig. 10.4b.

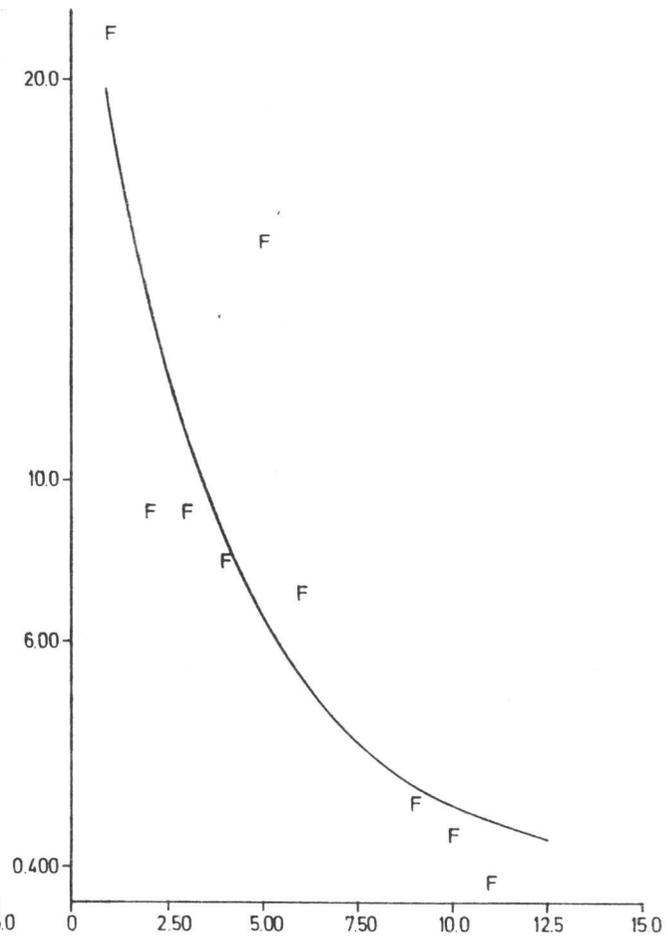


Fig. 10.5a.

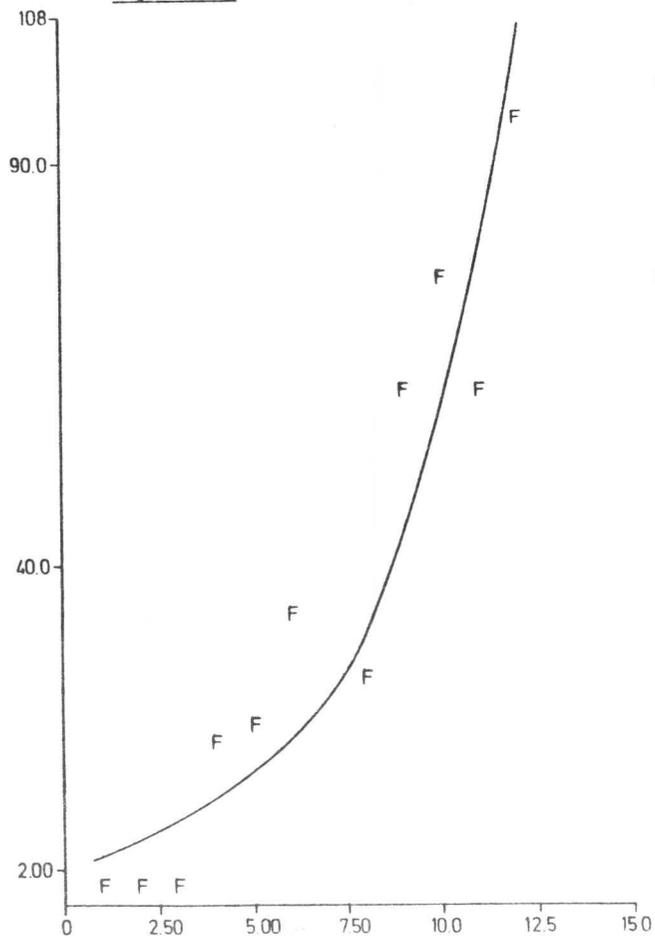


Fig. 10.5b.

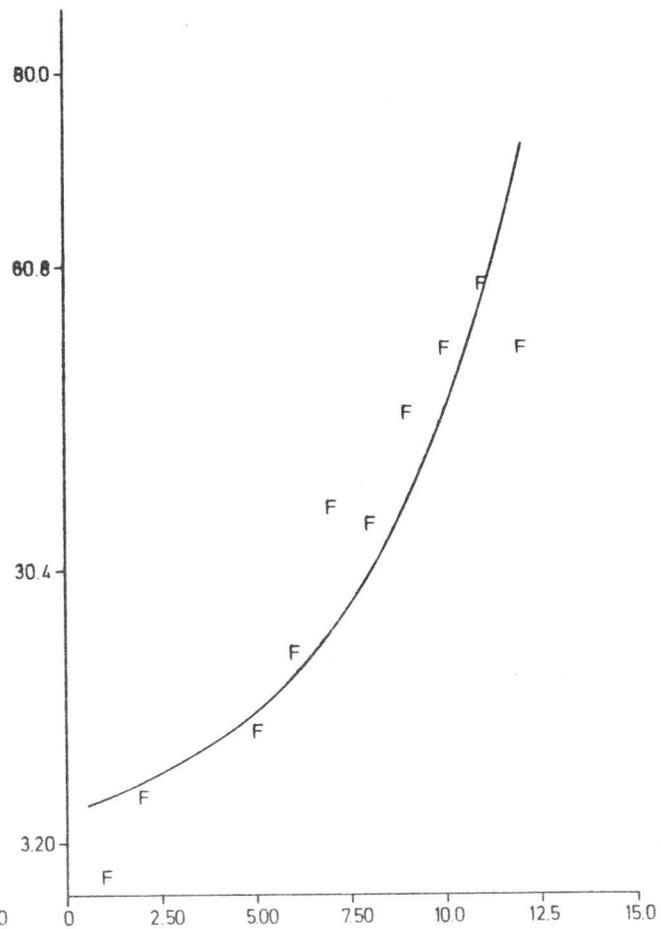


Fig. 10.6a.

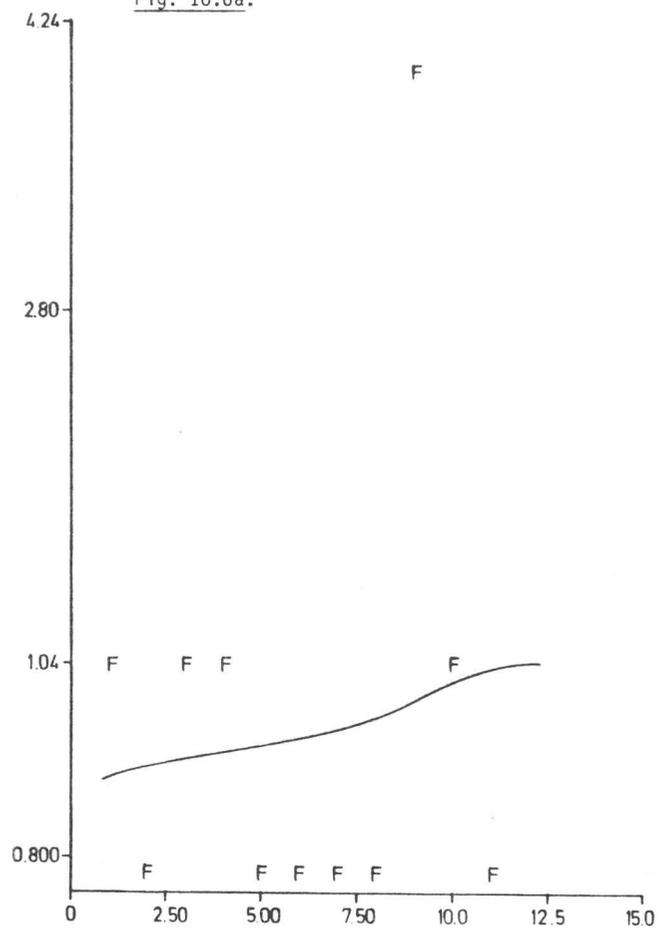
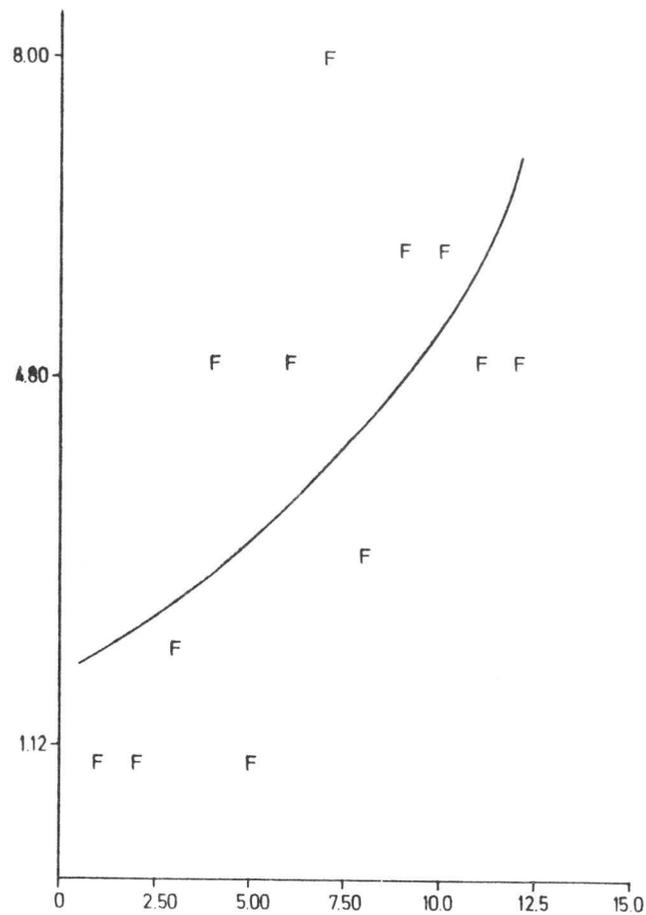


Fig. 10.6b.





## A N N E X E 5

=====

Tableaux des données participant à l'analyse markovienne; respectivement chez S. niloticus et S. mossambicus mâles (tableaux I et II), chez S. niloticus et S. mossambicus femelles (tableaux III et IV).

Dans chaque cellule, on a deux chiffres :

- en haut, le nombre de cas observés;
- en bas, les répétitions théoriques selon le modèle markovien d'ordre 1.

Les nombres dans les cellules se lisent de la façon suivante :

- dans les lignes : le mouvement A a précédé X fois le mouvement B qui a précédé Y fois le mouvement C.

TABLEAU I

	A <sub>1</sub> ETAT 3					A <sub>2</sub> ETAT 3					A <sub>3</sub> ETAT 3					A <sub>4</sub> ETAT 3					A <sub>5</sub> ETAT 3					TOTAL
	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>3</sub>	A <sub>4</sub>	A <sub>5</sub>	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>3</sub>	A <sub>4</sub>	A <sub>5</sub>	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>3</sub>	A <sub>4</sub>	A <sub>5</sub>	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>3</sub>	A <sub>4</sub>	A <sub>5</sub>	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>3</sub>	A <sub>4</sub>	A <sub>5</sub>	
A <sub>1</sub>	3 1,9606	11 2,9008	15 3,5042	0 3,0809	2 4,6214	1 5,0415	13 7,7024	15 2,8008	0 1,5404	0 1,6805	9 6,3019	7 1,9606	4 1,8205	4 1,5404	0 0,8402	1 2,6608	5 3,7811	14 3,5010	5 33,1903	1 8,1225	0 1,1203	5 3,5010	4 1,4004	6 13,1641	3 10,3632	128 128,00
A <sub>2</sub>	2 2,0525	5 2,9321	3 3,6653	3 3,2253	4 4,8380	6 5,2778	24 8,0634	4 2,9321	3 1,6126	6 1,7592	7 6,5973	4 2,0525	3 1,9059	2 1,6126	1 0,8796	2 2,7855	9 3,9584	2 3,6652	15 34,7461	1 8,5032	0 1,1728	11 3,6652	2 1,4660	3 13,7811	7 10,8490	134 134,00
A <sub>3</sub>	5 1,3785	2 1,9693	1 2,4677	3 2,1663	3 3,2494	11 3,5448	12 5,4157	1 1,9693	1 1,0831	1 1,1816	9 4,4310	3 1,3785	2 1,2800	3 1,0831	2 0,5908	4 1,8708	2 2,6586	3 2,4617	6 23,3369	1 5,7111	3 0,7877	3 2,4617	1 0,9846	5 9,2560	4 7,2866	90 90,00
A <sub>4</sub>	2 5,4070	1 7,7242	2 9,6553	14 8,4967	10 12,7450	5 13,9037	0 21,2417	0 7,7242	6 4,2483	0 4,6345	11 17,3796	0 5,4070	2 5,0207	2 4,2483	2 2,3172	9 7,3380	2 10,4277	3 9,6553	180 91,5328	26 22,4004	2 3,0897	0 9,6553	1 3,8621	47 36,3041	26 28,5798	353 353,00
A <sub>5</sub>	2 3,2013	1 4,5733	1 5,7166	2 5,0306	12 7,5459	13 8,2319	6 12,5765	0 4,5733	1 4,5153	5 2,7439	9 10,2899	0 3,2013	2 2,9726	0 2,5153	2 1,3719	3 4,3446	9 6,1739	3 5,7166	31 54,1936	29 13,2625	3 1,8293	6 5,7166	2 2,2866	33 21,4945	34 16,9212	209 209,00
TOTAL	14	20	25	22	33	36	55	20	11	12	45	14	13	11	6	19	27	25	237	58	8	25	10	94	74	914

TABLEAU II

	C <sub>1</sub> ETAT 3						C <sub>3</sub> ETAT 3						C <sub>4</sub> ETAT 3						C <sub>6</sub> ETAT 3						TOTAL	
	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>		
C <sub>1</sub>	2 1,5069	0	8 4,2902	11 5,3819	0	8 6,4583	4 10,1180	0	2 0,8611	8 2,5833	0	0 0,6458	5 5,3819	0	16 5,5972	6 5,3819	0	6 5,8125	0 4,3055	0	6 1,5069	8 8,6111	0	3 24,7569	93 93,00	
C <sub>2</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C <sub>3</sub>	4 1,0856	0	1 2,3467	6 3,8773	0	6 4,6527	14 7,2893	0	1 0,6203	1 1,0611	0	1 0,4652	8 3,8773	0	1 4,0324	3 3,8773	0	3 4,1875	7 3,1018	0	1 1,0856	8 6,2037	0	2 17,8356	67 67,00	
C <sub>4</sub>	0 1,6203	0	5 4,3981	3 5,7870	0	11 6,9444	15 10,8796	0	0 0,9259	2 2,7777	0	2 0,6944	6 5,7870	0	7 8,0185	10 5,7870	0	16 6,25	4 4,6296	0	0 1,6203	4 9,2592	0	15 26,6203	100 100,00	
C <sub>5</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C <sub>6</sub>	1 2,7870	0	5 7,5648	5 9,9537	0	5 11,9444	14 18,7129	0	1 1,5925	1 4,7777	0	0 1,1844	6 9,9537	0	2 10,3518	8 9,9537	0	2 10,75	9 7,9629	0	0 2,7870	20 15,9258	0	95 45,7870	172 172,00	
TOTAL	7	0	14	25	0	30	47	0	4	12	0	3	25	0	26	25	0	27	20	0	7	40	6	115	432	

TABLEAU III

	B <sub>1</sub> ETAT 3						B <sub>2</sub> ETAT 3						B <sub>3</sub> ETAT 3						B <sub>4</sub> ETAT 3						B <sub>5</sub> ETAT 3						B <sub>6</sub> ETAT 3						TOTAL													
	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>4</sub>	B <sub>5</sub>	B <sub>6</sub>	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>4</sub>	B <sub>5</sub>	B <sub>6</sub>	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>4</sub>	B <sub>5</sub>	B <sub>6</sub>	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>4</sub>	B <sub>5</sub>	B <sub>6</sub>	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>4</sub>	B <sub>5</sub>	B <sub>6</sub>	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>4</sub>	B <sub>5</sub>	B <sub>6</sub>														
B <sub>1</sub>	3	5	16	0	0	0	10	34	3	1	2	2	5	13	17	4	1	3	0	0	3	3	0	0	2	7	0	0	0	0	2	7	0	0	0	0	1,321	4,008	0,460	0	56,479	2,912	0,104	0,930	0,104	0	0	0	1,248	153,00
	3,1203	0,9360	9,3609	1,4561	0,3120		6,6566	13,8334	1,7681	0,4160	7,4897	0,4160	4,7845	8,1966	10,5050	1,9641	3,3283	0,1040	1,0401	0,5200	3,5363	3,4323	0,1040		2,5452	15,0754	0,7831				56,479	2,912	0,104	0,930	0,104	0	0	0	1,248	153,00										
B <sub>2</sub>	1	3	23	8	1	0	5	53	6	0	13	2	8	32	21	0	8	0	0	0	3	3	0	0	0	28	0	0	0	0	0	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	298	298,00							
	5,8736	1,7620	17,6206	2,7400	0,5873		12,5302	26,0394	3,3283	0,7831	14,0965	0,7831	8,0061	11,5513	19,7743	3,1325	8,2651	0,1957	1,9578	0,9789	6,0566	6,4609	0,1954		2,5452	15,0754	0,7831				56,479	2,912	0,104	0,930	0,104	0	0	0	1,248	153,00										
B <sub>3</sub>	20	1	37	2	0	0	40	10	8	0	1	0	24	4	46	8	5	0	0	4	2	15	6	0	11	3	3	0	4	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	257	257,00								
	5,2413	1,5723	15,7233	2,4459	0,5241		11,1815	23,2365	2,9700	0,6988	12,5791	0,6988	8,0367	10,3079	17,6459	2,7953	5,9907	0,1747	1,747	2,1875	5,9401	5,7654	0,1747		2,2712	13,4527	0,6988				94,8681	4,8919	0,1747	1,5723	0,1747	0	0	0	2,0965	257,00										
B <sub>4</sub>	5	0	5	3	0	0	4	4	2	3	0	0	8	2	8	8	2	0	0	3	0	5	20	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	83	83,00								
	1,6927	0,5078	5,0781	0,7899	0,1692		3,6111	7,5044	0,9592	0,2256	4,0625	0,2256	2,5955	3,3290	5,6988	0,9027	1,8095	0,0564	0,5642	0,2821	1,9184	1,8619	0,0564		0,7335	4,3446	0,2256				30,6383	1,5798	0,0564	0,5078	0,0564	0	0	0	0,5770	83,00										
B <sub>5</sub>	1	0	8	1	2	0	0	19	0	0	50	0	0	8	8	0	21	0	0	0	2	1	0	0	0	37	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	659	659,00									
	13,4398	4,0319	40,3195	6,2719	1,3439		28,8716	59,5832	7,6459	1,7919	32,2556	1,7919	20,6077	26,4316	45,2474	7,7679	14,3958	0,4479	4,4799	2,2399	15,2318	14,7838	0,4479		5,8239	31,4995	1,7919				243,2640	12,5436	0,4479	4,0319	0,4479	0	0	0	5,3759	659,00										
B <sub>6</sub>	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	31	31,00								
	0,6322	0,1896	1,8966	0,2950	0,0632		1,3487	2,8028	0,3582	0,0642	1,5173	0,0642	0,9694	1,2433	2,1284	0,3371	0,6743	0,0210	0,2107	0,1053	0,7165	0,6954	0,0210		0,2739	1,6227	0,0642				11,4432	0,5900	0,0210	0,1896	0,0210	0	0	0	0,2578	31,00										
TOTAL	30	8	90	14	3	0	84	133	17	4	72	4	48	99	101	16	32	1	10	5	34	33	1	0	13	77	4	0	543	28	1	9	1	0	1	0	12	1471												

177

TABLEAU IV

	C <sub>1</sub> ETAT 3						C <sub>2</sub> ETAT 3						C <sub>3</sub> ETAT 3						C <sub>4</sub> ETAT 3						C <sub>5</sub> ETAT 3						C <sub>6</sub> ETAT 3						TOTAL				
	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>					
C <sub>1</sub>	13	3	9	6	0	0	4	11	0	0	3	2	17	3	14	0	2	2	8	2	8	10	0	2	3	5	0	0	31	5	1	1	0	0	2	0	0	0	162	162,00	
	5,6048	0,7570	11,5065	5,1476	0	0	0,1514	2,8766	5,9048	0,4542	0,1514	0,10280	6,2074	1,0598	8,3271	0,7870	5,2990	0,9084	3,0280	1,212	2,5738	5,1504	1,0598	0,4542	4,8448	2,4224	0,1514	0,3028	65,0556	7,8728	1,3626	0,8056	0,1514	5,4504	0,8084	0	0	0	162	162,00	
C <sub>2</sub>	0	2	5	2	0	0	1	2	20	1	0	2	0	1	3	7	0	1	0	1	5	3	1	0	0	0	19	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	87	87,00
	3,0084	0,4065	6,1794	2,7644	0	0	0,0813	1,5448	3,1710	0,2436	0,0813	1,6261	0,3252	3,3336	0,5691	4,4718	0,4066	2,8457	0,4878	1,8261	0,6504	1,3822	2,9271	0,5691	0,2439	2,6018	1,3009	0,0813	0,1626	35,1252	4,2280	0,7317	0,3252	0,0813	2,9271	0,4878	0	0	0	87	87,00
C <sub>3</sub>	14	0	38	8	0	0	6	1	2	0	0	0	13	0	20	1	0	0	8	1	8	8	0	0	21	0	1	0	60	6	0	0	0	0	0	0	0	0	150	150,00	
	5,8888	0,7000	10,8642	4,7683	0	0	0,1401	2,6835	5,4872	0,4205	0,1401	2,8037	0,5607	5,7476	0,9813	7,7102	0,7009	4,9066	0,8411	2,8037	1,1214	2,3831	5,0487	0,9813	0,4205	4,4859	2,2429	0,1401	0,2803	60,5607	7,2817	1,2618	0,5607	0,1401	5,0487	0,8411	0	0	0	150	150,00
C <sub>4</sub>	8	0	8	17	0	0	0	8	1	0	1	0	10	0	2	3	1	0	4	0	2	16	0	0	8	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	89	89,00
	3,0778	0,1498	8,3214	2,8290	0	0	0,0831	1,5603	3,2438	0,2498	0,0831	1,6638	0,3327	3,4102	0,5822	4,5747	2,9112	0,4990	1,8635	0,6854	1,4440	2,9943	0,5822	0,2495	2,8816	1,3308	0,0831	0,1663	35,9327	4,3252	0,7485	0,3327	0,0831	2,9943	0,4950	0	0	0	89	89,00	
C <sub>5</sub>	0	0	16	2	0	0	0	0	5	0	0	11	1	0	10	1	26	2	1	0	0	2	5	1	0	8	0	0	35	4	0	0	0	0	0	0	0	0	89	89,00	
	16,1542	2,4532	37,2897	16,6222	0	0	0,4906	9,3224	19,1365	1,4719	0,4906	9,8130	1,9828	20,1168	3,4345	26,9859	2,4532	17,1728	2,9439	9,8130	3,9252	8,3411	17,6635	3,4345	1,4719	15,7000	7,8504	0,4906	0,9813	21,9626	25,5140	4,4158	1,9626	0,4906	17,6635	2,9439	0	0	0	89	89,00
C <sub>6</sub>	1	0	8	1	0	0	0	1	1	0	0	4	1	0	2	0	5	2	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57	57,00
	1,9740	0,2663	4,0485	1,8112	0	0	0,0532	1,021	2,0775	0,1598	0,0532	1,0654	0,2130	2,1841	0,3728	2,9299	0,2863	1,8844	0,3196	1,0654	0,4281	0,9056	1,9177	0,3728	0,1598	1,7048	0,8523	0,0532	0,1085	23,0130	2,7700	0,4794	0,2130	0,0532	1,9177	0,3196	0	0	0	57	57,00
TOTAL	37	8	78	34	0	1	19	38	3	1	20	4	41	7	66	8	35	6	20	8	17	36	7	3	32	16	1	2	432	52	9	4	0	1	36	6	1070				



## A N N E X E 6

=====

Analyse des associations temporelles des actes sexuels exécutés par les mâles ou les femelles en contexte intra- et interspécifique.

Tableaux des données respectivement chez :

- S. niloticus mâle (Va et Vb)
- S. mossambicus mâle (VIa et VIb)
- S. niloticus femelle (VIIa et VIIb)
- S. mossambicus femelle (VIIIa et VIIIb)

Dans chaque cellule, nous avons deux chiffres :

- en haut, la fréquence observée;
- en bas, la fréquence théorique.

Les chiffres dans les cellules se lisent de la façon suivante :

- horizontalement dans les lignes : le mouvement A a précédé X fois le mouvement B;
- verticalement dans les colonnes : le mouvement C a suivi Y fois le mouvement D.

Tableau Va

M A L E

Actes qui suivent

		RA	PL	NI	DNP	CRE	TOTAL	
M A L E	Actes qui précèdent	RA	27 32,5062	74 37,2318	93 25,4895	31 89,9292	14 53,8430	239
		PL	37 35,7705	101 40,9706	32 28,0491	49 98,9598	44 59,2498	263
		NI	56 24,2097	38 27,7291	21 18,9838	43 66,9766	20 40,1006	178
		DNP	46 83,6458	13 95,8058	18 65,5901	389 231,4080	149 138,5300	615
		CRE	61 50,8675	34 58,2624	14 39,8873	116 140,7261	149 84,2564	374
TOTAL		227	260	178	628	376	1669	

Tableau Vb

M A L E

Actes qui suivent

		RA	PL	NI	DNP	CRE	CHF	TOTAL	
M A L E	Actes qui précèdent	RA	43 33,7611	40 31,80	23 11,4397	17 44,3638	2 3,6272	-	125
		PL	33 30,25	60 28,5	9 10,25	8 39,75	2 3,25	-	112
		NI	17 10,8035	9 10,1785	5 3,6607	8 14,1964	1 1,1607	-	40
		DNP	20 42,6741	4 40,2053	4 14,4598	126 56,0758	4 4,5848	-	158
		CRE	8 3,5111	1 3,3080	0 1,1897	0 4,6138	4 0,37772	-	13
TOTAL		121	114	41	159	13	-	448	

Tableau VIa

M A L E

Actes qui suivent

		RA	PL	NI	DNP	CRE	NA	TOTAL	
M A L E	Actes qui précèdent	RA	17 32,6675	3 5,1243	64 20,7108	40 26,6891	1 5,5513	33 67,2567	158
		PL	1 4,9621	21 0,7783	1 3,1459	1 4,0540	0 0,8432	0 10,2162	24
		NI	40 19,8486	0 3,1135	5 12,5837	29 16,2162	2 3,3729	20 40,8648	96
		DNP	35 25,6378	0 4,0216	17 16,2540	11 20,9459	4 4,3567	57 52,7837	124
		CRE	6 5,3756	0 0,8432	0 3,4081	1 4,3918	15 0,9135	4 11,0675	26
		NA	54 64,5081	0 10,1183	10 40,8972	43 52,7027	4 10,9621	201 132,8108	312
TOTAL		153	24	97	125	26	315	740	

Tableau VIb

M A L E

Actes qui suivent

		RA	PL	NI	DNP	CRE	NA	CHF	TOTAL	
M A L E	Actes qui précèdent	RA	73 75,9914	37 38,4978	62 33,8111	49 50,8841	5 18,7467	8 16,0685	-	234
		PL	33 36,0472	49 18,2618	7 16,0386	9 24,1373	2 8,8927	11 7,6223	-	111
		NI	44 32,4749	8 16,4520	3 14,4492	33 21,7453	1 8,0114	11 6,8669	-	100
		DNP	53 49,0371	8 24,8426	25 21,8183	31 32,8354	21 12,0972	13 10,3690	-	151
		CRE	11 17,8612	4 9,0486	2 7,9470	16 11,9599	21 4,4062	1 3,7768	-	55
		NA	13 15,5879	9 7,8969	2 6,9356	14 10,4377	6 3,8454	4 3,2961	-	48
TOTAL		227	115	101	152	56	48	-	699	

Tableau VIIa

F E M E L L E

	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP	TOTAL
APS	52 32,3780	120 60,6951	81 51,2560	18 16,6829	22 128,4146	4 7,5731	297
IM	27 61,0495	244 114,4419	112 96,6444	17 31,4560	141 242,1286	19 14,2793	560
RET.E	175 50,9109	43 95,4364	192 80,5946	47 26,2320	8 201,9179	2 11,9079	467
RET.S	36 16,6796	11 31,2671	38 26,4046	66 8,5942	2 66,1529	0 3,9013	153
HS	4 126,4597	126 237,0583	42 200,1921	4 65,1589	946 501,5521	38 29,5787	1160
PSDNP	1 7,5221	9 14,1008	2 11,9079	0 3,8758	51 29,8337	6 1,7594	69
TOTAL	295	553	467	152	1170	69	2706

F E M E L L E

Tableau VIIb

F E M E L L E

	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	AT.M	TOTAL
APS	17 19,5047	22 13,9319	48 41,9426	38 35,3432	2 6,0127	11 21,2646	138
IM	12 14,1339	33 10,0956	24 30,3931	12 25,6110	2 4,3570	17 15,4091	100
RET.E	63 40,1402	19 28,6716	100 86,3166	64 72,7353	11 12,3740	27 43,7619	284
RET.S	34 33,7800	10 24,1285	77 72,6397	104 61,2104	5 10,4133	9 36,8278	239
HS	2 5,6535	6 4,0382	8 12,1572	5 10,2444	15 1,7428	4 6,1636	40
AT.M	5 19,7874	5 14,1339	29 42,5504	18 35,8554	6 6,60998	77 21,5727	140
TOTAL	133	95	286	241	41	145	941

F E M E L L E

Tableau VIIIa

F E M E L L E

F E M E L L E

	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP	TOTAL
APS	69 39,9280	36 20,6856	59 36,7209	28 20,8459	43 118,9823	19 16,8371	254
IM	9 20,5928	63 10,6685	18 18,9387	7 10,7512	29 61,3648	5 8,6837	131
RET.E	109 35,9981	2 18,6496	90 33,1066	25 18,7941	3 107,2714	0 15,1799	229
RET.S	60 20,4356	1 10,5871	12 18,7941	54 10,6691	2 60,8964	1 8,6174	130
HS	0 115,5397	21 59,8579	38 106,2594	12 60,3219	592 344,2992	72 48,7215	735
PSDN	2 16,5056	6 8,5511	12 15,1799	4 8,6174	73 49,1856	8 6,9602	105
TOTAL	249	129	229	130	742	105	1584

Tableau VIIIb

F E M E L L E

F E M E L L E

	APS	IM	RET.E	RET.S	AT.M	TOTAL
APS	17 15,3195	26 26,2891	30 24,7760	14 17,0217	0 3,5934	87
IM	8 24,1239	91 41,3978	23 39,0152	6 26,8043	9 5,6586	137
RET.E	39 22,5391	11 38,6782	47 36,4521	31 25,0434	0 5,2869	128
RET.S	17 15,4956	4 26,5913	30 25,0608	37 17,2173	0 3,6347	88
AT.M	0 3,5217	7 6,0434	1 5,6956	2 3,9130	10 0,8260	20
TOTAL	81	139	131	90	19	460



## A N N E X E 7

=====

- Les dépendances entre les différents comportements des partenaires au cours de la parade sexuelle.
- Analyse des enchaînements d'actes.

Tableaux des données participant à ces deux analyses respectivement chez :

S. niloticus mâle X S. niloticus femelle (tableaux IXa et IXb)

S. niloticus mâle X S. mossambicus femelle (tableaux Xa et Xb)

S. mossambicus mâle X S. mossambicus femelle (tableaux XIa et XIb)

S. mossambicus mâle X S. niloticus femelle (tableaux XIIa et XIIb)

Dans les cellules, les chiffres se lisent comme dans le tableau Va.

Tableau IXa

F E M E L L E

	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP	TOTAL
RA	37 33,9573	21 80,0935	125 51,1509	57 15,1876	2 57,8851	0 3,7252	242
PL	13 37,1847	150 87,7057	70 56,0124	20 16,6311	12 63,3866	0 4,0793	265
NI	134 25,2575	1 59,5737	30 38,0461	14 11,2966	1 43,0550	0 2,7708	180
DNP	19 87,9804	308 207,5150	21 132,5275	1 39,3499	259 149,9751	19 9,6518	627
CRE	34 52,6198	79 124,1119	111 79,2628	14 23,5346	130 89,6980	7 5,7726	375
TOTAL	237	559	357	106	404	26	1689

Tableau IXb

M A L E

	RA	PL	NI	DNP	CRE	TOTAL
APS	23 33,5921	60 38,8729	42 26,2576	71 92,1216	50 55,1556	246
IM	12 56,3965	81 65,2623	24 44,0828	205 154,6595	91 92,5986	413
RET.E	143 52,1633	63 60,3637	87 40,7740	30 143,0506	59 85,6481	382
RET.S	48 17,6153	34 20,3846	24 13,7692	8 48,3076	15 28,9230	129
HS	2 64,3166	27 74,4275	1 50,2737	284 176,3792	157 105,6028	471
PDNP	1 4,9159	0 5,6887	1 3,8425	30 13,4812	4 8,0715	36
TOTAL	229	265	179	628	376	1677

Tableau Xa

F E M E L L E

	APS	IM	RET.E	RET.S	AT.M	TOTAL
RA	15 12,5431	2 29,7075	25 20,2451	37 14,7437	0 1,7604	79
PL	13 14,2896	21 33,8440	35 23,0640	21 16,7966	0 2,0055	90
NI	28 6,1922	0 14,6657	8 9,9944	3 7,2785	0 0,8690	39
DNP	1 21,9108	110 51,8941	14 35,3649	5 25,7548	8 3,0752	138
CRE	0 2,0640	2 4,8885	10 3,3314	1 2,4261	0 0,2896	13
TOTAL	57	135	92	67	8	359

M A L E

Tableau Xb

M A L E

	RA	PL	NI	DNP	CRE	CH.F	TOTAL
APS	8 23,5384	32 13,2637	9 3,5494	16 24,0989	1 1,6813	2 1,8681	68
IM	1 41,8846	13 23,6016	3 6,3159	100 42,8818	4 2,9917	0 3,3241	121
RET.E	67 32,1923	16 18,1401	2 4,8543	0 32,9587	3 2,2994	5 2,5548	93
RET.S	50 24,2307	10 13,6538	5 3,6538	1 24,8076	1 1,7307	3 1,9230	70
AT.M	0 4,1538	0 2,3406	0 0,6263	12 4,2527	0 0,2967	0 0,3296	12
TOTAL	126	71	19	129	9	10	364

F E M E L L E

Tableau XIa

F E M E L L E

	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP	TOTAL
RA	58 48,4911	5 33,2986	73 37,4609	63 23,3090	0 52,2372	1 5,2029	200
PL	0 7,2736	17 4,9947	1 5,6191	2 3,4963	9 7,8355	1 0,7804	30
NI	93 31,0343	3 21,3111	14 23,9750	15 14,9177	3 33,4318	0 3,3298	128
DNP	35 50,6732	63 34,7970	41 39,1467	16 24,3579	52 54,5879	2 5,4370	209
CRE	3 6,5463	12 4,4953	10 5,0572	2 3,1467	0 7,0520	0 0,7023	27
NA	44 88,9812	60 61,1030	41 68,7408	14 42,7721	187 95,8553	21 9,5473	367
TOTAL	283	160	180	112	251	25	961

M A L E

Tableau XIb

M A L E

	RA	PL	NI	DNP	CRE	NA	TOTAL
APS	3 41,9311	0 6,4509	48 27,5240	74 45,1565	4 5,8058	77 79,1315	206
IM	0 25,8507	17 3,9770	8 16,9686	33 27,8392	15 3,5793	54 48,7849	127
RET.E	116 46,4091	2 7,1398	40 30,4634	43 49,9791	7 6,4258	20 87,5824	228
RET.S	75 28,7004	1 4,4154	32 18,8392	24 30,9081	0 3,9739	9 54,1628	141
HS	1 44,5772	9 6,8580	0 29,2609	30 48,0062	0 6,1722	179 84,1252	219
PSDNP	0 7,5313	1 1,1586	0 4,9436	6 8,1106	1 1,0427	29 14,2129	37
TOTAL	195	30	128	210	27	368	958

F E M E L L E

Tableau XIla

## F E M E L L E

	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	AT.M	TOTAL
RA	23 30,3799	9 31,3195	67 63,5786	81 49,7980	5 5,0111	12 16,9125	197
PL	4 17,7344	15 18,2829	41 37,1144	23 29,0699	8 2,9252	24 9,8728	115
NI	50 14,6502	4 15,1033	22 30,6597	16 24,0143	2 2,4165	1 8,1558	95
DNP	11 19,8934	38 20,5087	46 41,6327	20 32,6089	1 3,2813	13 11,0747	129
CRE	1 7,7106	21 7,9491	14 16,1367	11 12,6391	0 1,2718	3 4,2925	50
NA	8 6,6311	13 6,8362	13 13,8775	8 10,8696	0 1,0937	1 3,6915	43
TOTAL	97	100	203	159	16	54	629

M A L E

Tableau XIb

## M A L E

	RA	PL	NI	DNP	CRE	NA	CHF	TOTAL
APS	5 33,9872	13 16,4076	24 10,8407	32 16,5541	6 6,5923	12 6,1528	0 1, 49	92
IM	2 28,4458	18 13,7324	8 9,0732	25 13,8550	18 5,5175	6 5,1496	0 1,2261	77
RET.E	116 75,7324	20 36,5605	23 24,1560	22 36,8869	8 14,6894	14 13,7901	2 3,2643	205
RET.S	103 66,8662	30 32,2802	11 21,3280	18 32,5684	9 12,9697	7 12,1050	3 2,8821	181
HS	2 4,8025	0 2,3184	5 1,5318	4 2,3291	0 0,9315	2 0,8694	0 0,2070	13
AT.M	4 22,1656	31 10,7006	3 7,0700	12 10,7961	4 4,2993	1 4,0127	5 0,9554	60
TOTAL	232	112	74	113	45	42	10	628

F E M E L L E



## A N N E X E 8

---

Analyse de la source de dépendance des comportements sexuels respectivement chez :

- S. niloticus mâle X S. niloticus femelle (tableau XIII)
- S. niloticus mâle X S. mossambicus femelle (tableau XIV)
- S. mossambicus mâle X S. mossambicus femelle (tableau XV)
- S. mossambicus mâle X S. niloticus femelle (tableau XVI)

Chaque tableau fournit des valeurs de Y pour lesquelles l'observation d'un comportement chez un partenaire favorise ( $Y > 0$  et grand) ou défavorise ( $Y < 0$  et grand) celui de son conjoint.

Tableau XIII : Analyse pour les couples conspécifiques de *S. niloticus* de la source de la dépendance des comportements sexuels.

Le tableau fournit des valeurs de Y pour lesquelles l'observation d'un comportement chez un partenaire favorise ( $Y > 0$  et grand) ou défavorise ( $Y < 0$  et grand) celui de son conjoint.

		Actes qui suivent										
		RA	PL	NI	DNP	CRE	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP
Actes qui précèdent	RA						0,5221	-6,6030	10,3258	10,7291	-7,3453	-1,9301
	PL						-3,9660	6,6517	1,8689	0,8260	-6,4543	-2,0197
	NI						21,6377	-7,5888	-1,3044	0,8043	-6,4092	-1,6645
	DNP						-7,5674	6,9755	-9,6879	-6,1135	8,9026	3,0090
	CRE						-2,5668	-4,0493	3,5648	-1,9654	4,2463	0,5108
	APS	-1,8275	3,3562	3,1242	-2,2006	-0,6942						
	IM	-5,9118	1,9480	-3,0247	4,0479	-0,1661						
	RET.E	12,5770	0,3393	7,2393	-9,4521	-2,8794						
	RET.S	7,2396	3,0156	2,7571	-5,7994	-2,5888						
	HS	-7,7704	-5,4975	-6,9494	8,1035	5,0015						
	PSDNP	-1,7662	-2,3851	-1,4501	4,4990	-1,4331						

Tableau XIV : Analyse pour les couples hétérospécifiques (*S. niloticus* mâle X *S. mossambicus* femelle)  
de la source de la dépendance des comportements sexuels.

Le tableau fournit des valeurs de Y dans ce contexte.

Actes qui suivent

	RA	PL	NI	DNP	CRE	CH.F	APS	IM	RET.E	RET.S	AT.M	
Actes qui précèdent	RA						0,6937	-5,0835	1,0567	5,7963	-1,3268	
	PL						-0,3411	-2,2078	2,4853	1,0256	-1,4161	
	NI						8,7637	-3,8295	-0,6308	-1,5859	-0,9322	
	DNP						-4,4672	8,0661	-3,5926	-4,0896	2,8083	
	CRE						-1,4366	-1,3064	3,6536	-0,9155	-0,5382	
	APS	-3,2027	5,1446	2,8932	-1,6498	-0,5254	0,0965					
	IM	-6,3173	-2,1822	-1,3194	8,7224	0,5829	-1,8232					
	RET.E	6,1348	-0,5024	-1,2955	-5,7409	0,4620	1,5297					
	RET.S	5,2351	-0,9888	0,7042	-4,7799	-0,5554	0,7766					
	AT.M	-2,038	-1,5299	-0,7914	3,7568	-0,5447	-0,5741					

Tableau XV : Analyse pour les couples conspécifiques de S. mossambicus de la source de la dépendance des comportements sexuels.

(cfr. tableau XIII).

Actes qui suivent

	RA	PL	NI	DNP	CRE	NA	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	PSDNP
Actes qui précèdent	RA						1,3655	-4,9040	5,8065	8,2211	-7,2275	-1,8426
	PL						-2,6969	5,3717	-1,9486	-0,8002	0,4160	0,2485
	NI						11,1233	-3,9666	-2,0372	0,0213	-5,2631	-1,8247
	DNP						-2,2017	4,7810	0,2962	-1,6934	-0,3502	-1,4740
	CRE						-1,3860	3,5396	2,1979	-0,6464	-2,6555	-0,3380
	NA						-4,7685	-0,1411	-3,3458	-4,3994	9,3095	3,7066
APS	-6,0121	-2,5398	3,9029	4,2923	-0,7494	-0,2396						
IM	-5,0843	6,5304	-2,1772	0,9781	6,0366	0,7466						
RET.E	10,2153	-1,9235	1,7278	-0,9872	0,2265	-7,2214						
RET.S	8,6424	-1,6254	3,0321	-1,2425	-1,9934	-6,1366						
HS	-6,5268	0,8179	-5,4093	-2,5988	-2,4843	10,3440						
PSDNP	-2,7443	-0,1473	-2,2234	-0,7411	-0,0412	3,9223						

Tableau XVI : Analyse pour les couples hétérosécifiques (*S. mossambicus* mâle X *S. niloticus* femelle) de la source de la dépendance des comportements sexuels. Le tableau fournit les valeurs de Y dans ce contexte

		Actes qui suivent												
		RA	PL	NI	DNP	CRE	NA	CHF	APS	IM	RET.E	RET.S	HS	AT.M
Actes qui précèdent	RA								-1,3389	-3,9882	0,4290	4,4216	-0,0049	-1,1945
	PL								-3,2613	-0,7677	0,6378	-1,1258	2,9671	-4,4961
	NI								9,2357	-2,8570	-1,5639	-1,6354	-0,2679	-2,5057
	DNP								-1,9939	3,8624	0,6768	-2,2080	-1,2594	0,5785
	CRE								-2,4166	4,6289	-0,5319	-0,4610	-1,1277	-0,6238
	NA								0,5315	2,3574	-0,2355	-0,8703	-1,0458	-1,4008
	CHF													
	APS	-4,9722	-0,8412	3,9967	3,7963	-0,2306	2,3573	-1,2103						
	IM	-4,9585	1,1516	-0,3562	2,9941	5,3141	0,3747	-1,1073						
	RET.E	4,6271	-2,7388	-0,2352	-2,4511	-1,7453	0,0782	-0,6997						
	RET.S	4,4189	-0,4013	-2,2363	-2,5528	-1,1022	-1,4672	0,0694						
	HS	-1,2788	-1,5226	2,8023	1,0925	-0,9651	1,2125	-0,4559						
	AT.M	-3,8584	6,2056	-1,5307	0,3664	-0,2993	-1,5040	4,1381						