

SYNTHESE / SYNTHESIS

Les stratégies de reproduction chez les poissons labridés méditerranéens¹

par

Marc Y. YLIEFF²

SUMMARY : Reproductive strategies in Mediterranean labrid fishes

In contrast to tropical environments, Mediterranean fish assemblages have been exposed to greater seasonal fluctuations of climatic factors (water temperature, photoperiod), which have impacted more or less significantly on the biology of fish. The labrid fishes (wrasses) are good examples of how climatic changes influence behavioural strategies. The European wrasses differ mainly from the tropical ones by their particular reproductive behavioural patterns. In these wrasses, the variety of the reproductive strategies (hermaphroditism or gonochorism, spawning seasonality in open water or on substrates, degrees of parental care, etc.) make it possible to study the evolution of these strategies.

If in tropics, most of wrasses exhibit planktonic spawning, the Mediterranean ones adapted their behaviour, developing modes of reproduction unusual in the tropics : short periods of reproduction, spawning eggs on substrates or in elaborated nests, parental care. This evolution is dictated, in particular, by the pressure of climatic factors, such as water temperature, on the presence or the absence of parental care.

Of the 21 Mediterranean species, almost all the species studied lay their eggs on substrates or in a nest built by the large territorial male. Only *Coris julis*, *Thalassoma pavo* and *Xyrichthys novacula* (protogynous hermaphroditism fish species) spawn in open water (planktonic spawning) as tropical species do. Moreover, the majority of *Symphodus* males have complex social structures where nesting territorial males, satellite and sneaker males can be recognized. These sneakers adopt reproductive behavioural patterns known as alternative reproductive behaviour. They can either steal the spawn (streaking) or steal the female (sneaking). Finally, the majority of these *Symphodus* give parental care throughout each nesting cycle (2 to 5 nests are elaborated during the reproductive season in spring), which always comprises three phases : nest building phase (construction with alive algae of a substrate for spawning or a true nest in form of cup), sexual activity phase (the very moment the females come to spawn in the nest), and fanning phase (oxygenation of eggs, by the beat of the pectoral fins, until hatching).

¹ Texte d'un exposé présenté le 28 octobre 1999 au séminaire d'Éthosociologie animale de l'Université de Liège (Prof. J.C. RUWET). Manuscrit reçu le 4 janvier 2000 ; accepté le 25 septembre 2000.

² Collaborateur scientifique - F.N.R.S. (Fonds National Belge de la Recherche Scientifique, convention F.R.F.C. n° 2.4601.00) à l'Université de Liège, Service d'Éthologie et de Psychologie animale (Prof. J.C. RUWET), Laboratoire d'Éthologie des Poissons et des Amphibiens (Dr P. PONCIN) et Aquarium universitaire « Dubuisson », Laboratoire d'Eco-Éthologie des Vertébrés aquatiques (Prof. J. VOSS) : Université de Liège, Institut de Zoologie - 22, quai Van Beneden, B-4020 Liège, Belgique.

E-mail : Marc.YLIEFF@ulg.ac.be

The diversity of the biological and behavioural adaptations developed by numerous tropical and temperate species of labrid fishes allow us to consider the family as an ideal group to investigate various problems in behavioural ecology.

Keywords : Mediterranean wrasses, behavioural ecology, reproductive strategies, alternative reproductive behaviour, mating systems, parental care.

Mots clés : Labridés méditerranéens, écologie comportementale, stratégies de reproduction, comportements reproducteurs alternatifs, systèmes d'appariements, soins parentaux.

Introduction

Comme les autres membres du règne animal, les poissons développent des stratégies comportementales qui leur permettent de satisfaire leurs besoins essentiels (nutrition, défense, reproduction). L'ichtyo-éthologiste tente de préciser quelles stratégies comportementales telle ou telle espèce (ou telle ou telle catégorie sociale d'une espèce) a développées pour répondre avec plus ou moins de succès aux modifications de l'environnement.

L'étude des stratégies de reproduction suppose que l'on s'interroge sur le rôle et l'influence des comportements reproducteurs dans l'économie et le succès des groupes et des populations animales. Ainsi, parallèlement à la recherche des facteurs de causalité ou de la « Question du comment » (*proximate causes*) qui font que l'animal se comporte de telle manière à tel moment, on recherchera l'évolution, la valeur adaptative et la signification biologique ou la « Question du pourquoi » (*ultimate causes*) des comportements reproducteurs. On parlera alors volontiers d'écologie comportementale (KREBS et DAVIES, 1987 ; ALCOCK, 1993). Les buts poursuivis par cette approche particulière et située à un second niveau d'analyse sont une meilleure connaissance des voies et des modalités spécifiques de réponse d'un animal pour se reproduire. La variété des réponses comportementales face aux sollicitations de l'environnement sont bien entendu fonction des potentialités morphologiques, physiologiques et biochimiques de l'animal.

Une meilleure compréhension des mécanismes qui sous-tendent les adaptations comportementales au niveau de la reproduction chez les poissons implique que les recherches soient menées pour une large part en milieu naturel, afin d'éviter les artefacts liés aux manipulations et aux conditions plus ou moins artificielles des observations réalisées en captivité (aquariums). Grâce aux techniques modernes d'incursion sous-marine, il devient possible de séjourner suffisamment longtemps sous la surface pour approcher et observer les animaux étudiés sans les déranger, et pour programmer des interventions expérimentales, dictées par la situation.

Peu farouches, permettant une « observation rapprochée » en milieu naturel, les labridés constituent un sujet idéal pour la recherche scientifique. Spécialiste des labridés tropicaux, mais ayant étudié les labridés méditerranéens, R.R. WARNER illustre de façon fort imagée la situation lorsqu'il écrit que

« Réaliser un travail de recherche sur les labridés est comparable à l'étude d'oiseaux au plumage brillamment coloré, mais dans ce cas, les oiseaux ne se cacheraient pas et l'observateur pourrait voler » (MICHEL *et al.*, 1987, préface).

Famille de poissons bien représentée dans les eaux marines tropicales (plus de 500 espèces), il est particulièrement intéressant de comparer les stratégies comportementales des labridés tropicaux avec celles des labridés des eaux tempérées (24 espèces). En effet, les conditions environnementales plus ou moins stables des zones coralliennes (température de l'eau variant peu au cours de l'année, ressources alimentaires constantes, substrats très variés des récifs coralliens) offrent des conditions idéales, pour la reproduction par exemple, presque tout au long de l'année. La plupart des espèces de labridés tropicaux sont donc actives la majeure partie de l'année. Par contre, les conditions environnementales fluctuantes et variant suivant les saisons dans les zones tempérées ont contraint les labridés européens à adapter leur répertoire comportemental, notamment en adoptant d'autres modes et stratégies de reproduction, rares en milieu tropical : périodes de reproduction courtes, pontes démersales (sur substrat), construction de nids, soins parentaux.

Ainsi, depuis près de vingt-cinq ans, bon nombre de travaux sur les labridés européens et plus particulièrement méditerranéens ont été consacrés à des recherches portant sur des thèmes comportementaux très variés : structures sociales, modes et stratégies de reproduction, relations entre écologie et éthologie (LEJEUNE, 1985 ; MICHEL *et al.*, 1987) ; systèmes d'appariement et succès reproducteurs (WERNERUS *et al.*, 1987 ; VAN DEN BERGHE *et al.*, 1989 ; WERNERUS, 1989 ; WERNERUS *et al.*, 1989) ; moyens de communication intraspécifiques, essentiellement optiques chez ces poissons (MICHEL *et al.*, 1984 ; MICHEL *et al.*, 1987 ; MICHEL et VOSS, 1988 a et b ; MICHEL, 2000) ; ou encore rôle de la nidification, défense du nid (YLIEFF *et al.*, 1997a ; YLIEFF *et al.*, 1998a) et signification du comportement parental des mâles territoriaux nidificateurs (VAN DEN BERGHE, 1990, 1992). Ces travaux ont été réalisés entièrement en plongée sous-marine et, pour la plupart, à partir de la Station de Recherches Sous-marines et Océanographiques de l'Université de Liège (STARESO) basée en Haute-Corse, à proximité de la ville de Calvi (Corse, France).

Cette station, qui jouit d'une situation idéale, est implantée au bord de la mer sur la face est de la pointe de la Revellata. La côte est formée de parois rocheuses granitiques qui s'enfoncent dans des eaux particulièrement propres et limpides jusqu'à des profondeurs moyennes de 8 m en face de la Station et de 30 m à l'extrémité de la pointe. Ces tombants et éboulis rocheux sont recouverts de végétation algale où prédomine le genre *Cystoseira*. Au-delà, l'herbier de posidonies (*Posidonia oceanica*) s'installe et s'étend en devenant de moins en moins dense jusqu'à l'isobathe de 38 m, faisant place alors à un fond de type sableux graveleux. Cette diversité de milieux est à la base de la spécialisation des différentes espèces de poissons et, notamment, des labridés.

Des études pionnières (FIEDLER, 1964 ; QUIGNARD, 1966) ont apporté une connaissance descriptive de la biologie et des comportements des labridés européens. Les approches plus éthologiques menées par la suite ont permis, au

Tableau 1. Caractéristiques générales des labridés européens : 21 espèces sur 24 sont décrites ici car 3 espèces (*Diastodon* sp., *Pseudolepidaplois* sp. et *Centrolabrus trutta*) se rencontrent presque exclusivement sur les côtes de Madère. Toute les espèces européennes font partie de la sous-famille des Labrinés à l'exception de *Coris julis*, *Thalassoma pavo* et *Xyrichthys novacula* qui appartiennent aux Corinés (tableau adapté, d'après MICHEL *et al.*, 1987).

General characteristics of European labrid fishes : 21 species out of 24 are described here because 3 species (Diastodon sp., Pseudolepidaplois sp. and Centrolabrus trutta) are observed almost exclusively on the coasts of Madeira. All the European species belong to the Labrinae subfamily, except Coris julis, Thalassoma pavo and Xyrichthys novacula that belong to the Corinae subfamily (table adapted, after MICHEL et al., 1987).

	Espèce	Nom commun français	Taille maximale	Distribution géographique	Habitat
1	<i>Symphodus rostratus</i>	Sublet groin	13 cm	Méditerranée (MED), sp. endémique	herbiers-roches
2	<i>S. roissali</i>	Crénilabre à cinq taches	18 cm	MED, sp. endémique	roches (-1 à -6 m)
3	<i>S. ocellatus</i>	Crénilabre ocellé	12 cm	MED, sp. endémique	roches (herbiers)
4	<i>S. tinca</i>	Crénilabre tanche	35 cm	MED, Atlantique (ATL)	roches (herbiers)
5	<i>S. mediterraneus</i>	Crénilabre méditerranéen	16 cm	MED, ATL ibérique	roches-herbiers
6	<i>S. cinereus</i>	Crénilabre cendré	15 cm	MED, ATL ibérique	sable (herbiers)
7	<i>S. doderleini</i>	Crénilabre de Doderlein	10 cm	MED (faible densité)	herbiers (sable)
8	<i>S. melops</i>	Crénilabre melops	25 cm	ATL, MED (faible densité?)	roches-herbiers
9	<i>S. bailloni</i>	Crénilabre de Baillon	20 cm	ATL, MED espagnole	herbiers
10	<i>S. melanocercus</i>	Crénilabre à queue noire	14 cm	MED, sp. endémique	roches-herbiers
11	<i>Labrus merula</i>	Labre merle	45 cm	MED, ATL ibérique	roches-herbiers
12	<i>L. viridis</i>	Labre vert	47 cm	MED, ATL (faible densité)	roches (herbiers)
13	<i>L. bergylta</i>	Vieille commune	60 cm	ATL, MED	roches-herbiers
14	<i>L. bimaculatus</i>	Vieille coquette	40 cm	ATL nord et subtropical, MED	roches-herbiers
15	<i>Coris julis</i>	Girelle commune	25 cm	MED, ATL (faible densité?)	roches (sable à -100 m)
16	<i>Thalassoma pavo</i>	Girelle paon	20 cm	MED, ATL oriental	roches-herbiers
17	<i>Xyrichthys novacula</i>	Rason	30 cm	MED, ATL oriental	sable (herbiers)
18	<i>Ctenolabrus rupestris</i>	Cténolabre	18 cm	ATL, MED (faible densité)	roches (herbiers)
19	<i>Centrolabrus exoletus</i>	Centrolabre	15 cm	ATL nord (sp. endémique)	roches-herbiers
20	<i>Lappanella fasciata</i>	Lappanelle	14 cm	MED, ATL	roches à plus de 100 m
21	<i>Acantholabrus palloni</i>	Acantholabre	25 cm	ATL, MED (faible densité)	roches, vase à -150 m

travers du « modèle labridé », d'explorer — souvent en recourant à l'expérimentation en plongée — des questions fondamentales sur le comportement animal : stratégies de reproduction alternatives, stratégies d'appariement, soins parentaux, etc. Avant d'aborder certains de ces travaux, voyons quelques aspects de la biologie de cette famille de poissons.

Les labridés européens : aspects biologiques

Caractéristiques générales

Les labridés sont des poissons téléostéens qui forment une famille comportant plus de 500 espèces (60 genres minimum) présentes dans la majorité des mers du monde. Ils constituent, en nombre d'espèces, la deuxième famille de poissons marins après les gobiidés et la troisième au sein de l'ordre des Perciformes, après les gobiidés et les cichlidés. Dans l'ordre des Perciformes, les poissons labridés forment avec les cichlidés (plus de 1300 espèces), les pomacentridés (demoiselles, plus de 315 espèces), les scaridés (poissons-perroquets, 53 espèces), les embiotocidés (24 espèces) et les odacidés (12 espèces), le sous-ordre des labroïdes (NELSON, 1994 ; MICHEL, 2000).

Poissons au corps généralement élancé et comprimé latéralement, les labridés ont également la particularité d'avoir des mâchoires pharyngiennes libres, spécialisées dans la prise et le traitement de la nourriture (MICHEL, 2000). Ils ont un impact important dans tous les milieux qu'ils occupent. Localisées le long des côtes maritimes, la majorité des espèces sont benthiques et se rencontrent au-dessus de -50 m de profondeur, un grand nombre vivant par ailleurs dans des zones proches de la surface.

Si beaucoup de ces espèces (très colorées) vivent sous les tropiques parmi les récifs coralliens, 24 espèces réparties en 11 genres se rencontrent le long des côtes européennes. Les labridés européens sont en général de taille moyenne (de 15 à 50 cm à l'état adulte) et ont une longévité assez faible (moyenne de 3 à 5 ans en milieu naturel). De nombreuses espèces sont plus petites encore ; par exemple, les espèces du genre *Symphodus* (principales espèces en Méditerranée) ne dépassent généralement pas 15 cm, pour un âge maximal de 8 ans ; *Symphodus tinca* serait l'exception en atteignant l'âge de 15 ans et la taille de 35 cm (MICHEL *et al.*, 1987).

En Méditerranée, l'habitat des labridés est majoritairement constitué par les milieux rocheux (falaises, éboulis, anfractuosités). Certaines espèces vivent cependant dans des zones à végétation abondante (herbier de posidonies, prairies à laminaires, zostères). D'autres, rares, sont localisées dans les zones sableuses nues (**tableau I**).

Essentiellement carnivores, contrairement aux scaridés (herbivores), les labridés sont principalement planctophages. Néanmoins, un bon nombre d'espèces se nourrissent de petits mollusques, crustacés, vers, œufs, voire d'oursins. D'autres encore, de plus grande taille, ont développé un comportement prédateur et sont ichthyophages.

La prédation sur les labridés est variable mais concerne surtout les espèces de petite taille, proies notamment de certains grands labridés. Cependant, en milieu méditerranéen, contrairement au milieu corallien, la prédation est faible car la plupart des labridés sont assez mimétiques par rapport à leur environnement qui par ailleurs comporte de nombreuses caches possibles (anfractuosités, herbiers).

Les labridés ne sont pas des poissons réellement grégaires. Cependant, en dehors des périodes de reproduction, lorsqu'ils recherchent leur nourriture, les individus jeunes et les espèces de petite taille s'associent souvent en petits bancs peu structurés pour se déplacer de manière erratique. Ainsi, des individus territoriaux et agressifs l'un envers l'autre durant les phases de la reproduction (*Symphodus ocellatus*, *S. tinca*) peuvent déambuler de concert lors des comportements alimentaires (BUDAEV, 1997 ; BUDAEV et BUDAEV, 1998).

Rappel concernant la reproduction des poissons ovipares

Deux variables importantes relatives à la reproduction permettent de classer les différentes espèces de poissons ovipares et globalement de constituer, chez les labridés, deux groupes : celui des labridés tropicaux et celui des labridés européens.

1. Types de pontes

La première de ces variables concerne le type de pontes, qui peut être démersale (sur substrat) ou planctonique (en pleine eau). Ces deux grands systèmes de reproduction sont présents chez les labridés européens. En effet, si les pontes de type démersal (chez les *Symphodus* et les *Labrus*) prédominent tout autour de l'Europe, au nord comme au sud, *Coris julis*, *Thalassoma pavo* et *Xyrichthys novacula* sont des labridés pondant des œufs planctoniques, système très majoritairement représenté chez les labridés dans le reste du monde. Ces trois espèces représentent donc (suivant les connaissances actuelles des très nombreux labridés tropicaux) l'unique point de contact véritable entre les deux systèmes de pontes. La Méditerranée et l'Atlantique oriental sont ainsi les seules zones géographiques où coexistent les deux types de pontes.

Cette coexistence des deux systèmes en Méditerranée et le long des côtes européennes de l'Atlantique oriental permet de comparer, chez des labridés vivant dans des environnements similaires, l'évolution des stratégies de reproduction des espèces à pontes démersales ou planctoniques. Ainsi, on pouvait s'attendre à ce que les comportements reproducteurs et sociaux soient corrélés à tel ou tel type de ponte. LEJEUNE (1985) l'a mis en évidence chez les labridés des genres *Symphodus* et *Coris*, MICHEL *et al.* (1987) chez les espèces du genre *Labrus*, et WERNERUS (1989) chez *Thalassoma pavo*.

Chez les espèces à pontes démersales, le mâle féconde les œufs après que la femelle ait pondu dans le nid ou sur le substrat. Ici, le mâle parade peu et les femelles réalisent des manœuvres d'approche (**fig. 1**). Il prodigue à la ponte des soins parentaux plus ou moins évolués (ventilation, défense du nid). Dans ce cas, le faible taux de progéniture est compensé par le fait que sa probabilité de survie est augmentée par les soins parentaux (stratégie démographique tendant vers le type K). Pour ces espèces, la reproduction dure généralement toute la journée.

Par contre, chez les espèces à pontes planctoniques (œufs flottants et abandonnés dans le milieu ambiant), les parades des mâles sont importantes (**fig. 2**) : la ponte par la femelle et la fécondation par le mâle sont simultanées, au cours d'une rapide montée à la verticale dans la colonne d'eau. Les œufs fécondés sont dans ce cas beaucoup plus nombreux que chez les pondeurs d'œufs démersaux. Cependant, les risques de mortalité sont également beaucoup plus importants, vu l'absence totale de soins parentaux (stratégie de type r). Ici, les activités sexuelles sont plutôt limitées à une brève partie de la journée, par exemple durant la tombée de la nuit, période où les risques de prédation sont moindres.

2. Inversions sexuelles et gonochorisme

La deuxième variable et point de comparaison pour les labridés concerne l'éventuel changement de sexe au cours de la vie de l'animal.

Ainsi, on distingue chez les poissons ovipares :

- l'**hermaphrodisme synchrone**, où les deux sexes sont fonctionnels simultanément chez le même individu ; la fécondation est ici le plus souvent croisée (deux individus se fécondent mutuellement) même si l'auto-fécondation est possible (cas exceptionnel). *Serranus scriba* (serran écriture), poisson serranidé méditerranéen partageant le même habitat que la plupart des labridés méridionaux, est un bel exemple d'hermaphrodisme synchrone (HAVELANGE et VOSS, 1993). Ce système est inconnu chez les labridés ;
- l'**hermaphrodisme séquentiel protandre**, où les tissus mâles sont fonctionnels au cours de la vie du poisson avant les tissus femelles. Cette catégorie d'hermaphrodisme est la plus répandue chez les poissons téléostéens et notamment chez la plupart des sparidés méditerranéens : daurades, sars ou encore les saupes (SELLAMI et BRUSLÉ, 1975). Pourtant, aucun cas de ce type n'est répertorié chez les labridés étudiés et connus ;
- l'**hermaphrodisme séquentiel protogyne**, où les tissus femelles sont fonctionnels durant la première partie de la vie de l'individu puis cessent leur activité ; les tissus mâles deviennent alors fonctionnels. Remarquons que chez les espèces où tous les mâles sont issus de l'inversion sexuelle des femelles (mâles secondaires), la protogynie est dite stricte et on parle

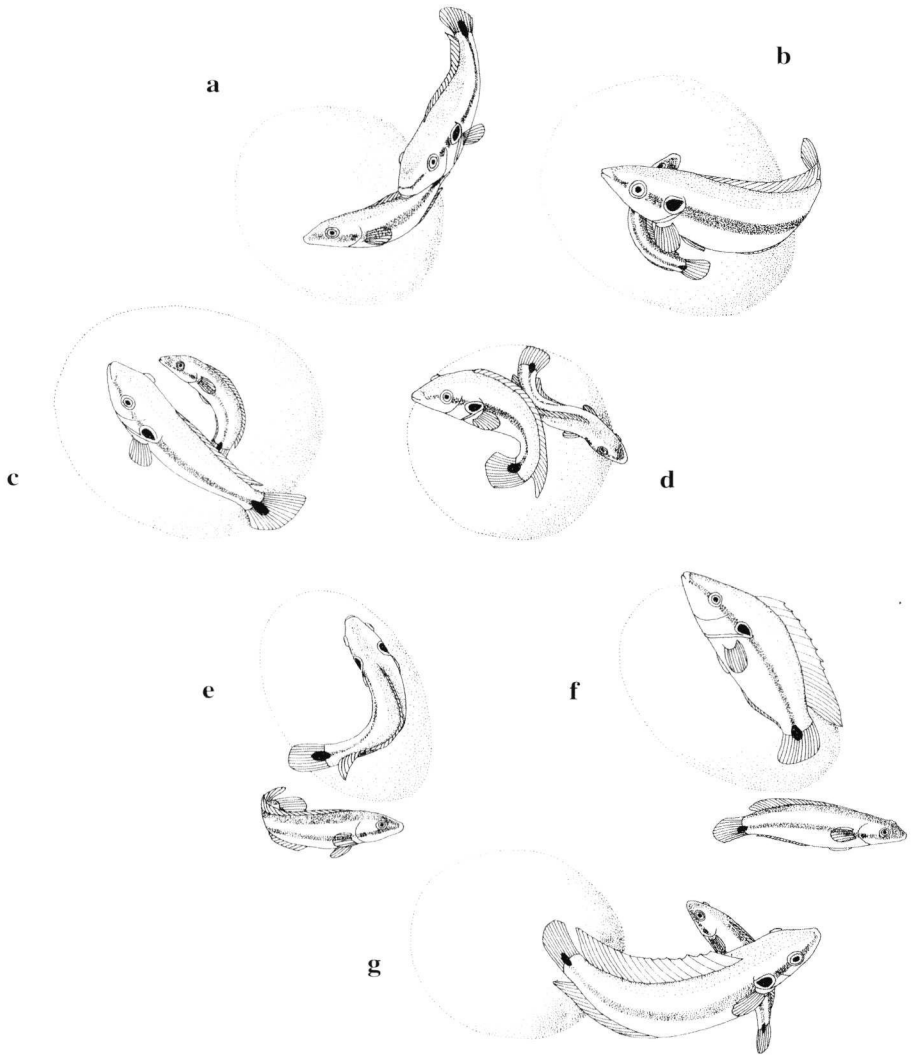


Fig. 1. Séquence comportementale illustrant la parade sexuelle typique (quelques secondes) d'un couple de *Symphodus ocellatus* au-dessus du nid : **a.** Le grand mâle guide la femelle dans le nid ; **b.** celle-ci fouille le nid de sa bouche ; **c.** elle pond ensuite ses œufs au centre du nid ; **d.** dans la seconde, le mâle recouvre les œufs de son sperme ; **e.** la femelle quitte le nid ; **f.** le mâle entame une nouvelle manœuvre d'approche auprès de la femelle ; **g.** celle-ci va pondre à nouveau dans le nid (jusqu'à 3 fois de suite) ou s'éloigne vers des territoires voisins (dessiné par A.M. MASSIN d'après diapositives réalisées par M. BOCKIAU à partir de séquences vidéo de D. BAY).

*Behavioural sequence illustrating the typical sexual courtship (a few seconds) above the nest in a pair of *Symphodus ocellatus*. a. The large male guides the female into the nest ; b. she forages the nest with her mouth ; c. then she spawns her eggs in the centre of the nest ; d. in a second, the male covers the eggs with his sperm ; e. the female leaves the nest ; f. the male initiates a new approach near the female ; g. this one will spawn again in the nest (up to 3 times in succession) or will move away towards nearby territories (drawn by A.M. MASSIN after slides selected by M. BOCKIAU from D. BAY's video sequences).*

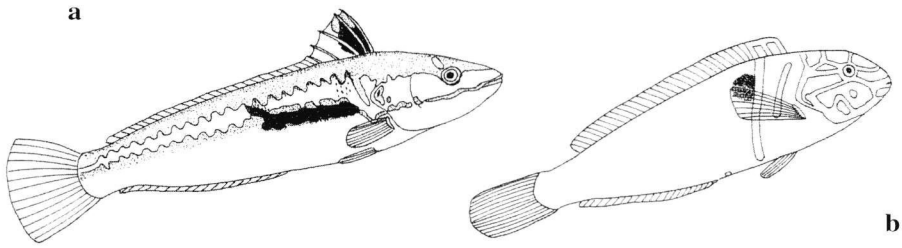


Fig. 2. Parades sexuelles chez les espèces à pontes planctoniques (œufs flottants et abandonnés dans le milieu ambiant après expulsion). Les parades des mâles terminaux issus de l'inversion sexuelle (hermaphroditisme protogyne) sont élaborées et très voyantes. **a.** *Coris julis* : mâle terminal (girelle royale) en parade sexuelle. Sa nageoire dorsale est hérissée ; **b.** *Thalassoma pavo* : mâle terminal en parade sexuelle. En période de reproduction, celui-ci entame des bonds vers le haut ou des *loopings* lors de la rencontre d'une femelle (dessiné par A.M. MASSIN d'après diapositives Aquarium ULg).

Sexual courtship in species with planktonic spawning (eggs floating and released in water by expulsion). The courtship of the large males, resulting from the sexual inversion (protogynous hermaphroditism fish) are elaborate and very conspicuous. a. Coris julis : male (rainbow wrasse) in sexual courtship. Its dorsal fin is erected ; b. Thalassoma pavo : male in sexual courtship. During the reproductive season, this one starts jumping or looping to the surface when it meets a female (drawn by A.M. MASSIN after slides from ULg Aquarium).

de monoandrie. Ici, il y a un seul type de mâles et ils sont tous passés par « l'état femelle ». Par contre, si certains mâles sont nés comme tels (mâles primaires), on parle alors de diandrie. Lorsque les mâles secondaires diffèrent par leur livrée (livrée très colorée, dite terminale) et surtout leur grande taille par rapport aux individus initiaux (mâles primaires et femelles), on est dans une situation d'hermaphroditisme séquentiel protogyne non strict. La girelle (*Coris julis*) est un des premiers cas connus d'hermaphroditisme séquentiel protogyne non strict chez les labridés européens (LEJEUNE, 1985) ;

- le **gonochorisme**, où il n'y a pas de changement de sexe au cours de l'ontogénèse. Comme les sexes dans ce cas sont toujours nettement séparés, il n'y a que des mâles primaires (gonochorisme vrai). On se trouve donc dans un système monoandrique, système au sein duquel les relations sociales sont souvent plus organisées que chez les espèces diandriques. Si ce système n'est pas répertorié chez les labridés tropicaux, il regroupe cependant les espèces méditerranéennes du genre *Symphodus* (pour *S. ocellatus*, voir BENTIVEGNA et BENEDETTO, 1989), à l'exception de *S. melanocercus*. Ce *Symphodus* déparasite avec sa bouche d'autres poissons et notamment les labridés, comme *Symphodus tinca* (**fig. 3**). Ce poisson, le plus actif des poissons-nettoyeurs labridés européens, sans être le seul (GALEOTE et OTERO, 1998), est en effet hermaphrodite protogyne et il ne construit jamais de nid (LEJEUNE et VOSS, 1980).

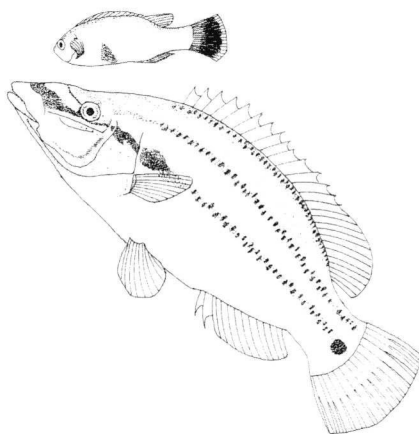


Fig. 3. Le *Symphodus melanocercus* passe sa journée à déparasiter avec la bouche d'autres poissons comme ici, par exemple, le labridé *Symphodus tinca*. Ce poisson-nettoyeur, le seul *Symphodus* hermaphrodite protogyne, ne construit jamais de nid. L'attitude « tête vers le haut » du poisson nettoyé est typique chez les *tinca* mais d'autres espèces peuvent adopter une position « tête vers le bas » (dessiné par A.M. MASSIN d'après diapositive Aquarium ULg).

Symphodus melanocercus spends the day cleaning other fish with the mouth, such as wrasses Symphodus tinca. This cleaner-fish, the only protogynous hermaphroditic Symphodus fish, never builds nest. The head-up attitude of cleaned fish is typical in the tinca species, but other fish may adopt a head-downward position (drawn by A.M. MASSIN after slide from ULg Aquarium).

Si les particularités comportementales au niveau de la reproduction sont fonction des deux variables biologiques définies ci-dessus, l'inverse peut être vrai aussi. On peut en effet parfois observer des « pressions comportementales » sur des paramètres physiologiques. Ainsi, les individus mâles plus âgés issus de l'inversion sexuelle (hermaphroditisme protogyne) sont de plus grande taille et seraient avantagés durant les comportements reproducteurs. En effet, les grands mâles monopolisent la reproduction et augmentent alors l'intensité de la sélection sexuelle (WARNER *et al.*, 1975). Partant de l'hypothèse de l'avantage de la taille (*size-advantage hypothesis*), l'hermaphroditisme serait donc une adaptation biologique chez ces espèces.

Suivant une même logique, l'absence, chez une espèce, de changement de sexe successif (gonochorisme) pourrait être alors indirectement reliée aux soins parentaux prodigués généralement par le mâle nidificateur. Ainsi, on a pu constater que chez les *Symphodus* qui construisent des nids, les soins parentaux prodigués entraînent une réduction de l'intensité de la sélection sexuelle entre grands et petits mâles. Des individus nés mâles, et donc de taille plus proche de celle des femelles, auraient aussi un certain succès reproducteur. Ce fait est partiellement confirmé chez trois espèces gonochoriques (*Symphodus ocellatus*, *S. roissali* et *S. tinca*) par l'étude de WARNER et LEJEUNE (1985). Ces mêmes auteurs ainsi que WERNERUS (1989) démontrent que chez *Symphodus melanocercus*, les grands mâles ont réellement plus de succès que les petits mâles. Or, ce poisson est le seul *Symphodus* hermaphrodite protogyne diandrique : il est non nidificateur et ne prodigue pas de soins parentaux.

Patrons de coloration des labridés

Comme nous le rappelions (YLIEFF *et al.*, 1997a), chaque type social a en général une livrée spécifique, les patrons de coloration variant suivant le sexe ou le type de mâle (dichromatisme), l'âge et la saison (dichromatisme non permanent). Les livrées arborées peuvent également dépendre des motivations de l'individu (livrées caractéristiques de l'activité comportementale, du stress, etc.). Par ailleurs, on a relevé chez des *Symphodus* méditerranéens (*S. ocellatus* et *S. cinereus*) une certaine propension au polymorphisme : 5 % des *ocellatus* présentent une livrée uniforme rouge ou orange et 3 % des *cinereus* sont vert pomme (MICHEL *et al.*, 1982).

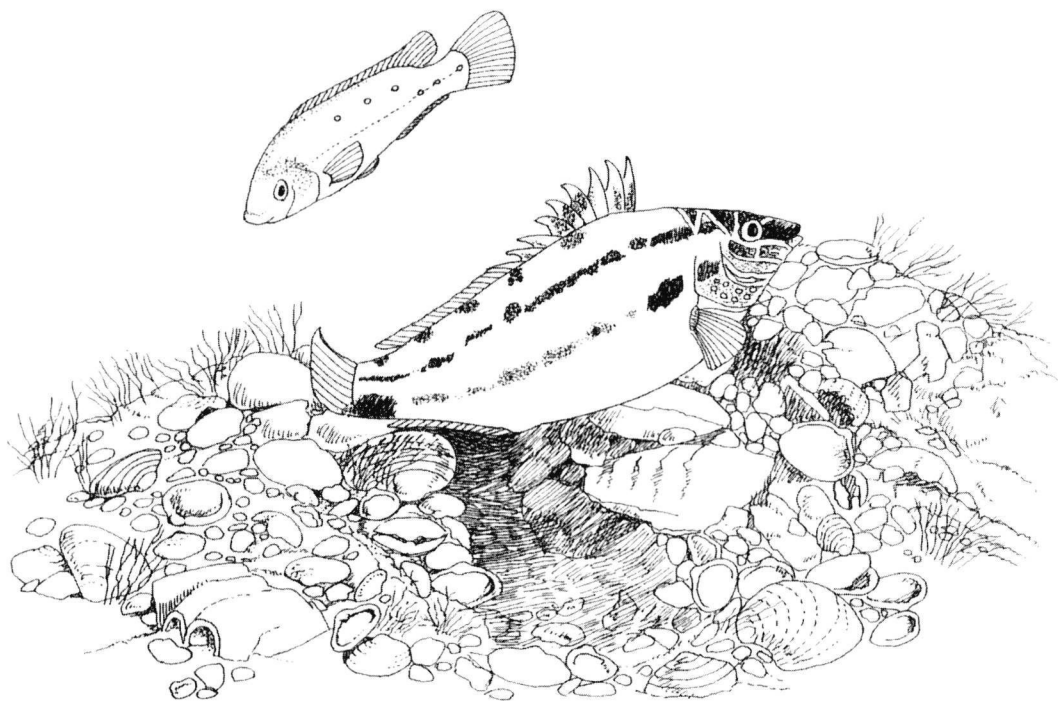
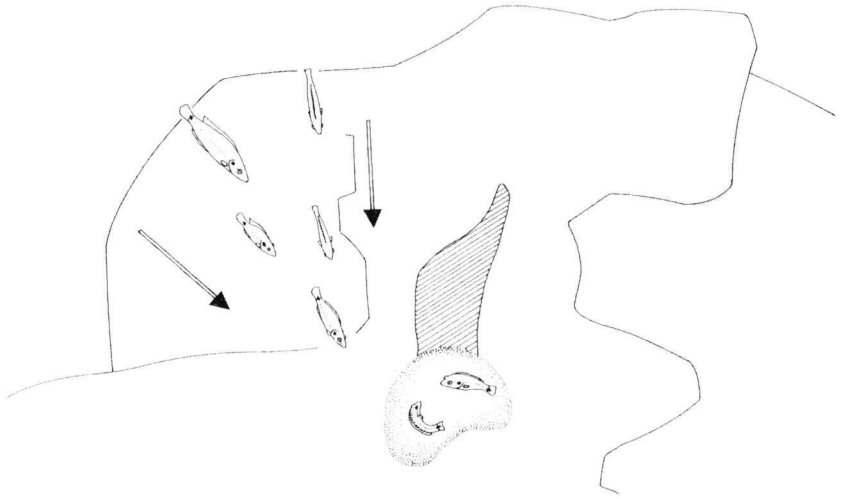


Fig. 4. Chez *Symphodus cinereus* (espèce nidifiant sur les étendues de sable situées près des herbiers de posidonies), le dimorphisme sexuel est caractérisé par la plus grande taille du mâle, par la présence d'importantes bandes sombres sur le corps et d'une tache noire sur la nageoire caudale. Ici, un couple parade au-dessus du nid en décrivant des cercles concentriques (dessiné par A.M. MASSIN d'après diapositives Aquarium ULg).

In *Symphodus cinereus* (species nesting on the sandy areas close to the *Posidonia*), the sexual dimorphism is characterized in the male by its bigger size, by the presence of significant dark lines and by a black spot on the caudal fin. Here, a pair displays around the nest while drawing concentric circles (drawn by A.M. MASSIN after slides from Ulg Aquarium).

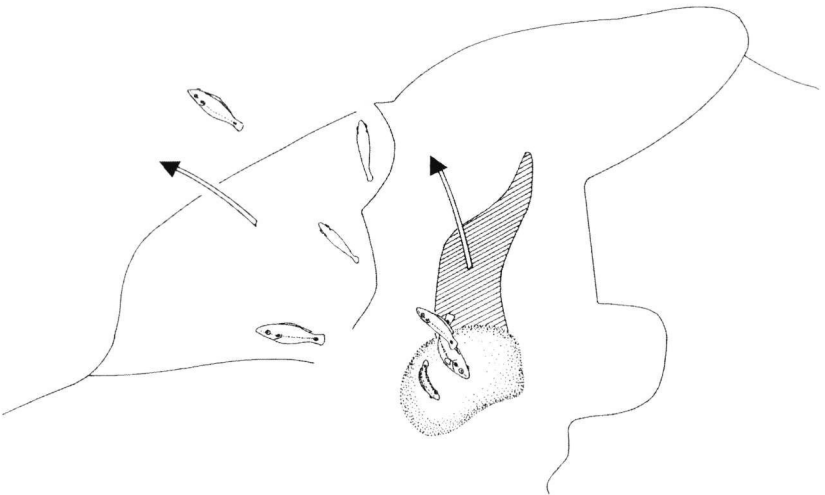
a



b



c



Ainsi, chez les labridés européens, on distingue deux types de livrées (**fig. 4**) :

- (a) la livrée initiale arborée par les juvéniles (individus immatures), les femelles (individus matures produisant des œufs) et certains mâles adultes non territoriaux (individus matures, aptes à féconder les œufs des femelles) ;
- (b) la livrée terminale, plus colorée, caractérisant les mâles territoriaux nidificateurs et certains mâles adultes non territoriaux. Remarquons que, malgré sa permanence chez certaines espèces, la livrée du mâle territorial est souvent rehaussée et plus brillante en période de reproduction.

Structures sociales des mâles chez les labridés européens

Suivant la morphologie, la taille, la livrée et les comportements des labridés étudiés, on peut distinguer principalement :

- (1) les **mâles territoriaux ou territoriaux nidificateurs** (les plus grands), géniteurs « attirés », défendant leur territoire durant la période de reproduction et assurant éventuellement (pour les espèces nidificatrices) la construction, la défense du nid et les soins parentaux. De plus, les mâles nidificateurs sont polygames et forment au printemps de petites arènes de reproduction disposées en mosaïques (territoires jointifs). En effet, ces mâles ne sont territoriaux qu'au moment de la période d'activité sexuelle et forment des agrégations de petits territoires sur des sites précis où les femelles se rendent pour pondre librement, attirées par les parades des premiers ;
- (2) les **mâles parasites**, petits mâles chassés par les mâles territoriaux et se reproduisant soit par « fécondation éclair » ou vol de ponte (*streaking*) (**fig. 5**), soit par « fécondation sournoise » ou vol de femelle (*sneaking*). Ces stratégies de reproduction dites alternatives peuvent avoir plus ou moins de succès en fonction des contingences environnementales du moment ; par exemple, l'élévation de la température de l'eau augmente la vitesse d'éclosion des œufs (voir seconde partie de l'article). Elles sont facilitées chez les petits mâles parasites par une livrée proche de celle des femelles, favorisant pour ces mâles l'approche du nid convoité (MICHEL, 2000) ;

◀ **Fig. 5.** Séquence comportementale illustrant le comportement reproducteur alternatif par « fécondation éclair » ou vol de ponte (*streaking*) chez les mâles parasites de *Symphodus ocellatus*. L'action, très rapide, ne dure pas plus d'une seconde. **a.** Cinq mâles parasites plongent sur le nid occupé par le mâle nidificateur et une femelle ; **b.** les mâles parasites déposent presque simultanément leur laitance en quelques centièmes de seconde ; **c.** ces mâles ressortent aussi vite du nid, chassés violemment par le mâle nidificateur (dessiné par A.M. MASSIN d'après diapositives réalisées par M. BOCKIAU à partir de séquences vidéo de D. BAY).

Behavioural sequence illustrating the alternative reproductive behaviour by « flash spawning » or brood stealing in the sneaker males of Symphodus ocellatus. The very fast action does not last more than one second. a. Five sneaker males dive into the nest occupied by the nesting male and a female ; b. the sneaker males spawn almost simultaneously in a few hundredths of a second ; c. these males arise also quickly from the nest, driven out violently by the nesting male (drawn by A.M. MASSIN after slides selected by M. BOCKIAU from D. BAY's video sequences).

Tableau II. Caractéristiques sexuelles et périodes de reproduction des labridés européens, principalement méditerranéens. Les données concernant les périodes de reproduction s'appuient sur des observations de terrain réalisées en Corse (Calvi) par LEJEUNE (1985), MICHEL *et al.* (1987) et WERNERUS (1989) sauf pour les espèces 8, 9, 12, 13 et 18 à 21 dont les données proviennent des études de gonades réalisées par QUIGNARD (1966). ♂T nid, surface : mâle territorial construisant un nid élaboré ou aménageant une surface de ponte ; ♂S : mâle satellite ; ♂p : mâles parasites ; ♀ls ou ♀harem : femelles libres ou formant un harem (tableau adapté, d'après MICHEL *et al.*, 1987). *Sexual characteristics and reproductive periods in European labrid fish, particularly from the Mediterranean sea. Data for reproductive periods were established by field observation conducted in Corsica (Calvi) by LEJEUNE (1985), MICHEL et al. (1987) and WERNERUS (1989) except for species 8, 9, 12, 13 and 18 to 21, data of which are from QUIGNARD's gonadal studies (1966). ♂T nid, surface : territorial male which builds an elaborate nest or adapts a spawning surface ; ♂S : satellite male ; ♂p : sneaker males ; ♀ls or ♀harem : free females, or grouped in a harem (table adapted, after MICHEL et al., 1987).*

	Espèce	Type de pontes	Hermaphrodisme protogyne	Dichromatisme	Systèmes sociaux	Période de reproduction
1	<i>Symphodus rostratus</i>	démersale	non	non	♂T nid, ♂p, ♀ libres (ls)	mars-juin (4 mois)
2	<i>S. roissali</i>	démersale	non	temporaire	♂T nid, ♂p, ♀ls	mars-mai (3 mois)
3	<i>S. ocellatus</i>	démersale	non	permanent	♂T nid, ♂S, ♂p, ♀ls	mai-juillet (3 mois)
4	<i>S. tinca</i>	démersale	non	temporaire	♂T nid, surface, ♂p, ♀ls	avril-juillet (4 mois)
5	<i>S. mediterraneus</i>	démersale	non	permanent	♂Tnid, ♂p, ♀ls	avril-juillet (4 mois)
6	<i>S. cinereus</i>	démersale	non	temporaire	♂Tnid, ♂p, ♀ls	avril-juillet (4 mois)
7	<i>S. doderleini</i>	démersale	non	non	♂T nid (abandonné), ♀ls	avril-juillet (4 mois)
8	<i>S. melops</i>	démersale	non	permanent	♂T nid, ♂p, ♀ls	avril-juillet (4 mois)
9	<i>S. bailloni</i>	démersale	non	temporaire	♂T nid ?, ♀ls	? printemps ?
10	<i>S. melanocercus</i>	démersale	oui : diandrie	temporaire	♂T pas de nid, ♂p, ♀ls	mars-juin (4 mois)
11	<i>Labrus merula</i>	démersale	oui : monoandrie	non	♂T cavité de ponte, ♀ls	mars-juin (4 mois)
12	<i>L. viridis</i>	démersale	oui : monoandrie	non	♂T pas de nid, ♀ls	avril-juillet (4 mois)
13	<i>L. bergylta</i>	démersale	oui : monoandrie	non	♂T surface, ♀ harem	mai-août (4 mois)
14	<i>L. bimaculatus</i>	démersale	oui : diandrie	permanent	♂T nid, ♀ harem	mai-août (4 mois)
15	<i>Coris julis</i>	planctonique	oui : diandrie	permanent	♂T pas de nid, ♂p, ♀ls	avril-septembre (6 mois)
16	<i>Thalassoma pavo</i>	planctonique	oui : diandrie	permanent	♂T pas de nid, ♂p, ♀ls	juin-août (3 mois)
17	<i>Xyrichtys novacula</i>	planctonique	oui : monoandrie	temporaire	♂T pas de nid, ♀ harem	juin-août (3 mois)
18	<i>Ctenolabrus rupestris</i>	démersale	non	non	♂T pas de nid, ♂p, ♀ls	février-juillet (6 mois)
19	<i>Centrolabrus exoletus</i>	démersale	non	permanent	♂T idem, ♂p, ♀ groupe ?	mai-juillet (3 mois)
20	<i>Lappanella fasciata</i>	?	?	non	territoire ? groupes ♂♀?	? avril-mai (2 mois) ?
21	<i>Acantholabrus palloni</i>	?	?	?	territoire ? groupes ♂♀?	? printemps ?

(3) les **mâles satellites** ou *helpers* que l'on rencontre exclusivement chez des *Symphodus* comme *S. ocellatus* et *S. tinca* (mâles intermédiaires souvent de taille respectable mais moins colorés que le mâle nidificateur). Tolérés autour du nid par le mâle territorial, ils contribueraient à attirer les femelles et à écarter les mâles initiaux (MICHEL *et al.*, 1987 ; TABORSKY *et al.* (1987) ; BENTIVEGNA *et al.*, 1989).

Si l'on ajoute aux patrons de coloration et aux structures sociales des mâles (mâles territoriaux ou territoriaux nidificateurs, mâles parasites et mâles satellites) les deux grandes variables présentées ci-dessus (types de pontes démersales ou planctoniques et changement éventuel de sexe successif durant la vie du poisson), on est alors en mesure de définir le patron de sexualité de l'espèce, patron qui peut néanmoins varier selon les populations considérées (**tableau II**).

Le **tableau II** définit un patron de sexualité précis pour la plupart des 21 espèces présentées ici. Le *Symphodus roissali*, par exemple, peut être défini comme étant une espèce à pontes démersales, gonochorique (absence de changement de sexe), dichromatique temporaire, avec des mâles nidificateurs (nids élaborés) formant au printemps des agrégations de petits territoires sur des sites précis où les femelles se rendent pour pondre librement, attirées par les parades de ces mâles. Ceux-ci prodiguent également les soins parentaux (garde du nid et ventilation des œufs). Enfin, cette espèce recourt aux stratégies de reproduction alternatives par l'intermédiaire des petits mâles parasites.

Parlant des stratégies de reproduction alternatives, signalons que VAN DEN BERGHE (1988) a décrit chez *Symphodus tinca* une tactique de reproduction peu connue, qu'il a nommé « piratage » des nids. Ce « piratage » consiste pour un mâle non nidificateur à s'approprier provisoirement des nids construits par d'autres, généralement des nids où règne une activité intense et propices à la reproduction, pour y féconder les œufs déposés par les femelles. Quand les femelles diminuent leur activité, le nid est alors abandonné par le pirate, laissant les œufs qu'il a fécondés aux soins et à la protection du propriétaire. Ce comportement rare est toujours l'affaire de mâles puissants et de grande taille qui engagent des combats de bouches identiques à ceux observés chez *Symphodus ocellatus* (**fig. 6**) avec le mâle territorial nidificateur. Cette situation chez *S. tinca* peut aboutir à un changement de propriétaire du territoire et du nid.

Cette tactique de reproduction à grand succès, d'après les données et les photographies recueillies au cours de plusieurs saisons de reproduction (VAN DEN BERGHE, 1991), présenterait trois grands avantages pour le protagoniste : celui-ci ne perd ni de temps, ni d'énergie par la construction d'un nid, il peut choisir un nid qui a beaucoup de succès et en plus ne prodigue pas de soins parentaux. Cela lui permet de visiter ensuite le territoire d'un autre mâle nidificateur et ainsi de suite.

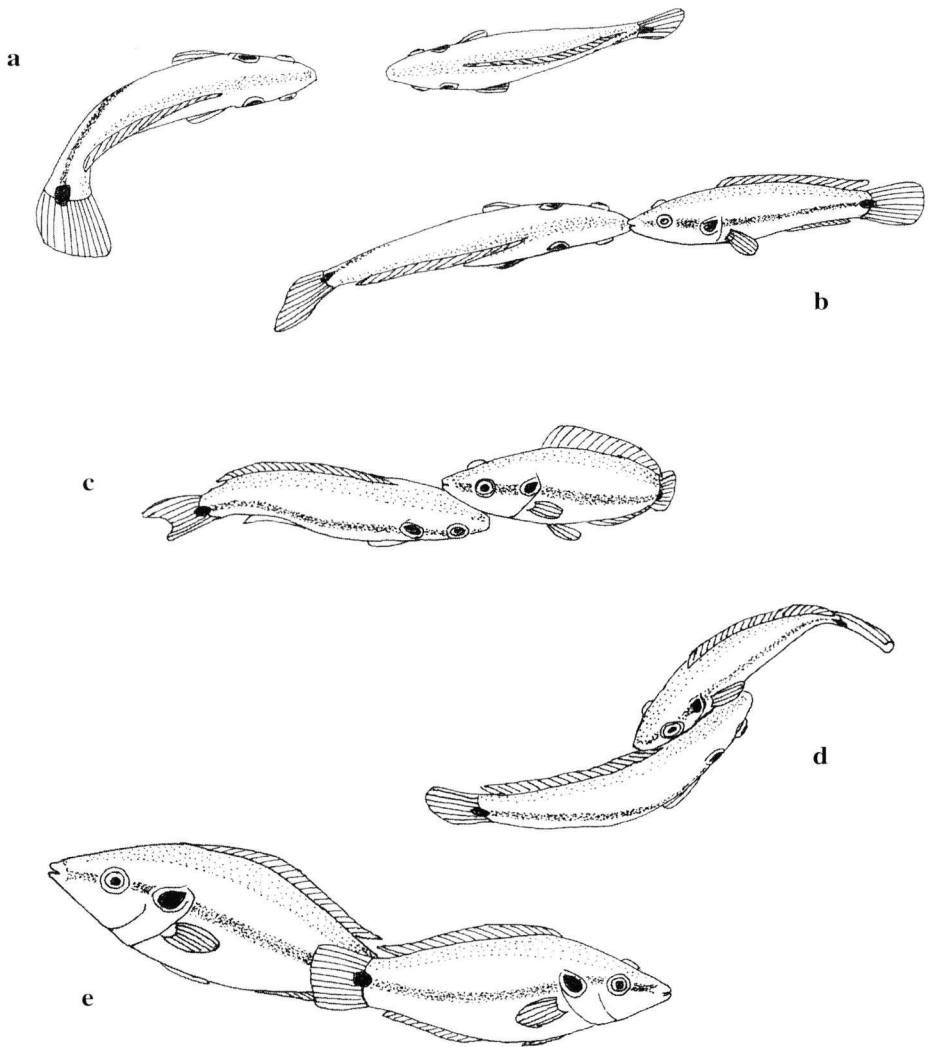


Fig. 6. Séquence comportementale illustrant un « combat de bouches » (quelques secondes) entre deux mâles territoriaux nidificateurs de *Symphodus ocellatus*. **a.** Approche frontale des deux individus à la frontière de leur territoire ; **b.** les poissons se saisissent par la bouche ; **c.** l'individu de gauche tente de repousser son adversaire vers le haut ; **d.** les poissons se frôlent latéralement et la situation s'apaise rapidement ; **e.** les mâles regagnent chacun leur territoire respectif (dessiné par A.M. MASSIN d'après diapositives réalisées par M. BOCKIAU à partir de séquences vidéo de D. BAY).

*Behavioural sequence illustrating « mouth-fighting » (a few seconds) between two territorial nesting males of *Symphodus ocellatus*. **a.** Frontal approach of two individuals at the border of their territories ; **b.** they seize each other with the mouth ; **c.** the individual on the left tries to push its adversary upwards ; **d.** they brush each other's flank and the situation calms down quickly ; **e.** both males regain their respective territory and their nest (drawn by A.M. MASSIN after slides selected by M. BOCKIAU from D. BAY's video sequences).*

En outre, TABORSKY et collaborateurs (1987) ont également observé un quatrième groupe d'individus mâles chez *Symphodus ocellatus*. Cependant, ces mâles seraient non-reproducteurs. Ils ont des caractéristiques méristiques (mesure des tailles des individus) proches de celles des mâles satellites ou des mâles parasites ainsi que des patrons de coloration similaires ou légèrement plus pâles. Ces mâles ne restent pas près des nids et n'ont aucune activité sexuelle. La majorité de leur temps est consacrée aux activités alimentaires.

Etudes de cas chez des labridés méditerranéens aspects comportementaux au cours de la période de reproduction

Systèmes d'appariement et succès reproducteurs

Rappelons d'abord que, chez les *Symphodus* nidificateurs (huit espèces), trois types de comportements coexistent durant chaque cycle de reproduction. Ils prennent tour à tour une importance (débit) prépondérante. Durant la période de reproduction (**tableau II**), les mâles territoriaux construisent successivement des nids plus ou moins élaborés selon l'espèce, chaque nid correspondant à un cycle de reproduction. Ainsi, chaque cycle de reproduction (nidification) comporte trois phases : la phase de construction (élaboration avec des algues vivantes d'un substrat de ponte ou d'un véritable nid en forme de coupe), la phase d'activité sexuelle (seul moment où les femelles viennent pondre dans le nid) et la phase de ventilation (oxygénation, par le battement des nageoires pectorales, des œufs jusqu'à leur éclosion). La durée moyenne des cycles varie d'une espèce à l'autre ; par exemple chez *S. ocellatus*, le cycle est en moyenne de 10 jours. En outre, la durée de ventilation des œufs est fonction de la température de l'eau : cette durée est inversement proportionnelle à la température du milieu ambiant, et varie par exemple de 5 à 11 jours chez *S. tinca* (WARNER *et al.*, 1995).

Des études réalisées *in situ*, utilisant l'observation directe et les comptages, suggèrent que certains mâles territoriaux, chez des espèces nidificatrices ou non (*Symphodus melanocercus*), auraient plus de succès en terme de fréquences de visites de femelles (WERNERUS, 1985). Ainsi, l'hypothèse d'un éventuel choix de partenaire de reproduction chez les *Symphodus ocellatus* a été testée en recourant à l'expérimentation de terrain. Ces expériences basées sur des comptages de comportements reproducteurs — nombre de femelles entrant dans le nid, nombre de pontes effectuées dans celui-ci, nombre de mâles satellites et parasites autour du nid — permettent d'évaluer les succès reproducteurs avant et après des manipulations de population d'une zone bien définie. La procédure de ces expériences se déroulait en trois temps : (a) mesures du succès reproducteur des mâles territoriaux nidificateurs marqués (tatouages) d'une zone ; (b) capture de tous ces mâles et « nettoyage » de la zone (destruction complète des nids construits) ; (c) enfin, après deux jours de captivité en

aquarium, libération des mâles sur la même zone et nouvelles mesures de leur succès reproducteur après qu'ils aient construit de nouveaux nids (WERNERUS *et al.*, 1987). Dans ces expériences, on considère que si la mesure du succès reproducteur est identique pour les mâles avant et après l'expérience, on peut conclure à un système d'appariement où les femelles feraient des choix parmi les mâles territoriaux. Cependant, les résultats indiquent que si les mâles sont attachés à un territoire (les mâles nidificateurs regagnent, après avoir été libérés, leur ancien territoire), leur succès varie dans le temps et dans l'espace, le succès n'étant pas, d'après l'auteur, dépendant du site de construction du nid (WERNERUS *et al.*, 1989).

Tout ceci s'expliquerait par le fait que, d'une part, seuls les mâles les plus grands et les plus âgés construisent des nids et que, d'autre part, les femelles pondent de nombreux œufs dans plusieurs nids, tous les jours pendant six à sept semaines (saison de reproduction). Chaque ponte représente ainsi une petite proportion de l'investissement femelle total, minimisant les conséquences d'un appariement avec un mâle assurant, par exemple, une médiocre défense du nid et des œufs. Exercer un choix dans ce type de système socio-reproducteur s'avère donc plus coûteux que de s'apparier au hasard (WERNERUS, 1989 ; WERNERUS *et al.*, 1989).

D'autres recherches, encore chez *S. ocellatus*, montrent que lorsque les nids d'un site donné ne sont plus le siège d'une activité sexuelle, les femelles se dirigent vers les nids attractifs les plus proches. Les femelles de cette espèce seraient donc fidèles à un site de ponte choisi en début de saison. On peut donc affirmer que le succès reproducteur de certains mâles nidificateurs est la conséquence des phénomènes de fidélité ou de tradition pour un site, observés chez les femelles (WERNERUS *et al.*, 1987 ; WERNERUS, 1989).

Remarquons également qu'il ne faut évidemment pas omettre la part non négligeable jouée par les petits mâles parasites dans la reproduction proprement dite (WERNERUS, 1989) et leur influence sur les profils comportementaux adoptés en leur présence par les grands mâles nidificateurs. Une étude expérimentale récente menée en milieu naturel (HENSON-ALONZO et WARNER, 1999) démontre en effet que les conflits sexuels génèrent des comportements particuliers chez les mâles territoriaux nidificateurs de *S. ocellatus*. Ceux-ci refusent de frayer avec des femelles lorsque trop de mâles parasites sont présents autour du nid. Ainsi, les expériences réalisées sur le terrain qui consistent à augmenter le nombre de mâles parasites autour du nid démontrent que les mâles nidificateurs modulent leurs comportements reproducteurs dans cette situation conflictuelle avec l'arrêt des parades attractives vis-à-vis des femelles dans le nid. Celles-ci nagent aux alentours ou partent vers d'autres nids. Le nid n'est plus attrayant pour les mâles parasites, qui l'abandonnent également. Par la suite, des femelles arrivent ou reviennent alors et le mâle reprend ses activités de séduction. Cette pause, en dépit du fait qu'elle diminue le succès immédiat du mâle nidificateur, diminue également le succès des mâles parasites. Ceux-ci redirigeraient alors leur investissement vers d'autres nids, comportement déclenchant à nouveau un succès accru pour le mâle nidificateur considéré. Ce succès différé du

mâle territorial résulte donc bien d'un comportement adaptatif engendré par la compétition entre les différents mâles et les conflits entre les sexes. Les auteurs qui ont été jusqu'à mettre en équation les différents processus en jeu (compétition intrasexuelle et conflits intersexuels) au moyen du modèle dynamique du jeu (*dynamic game model*) proposent que cette séquence comportementale soit le résultat d'un échange entre le succès de reproduction immédiat et un succès futur pour le mâle nidificateur (HENSON-ALONZO et WARNER, 2000).

Rôle de la nidification et signification du comportement parental

Il est généralement admis que le nid possède une importante valeur de protection du frai, notamment chez les poissons labridés méditerranéens (LEJEUNE, 1985). Cependant, plusieurs études chez *Symphodus ocellatus* ont également rapporté des faits qui montrent le rôle prépondérant du mâle nidificateur dans cette protection (MICHEL et POULICEK, 1987 ; YLIEFF *et al.*, 1997a ; YLIEFF *et al.*, 1998a). Ainsi, si le nid, lieu de concentration des efforts mais aussi des risques, constitue un élément de protection nécessaire, il n'est pas suffisant et l'activité du mâle territorial complète donc ce rôle (SARGENT et GROSS, 1993).

Cependant, toutes les espèces ne prodiguent pas des soins parentaux, et il est une espèce de labridé européen, le *Symphodus tinca*, qui opte ou non, en fonction de facteurs environnementaux, pour les soins parentaux. Ainsi, WARNER *et al.* (1995) ont étudié le comportement des femelles *tinca* au cours de plusieurs saisons de reproduction. Les observations sous-marines montrent qu'au début de la saison (mi-avril), les femelles pondent leurs œufs dans des nids défendus par des grands mâles territoriaux alors que ces nids sont peu nombreux à cette période. Par la suite, les nids vont devenir plus abondants sur un site donné, pour décroître en fin de saison (mi-juin). Malgré cet accroissement du nombre de nids et leur rôle de protection indéniable pour le frai, 30 à 80 % des femelles frayeront avec des mâles non-nidificateurs. On sait que la vitesse d'éclosion des œufs dépend de la température de l'eau (vitesse d'éclosion proportionnelle à la température de l'eau). Dès lors, on peut penser qu'il est moins coûteux au niveau énergétique pour le poisson et plus intéressant en terme de survie et de maturation des œufs, de pondre un peu partout plutôt que de passer beaucoup de temps pour trouver un site idéal (un nid avec un mâle vigoureux) lorsque l'eau est à une température optimale pour un développement et une éclosion plus rapprochés. Les auteurs ont ainsi développé un modèle mathématique incorporant les données recueillies sur le terrain (température de l'eau, temps de recherche d'un nid par une femelle, nombre de nids visités) durant plusieurs saisons pour appuyer cette théorie. Ainsi, ce modèle permet de prédire une éventuelle disparition des soins parentaux chez *S. tinca* si les conditions climatiques favorisaient un réchauffement de l'eau durant toute la période de reproduction. Cet exemple permet d'entrevoir comment des paramètres environnementaux peuvent influencer ou façonner tel ou tel comportement reproducteur.

D'autres expérimentations ont été conduites en milieu naturel pour appréhender la dynamique de défense du nid chez *Symphodus ocellatus*. Ici, des spécimens de cinq espèces de labridés (enfermés dans des sacs de plastique transparent) étaient présentés aux mâles territoriaux en activité sur leur nid. Ces expériences permettent d'affirmer que les soins parentaux (défense du nid, mesuré par le nombre d'attaques réalisées par le mâle territorial) seraient sélectifs et traduiraient ainsi une capacité chez ce poisson à reconnaître les différentes espèces de poissons partageant son habitat, certaines constituant un danger pour sa progéniture ou directement pour lui-même (YLIEFF *et al.*, 1997a). Cette aptitude à reconnaître et à interagir préférentiellement avec des individus particuliers est largement soutenue par un système visuel bien ajusté (MICHEL, 2000).

Enfin, une adaptation complémentaire à la stratégie générale de protection du frai (comportement de nidification et soins parentaux) est l'éclosion particulière des œufs de *S. ocellatus*. On sait que la durée du développement embryonnaire varie en fonction de la température de l'eau. Les éclosions des diverses pontes devraient donc s'échelonner dans le temps. Pour vérifier cette hypothèse, LEJEUNE et MICHEL (1986) ont réalisé des expériences en milieu naturel et en laboratoire, en choisissant de manipuler la variable « jour-nuit ». Les résultats sont surprenants. Lorsqu'en milieu naturel, ils recouvrent un nid pour l'occulter, ils constatent une éclosion massive des œufs, induite quelle que soit l'heure de la journée. En milieu artificiel (aquarium), trois manipulations (inversion du rythme nyctéméral, nuit continue, brève interruption de la lumière) montrent que, même si les œufs sont pondus à des heures différentes, l'éclosion des larves peut être différée d'au moins 12 heures jusqu'à l'apparition du stimulus « nuit ». La durée d'attente peut même être portée à 40 heures dans la condition « lumière continue » suivie d'une brève période « nuit ». Le stimulus « nuit » est donc le déclencheur de l'éclosion des œufs, éclosion que l'on qualifiera de « synchrone et nocturne » (LEJEUNE et MICHEL, 1986). En outre, on constate que chez *S. ocellatus* la quasi-totalité des éclosions journalières ont lieu durant la première heure de la nuit et même dès le coucher du soleil. Ce processus adaptatif permet l'éclosion à une période qui coïncide avec le relâchement de l'activité protectrice du mâle territorial, moment également où les poissons diurnes disparaissent des zones de nidification et où les poissons nocturnes ne sont pas encore très actifs. Ce moment précis de la journée correspondrait donc à une période où le risque de prédation sur les larves est faible. De plus, l'éclosion massive (puisque synchrone) des œufs augmente la probabilité de survie de chaque individu en cas d'attaque, grâce à l'effet de dilution des larves qui augmente la résistance à la prédation. De même, la nuit permet aux larves d'atteindre les couches de surface avant le retour de la lumière. Par ailleurs, MICHEL et POULICEK (1987) ont analysé le peuplement de mollusques dans des nids et y ont constaté un enrichissement, durant la nuit, des mollusques prédateurs potentiels de larves. L'éclosion massive en début de nuit pourrait ainsi constituer un comportement d'évitement face à cette prédation.

Moyens de communication intraspécifique impliqués dans la reproduction

Le canal perceptif le plus couramment utilisé chez les labridés pour la communication à courte, à moyenne et même à longue distance est la vision, généralement très développée pour les poissons vivant dans des eaux claires et translucides. L'étude au microscope électronique de la structure rétinienne de *Symphodus ocellatus* et *Symphodus cinereus* met en évidence l'existence de plusieurs types de cellules sensibles réceptrices : bâtonnets, cônes courts, cônes longs, cônes doubles (DAVE, 1990). De plus, le sens olfactif est très peu développé chez les poissons labridés (RIDET et BAUCHOT, 1984).

Cette diversité des cônes est le signe de possibilités discriminatoires importantes des couleurs, supposition confirmée chez les poissons précités par deux études comportementales réalisées, soit en aquarium et consistant en des tests de choix de nourriture (MICHEL, 2000 ; MICHEL et VOSS, 1989), soit en milieu naturel et consistant à mettre dans des nids des coquilles de mollusques artificiellement colorées (YLIEFF *et al.*, 1998a). Ces expériences effectuées chez des mâles territoriaux consistaient à leur présenter simultanément deux « séries » (deux couleurs) de proies colorées. C'est le nombre de proies choisies dans chaque couleur (4 teintes) qui détermine s'il y a préférence et, dans l'affirmative, s'il y a une discrimination des couleurs testées. Les résultats montrent que chez *Symphodus ocellatus*, le rouge est toujours recherché et préféré. Ceci n'est néanmoins pas aussi tranché dans l'expérience des mollusques colorés où les proies non colorées artificiellement (mollusques naturels) sont d'abord choisies, juste avant la teinte rouge. Par contre, chez *Symphodus cinereus*, les capacités discriminatoires sont moins nettes. C'est plutôt le contraste des proies par rapport à l'environnement (nourriture bleue ou foncée sur aquariums à fond clair) qui guide les choix de ce poisson (MICHEL, 2000).

Par ailleurs, on peut observer que les conduites comportementales des mâles territoriaux de ces *Symphodus* sont orientées par ces teintes particulières. Ainsi, sachant que les différentes couleurs qui composent la lumière blanche sont successivement absorbées avec l'augmentation de la profondeur (le rouge disparaît au-delà de -10 m, il est suivi de l'orange, du jaune, du vert, de l'indigo ; seul le bleu subsiste au-delà de -80 m, avant l'obscurité totale), on comprend aisément le rôle de facteur limitant joué par ce paramètre physico-chimique sur la répartition dans la colonne d'eau des zones de reproduction. On constate par exemple que la majorité des mâles territoriaux chez *S. ocellatus* nidifient au-dessus de -10 m. Le rouge vif qui borde les ocelles operculaires des mâles territoriaux possède en effet un rôle déterminant dans la communication optique chez *S. ocellatus*. Ce signal coloré n'est donc efficace que dans la portion de la colonne d'eau où la longueur d'onde lumineuse est visible et détectée par le poisson.

Les méthodes basées sur les technologies de l'imagerie numérique offrent d'ailleurs de nouvelles possibilités pour appréhender ces phénomènes de répartition des nids sur un secteur (YLIEFF *et al.*, 1998b). Technique issue des récents progrès des sciences de l'ordinateur, la modélisation numérique d'habitat ou de terrain (MNT), utilisant des logiciels de topographie tel Surfer® 32, permet d'obtenir des représentations infographiques d'un site de reproduction. La technique consiste à mesurer en plongée, grâce à un quadrillage prédéfini, les latitudes, longitudes et profondeurs de points équidistants de un mètre ou plus, suivant la précision désirée. Les données sont ensuite encodées dans un PC pour être traitées (méthodes d'interpolations) par un logiciel adéquat. On obtient alors des images graphiques tridimensionnelles en couleurs du site de reproduction qui permettent aisément d'analyser et de visualiser dans le temps l'utilisation de l'espace par des poissons territoriaux nidificateurs, comme les *Symphodus* (YLIEFF *et al.*, 1997b). L'ensemble des paramètres étudiés au moyen de cette technique (profondeur, orientation, visibilité et proximité des nids, substrat et luminosité des sites, etc.) peut alors être intégré dans une conception plus générale, voire une stratégie « d'utilisation des couleurs » (MICHEL, 2000) durant la reproduction chez les crénilabres méditerranéens.

Conclusions

Chez les labridés, la variété et la complexité des stratégies de reproduction (hermaphroditisme ou gonochorisme, ponte des œufs en pleine eau ou sur substrat, soins parentaux, etc.) offrent la possibilité d'appréhender l'évolution de ces stratégies au cours du temps. Comme nous l'avons souligné, les labridés européens occupent une position un peu à part au sein de la famille. Nous retiendrons qu'ils se distinguent principalement des labridés tropicaux par leurs stratégies et leurs tactiques de reproduction particulières.

En effet, les conditions environnementales fluctuantes et variant suivant les saisons dans les zones tempérées ont contraint les labridés méditerranéens à adapter leur comportement. Cette situation a conduit à des stratégies de reproduction rares en milieu tropical : périodes de reproduction courtes, pontes démersales (sur substrat), construction de nids, soins parentaux. Cette évolution est dictée notamment par les contingences environnementales, comme par exemple la pression des facteurs climatiques en régions tempérées (température de l'eau) sur la présence ou l'absence de soins parentaux.

Sur les 21 espèces méditerranéennes, la quasi totalité des espèces étudiées déposent leurs œufs sur un substrat ou dans un nid élaboré par le grand mâle. Seul *Coris julis*, *Thalassoma pavo* et *Xyrichtys novacula* (poissons hermaphrodites protogynes) ont conservé la ponte en pleine eau (pontes planctoniques) rencontrée chez les espèces tropicales. En outre, la majorité des *Symphodus* mâles présentent des structures sociales complexes : mâles territoriaux ou territoriaux nidificateurs, mâles satellites, mâles parasites. Ces derniers

ont par ailleurs adopté des comportements reproducteurs dits alternatifs, se reproduisant soit par « fécondation éclair » ou vol de ponte (*streaking*), soit par « fécondation sournoise » ou vol de femelle (*sneaking*). Enfin, la plupart de ces *Symphodus* prodiguent des soins parentaux tout au long du cycle de reproduction (nidification) qui comporte toujours trois phases : phase de construction (le grand mâle élabore avec des algues vivantes un substrat de ponte ou un véritable nid en forme de coupe), phase d'activité sexuelle (seul moment où les femelles viennent pondre dans le nid) et phase de ventilation (oxygénation des œufs par le mâle, grâce au battement de ses nageoires pectorales, jusqu'à leur éclosion).

On constate parmi les poissons que la famille des labridés constitue, de par la diversité des adaptations biologiques et comportementales des différentes espèces (tropicales et tempérées), une mine de sujets d'étude particulièrement riche pour développer des recherches portant sur divers aspects de l'éthologie, de l'écologie comportementale et de l'écologie.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier sincèrement M. le Professeur J.C. RUWET pour ses conseils, toujours pertinents, lors de l'élaboration de ce manuscrit et pour la patience dont il a fait preuve dans l'attente de la finalisation de cet article. Merci également aux Docteurs P. PONCIN et C. MICHEL pour leurs remarques judicieuses lors de la relecture du manuscrit. Les dessins au trait ont été élaborés avec talent et précision par Mme A.M. MASSIN, à partir de diapositives réalisées par M. BOCKIAU : toute ma reconnaissance leur est acquise !

BIBLIOGRAPHIE

- ALCOCK J. (1993). — *Animal Behavior : an Evolutionary Approach (5^e ed.)*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts (U.S.A.), 625 p.
- BENTIVEGNA F. et F. BENEDETTO (1989). — Gonochorism and seasonal variations in the gonads of the labrid *Symphodus (Crenilabrus) ocellatus* (Forsskål, 1775). *J. Fish Biol.*, **34** (3) : 343-348.
- BENTIVEGNA F., F. BENEDETTO, A. BISAZZA et A. MARCONATO (1989). — Aspetti istologici e comportamentali della riproduzione di *Symphodus ocellatus*. *Oebalia. Taranto*, **15** (2) : 909-911.
- VAN DEN BERGHE E.P. (1988). — Piracy as an alternative reproductive tactic for males. *Nature*, **334** : 697-698.
- VAN DEN BERGHE E.P. (1990). — Variable parental care in a labrid fish : how care might evolve. *Ethology*, **84** : 319-333.
- VAN DEN BERGHE E.P. (1991). — Le « piratage » de nids : un comportement à grand succès chez *Symphodus tinca* (Labridae). *Rev. fr. Aquariologie*, **18** (3) : 83-86.
- VAN DEN BERGHE E.P. (1992). — Parental care and the cost of reproduction in a Mediterranean fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **30** : 373-378.

- VAN DEN BERGHE E.P., F.M. WERNERUS et R.R. WARNER (1989). — Female choice and the mating cost of peripheral males. *Anim. Behav.*, **38** : 875-884.
- BUDAEV S.V. (1997). — Alternative styles in the European wrasse, *Symphodus ocellatus* : boldness-related schooling tendency. *Env. Biol. Fishes*, **49** (1) : 71-78.
- BUDAEV S.V. et D.D. BUDAEV (1998). — Difference in shoaling behaviour between ocellated (*Symphodus ocellatus*) and long-striped (*S. tinca*) wrasses and its relation to other behavioural patterns. *Mar. Freshwat. Behav. Physiol.*, **31** (2) : 115-121.
- DAVE D. (1990). — *Approche comparative des caractéristiques rétinienne et de leur adéquation au comportement de communication optique chez des poissons d'habitats différents*. Mémoire de Licence en Sciences Zoologiques (non publié), Université de Liège, 58 p.
- FIEDLER K. (1964). — Verhaltensstudien an lippfischen der gattung *Crenilabrus* (Labridae, Perciformes). *Z. f. Tierpsycho.*, **21** : 521-591.
- GALEOTE M.D. et J.G. OTERO (1998). — Cleaning behaviour of rock cook, *Centrolabrus exoletus* (Labridae), in Tarifa (Gibraltar Strait area). *Cybiurn*, **22** (1) : 57-68.
- HAVELANGE S. et J. VOSS (1993). — Le comportement reproducteur d'un poisson hermaphrodite synchrone : *Serranus scriba* (Linné, 1758). *Rev. fr. Aquariologie*, **20** (1) : 1-4.
- HENSON-ALONZO S. et R.R. WARNER (1999). — A trade-off generated by sexual conflict : Mediterranean wrasse males refuse present mates to increase future success. *Behav. Ecol.*, **10** (1) : 105-111.
- HENSON-ALONZO S. et R.R. WARNER (2000). — Dynamic games and field experiments examining intra- and intersexual conflict : explaining counterintuitive mating behavior in a Mediterranean wrasse, *Symphodus ocellatus*. *Behav. Ecol.*, **11** (1) : 56-70.
- KREBS J.R. et N.B. DAVIES (1987). — *An Introduction to Behavioural Ecology* (2^e ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 389 p.
- LEJEUNE P. (1985). — Le comportement social des Labridés méditerranéens : étude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridae méditerranéens des genres *Symphodus* Rafinesque, 1810 et *Coris* Lacépède, 1802. *Cah. Ethol. appl.*, **5** (2) : XII + 208 p.
- LEJEUNE P. et C. MICHEL (1986). — L'éclosion synchrone et nocturne des oeufs de *Symphodus ocellatus* (Pisces : Labridae). Une adaptation complémentaire au comportement de nidification. *Biology of Behaviour*, **11** : 36-43.
- LEJEUNE P. et J. VOSS (1980). — Observation *in situ* des comportements agonistiques territoriaux et reproducteurs du poisson nettoyeur méditerranéen *Symphodus* (*Crenilabrus*) *melanocercus* (Risso, 1810). *Ann. Inst. Oceanogr.*, Paris (Nouv. Ser.), **56** (1) : 5-12.
- MICHEL C. (2000). — Communication optique et adaptation à l'environnement chez les poissons Labridés. Le cas de deux crénilabres méditerranéens : *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775) et *Symphodus cinereus* (Bonnaterre, 1788). Dissertation pour l'obtention du Doctorat en Sciences. Université de Liège, 160 p., 5 Annexes et Annexe principale.
- MICHEL C., T. HÉLAS et J. VOSS (1982). — Le polymorphisme chez les Crénilabres méditerranéens du genre *Symphodus*. *Rev. fr. Aquariologie*, **9** (1) : 23-24.
- MICHEL C., P. LEJEUNE et J. VOSS (1984). — Introduction à l'étude du comportement social et du comportement de communication intraspécifique des poissons Labridés méditerranéens. *Oceanis*, **10** (5) : 539-549.

- MICHEL C., P. LEJEUNE et J. VOSS (1987). — Biologie et comportement des Labridés européens (Labres, Crénilabres, Rouquiers, Vieilles et Girelles). *Rev. fr. Aquariologie*, **14** (1-2) : 1-84.
- MICHEL C. et M. POULICEK (1987). — Les mollusques des biocénoses à algues photophiles en Méditerranée. III. Le problème du nid des poissons labridés. *Cah. Biol. Mar.*, **28** : 1-13.
- MICHEL C. et J. VOSS (1988a). — Communication optique chez les Labridés. *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, **57** (4-5) : 379-388.
- MICHEL C. et J. VOSS (1988b). — Limitation du milieu de reproduction en relation avec la disparition des couleurs. Communication présentée au colloque de la SFECA, Strasbourg, France, 5-6 novembre 1987. *Bull. SFECA*, **3** (1) : 139-141.
- MICHEL C. et J. VOSS (1989). — Influence de la couleur des proies dans le choix de la nourriture chez *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775) Pisces, Labridae. Deuxième Congrès International d'Aquariologie (1988), Monaco 1989. *Bull. Inst. océano. Monaco*, n° spécial 5 : 169-172.
- NELSON J.S. (1994). — *Fishes of the World* (3^e ed.). J. Wiley & sons, Inc., New York, 600 p.
- QUIGNARD J.-P. (1966). — Recherches sur les Labridés (poissons Téléostéens Perciformes) des côtes européennes : systématique et biologie. *Naturalia Monspeliensia, ser. Zoologie*, **5** : 7-248.
- RIDET J.M. et R. BAUCHOT (1984). — L'olfaction chez les Téléostéens. *Cybiurn*, **8** (1) : 15-25.
- SARGENT R.C. et M.R. GROSS (1993). — Williams' Principle : An explanation of parental care in teleost fishes. 333-361 in : Pitcher T.J. (Ed.) : *Behaviour of Teleost Fishes* (2^e ed.). Chapman & Hall (Fish and Fisheries Series 7), London, 715 p.
- SELLAMI A. et J. BRUSLÉ (1975). — Contribution à l'étude de la sexualité de la Saupe *Boops salpa* Linnaeus 1758 (Téléostéen Sparidae) des côtes de Tunisie. *Vie Milieu*, **25** (2) : 261-275.
- TABORSKY M., B. HUDDE et P. WIRTZ (1987). — Reproductive behaviour and ecology of *Symphodus (Crenilabrus) ocellatus*, a european wrasse with four types of male behaviour. *Behaviour*, **102** : 82-118.
- WARNER R.R. et P. LEJEUNE (1985). — Sex change limited by parental care : a test using four Mediterranean labrid fishes, genus *Symphodus*. *Marine Biology*, **87** : 89-99.
- WARNER R.R., D.R. ROBERTSON et E.G. LEIGH (1975). — Sex change and sexual selection. *Science*, **190** (4215) : 633-638.
- WARNER R.R., F.M. WERNERUS, P. LEJEUNE et E.P. VAN DEN BERGHE (1995). — Dynamics of female choice for parental care in a fish species where care is facultative. *Behav. Ecol.*, **6** (1) : 73-81.
- WERNERUS F.M. (1985). — Etude des paramètres orientant le choix du partenaire chez *Symphodus melanocercus* (Risso, 1810) et *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775), Labridés méditerranéens. Mémoire de Licence en Sciences Zoologiques (non publié), Université de Liège, 75 p.
- WERNERUS F.M. (1989). — Stratégies d'appariement de Labridés méditerranéens : étude des mécanismes sous-tendant les systèmes d'appariement de quatre espèces de poissons labridés méditerranéens des genres *Symphodus* (Rafinesque, 1810) et *Thalassoma* (Linné, 1758). *Cah. Ethol. appl.*, **9** (2) : 117-320.

- WERNERUS F.M., P. LEJEUNE et E.P. VAN DEN BERGHE (1989). — Transmission of mating success among neighboring males in the Mediterranean labrid fish *Symphodus ocellatus*. *Biology of Behaviour*, **14** : 195-206.
- WERNERUS F.M., C. MICHEL et J. VOSS (1987). — Introduction à l'étude de la sélection sexuelle chez *Symphodus ocellatus* (Forsskål 1775) et *S. melanocercus* (Risso 1810), poissons labridés méditerranéens. *Cah. Ethol. appl.*, **7** (2) : 19-38.
- YLIEFF M.Y., C. MICHEL et J. VOSS (1997a). — Dynamique de défense du nid chez *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775), poisson labridé méditerranéen. I. Comportements agonistiques entre le mâle territorial nidificateur et cinq autres espèces de labridés. *Cah. Ethol.*, **17** (1) : 49-74.
- YLIEFF M.Y., C. MICHEL et J. VOSS (1998a). — Dynamique de défense du nid chez *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775), poisson labridé méditerranéen. II. Comportements agressifs du mâle territorial nidificateur envers des mollusques gastéropodes. *Cah. Ethol.*, **18** (1) : 39-52.
- YLIEFF M.Y., P. PONCIN, C. MICHEL, J. VOSS et J.C. RUWET (1997b). — Using a numeric imaging tool to model space utilisation modes during reproduction in the Mediterranean labrid fish *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775) : preliminary results. *In Lectures and Poster Abstracts of the 4th Benelux Congress of Zoology*, p. 14, Utrecht, the Netherlands, 14-15 November 1997.
- YLIEFF M.Y., P. PONCIN, C. MICHEL, J. VOSS, J.C. RUWET (1998b). — The use of topographic numeric imaging tools and computerized video tracking systems to study the reproductive behavior in fish : towards a « field-lab » integrative approach. *In Program & Proceedings book of « Measuring Behavior '98 »*, 2nd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research, p. 303-304, Groningen, the Netherlands, 18-21 August 1998.