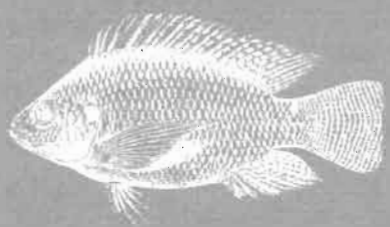
L'éthologie



L'éthologie utilise un large champ de disciplines, telles la génétique, la physiologie, l'écologie, la biologie du développement, l'évolution... pour converger vers une vision intégrée de l'organisme, de son fonctionnement et de ses interactions avec son milieu. Si, parmi les vertébrés, le comportement des oiseaux et des mammifères est très étudié, celui des poissons est encore assez mal connu à quelques exceptions près, notamment pour les espèces affectionnées par les aquariophiles. La plupart des études concernant les poissons africains portent sur deux familles, les Mormyridae, en raison de leur spécificité dans le domaine de la communication (signaux électriques), et les Cichlidae, en raison de leur importance économique mais également en science évolutive, avec les « foules d'espèces » (species flocks des anglo-saxons) des grands lacs africains (voir p. 83).

Fonctions et structure des comportements

Un comportement est composé d'une série d'actions déterminées, favorables à la pérennité de l'individu ou de l'espèce, en réponse à une information. Ce stimulus peut être externe (fourni par l'environnement : variations des conditions physiques du milieu, présence d'un prédateur ou d'un congénère...) ou interne (fourni ou détenu par l'individu : changement dans la concentration d'une hormone dans le sang...). Pour être efficaces, ces actions doivent être organisées dans le temps et l'espace. Il est donc nécessaire de faire coïncider la réponse avec le stimulant (GUYOMARC'H, 1995). On subdivise généralement les comportements en quatre grands types (GUYOMARC'H, 1995) :

- les comportements dits de maintenance (phases de repos) ;
- les comportements alimentaires (stratégies exploratoires, prise ou capture...) ;
- les comportements dits agonistique, pour écarter les compétiteurs intra- ou interspécifiques d'un territoire où l'animal se nourrit et (ou) se reproduit ;
- les comportements reproducteurs (accouplement, aménagement du site de ponte, construction d'un nid, ponte, soins aux jeunes...).

LES FONCTIONS DES COMPORTEMENTS

D'une part, l'organisme agit directement sur son environnement abiotique ou biotique. Il s'agit alors d'une action directe : fuite devant un prédateur, recherche de la nourriture, formation d'un nid... Ce sont ce que l'on appelle les comportements de premier ordre qui contribuent directement à la survie ou à la reproduction de l'organisme.

HISTOIRE DE L'ÉTHOLOGIE DES POISSONS AFRICAINS

Dès 1950, BAERENDS et BAERENDS VAN ROON sont les précurseurs de l'étude comportementale des Cichlidae. Mais ce sont les chercheurs de l'université de Liège, avec RUWET et VOSS (1966) puis VOSS (1977, 1981), qui ont produit les travaux les plus conséquents sur les tilapias *lato sensu*. Ceux-ci ont permis l'acquisition d'informations sur la systématique et des applications directes dans la mise en place d'élevages de cette « carpe africaine ». Dans le même temps, WICKLER (1962) s'est intéressé au mimétisme chez ces poissons. Dans les années 1980-1990, les études se sont étendues aux poissons des grands lacs : Tanganyika (KAWANABE *et al.*, 1997), Malawi (RIBBINK *et al.*, 1983 b ; HERT, 1989) et Victoria (CRAPON DE CRAPONA, 1982 ; CRAPON DE CRAPONA et FRITZSCH, 1984 ; GOLDSCHMIDT, 1991 ; FERMON, 1997). Cela dans la mesure où le comportement pouvait être une des clés de l'explication des « foules d'espèces », comme le supposaient déjà les travaux précurseurs de FRYER et ILES (1972) et de GREENWOOD (1991).
Les Mormyridae, quant à eux, ont intéressé les chercheurs par leur particularité de pouvoir produire de l'électricité. Les études effectuées sur ces poissons ont donc été dans un premier temps principalement liées à des problèmes physiologiques et neurologiques pour comprendre la production et l'utilisation de l'électricité par ces poissons. Puis différents travaux ont permis de mettre en évidence que les décharges pouvaient avoir un caractère spécifique, variaient également en fonction du comportement social, de l'état physiologique et du sexe du poisson, de façon comparable aux chants des oiseaux. Pour une bibliographie complète, on pourra consulter les ouvrages suivants : KRAMER, 1990, 1996 ; HOPKINS, 1986 ; MOLLER, 1995.

Mais l'organisme peut aussi établir une relation avec un autre animal et influencer son comportement, ce qui implique, dans ce cas-là, une communication entre les individus en présence. C'est le cas des parades nuptiales ou de la défense de territoire. Ces comportements de deuxième ordre contribuent ainsi :

- à la synchronisation des cycles individuels d'activité ;
- à la sélection des activités des partenaires ;
- à la régulation des distances et des activités des partenaires ;
- à l'ajustement physiologique des individus en interaction ;
- à l'ajustement psychologique et (ou) ontogénétique ; en effet, le mode de circulation et la qualité des informations dans les groupes sociaux induisent une différenciation individuelle des rangs et des styles de comportement qui se révèlent utiles au bon fonctionnement des structures sociales.

Il existe bien sûr des relations entre les deux types d'action et il est parfois difficile de les différencier, d'autant que les organes mis en cause dans ces deux types de comportement sont souvent les mêmes. Par exemple, les signaux électriques permettent aux Mormyridae de se situer dans l'environnement et de détecter un obstacle ou une proie (électrolocalisation) mais sont également des signaux de communication entre individus.

STRUCTURE DES COMPORTEMENTS

Les comportements ont une structure qui possède des caractéristiques et des propriétés bien définies.

Ils s'organisent en systèmes : un comportement est constitué d'un ensemble d'événements qui s'agencent entre eux de façon graduelle ou discontinue. Une espèce dispose, pour un mode de signal donné (couleur, sons...), d'un ou plu-

sieurs systèmes structurés de signaux (« répertoires »). Par exemple, chez *Astatotilapia brownae,* un Cichlidae endémique du lac Victoria, les combats sont ritualisés et, à une posture particulière, une autre va succéder d'une manière relativement constante (fig. 76). Une position en « T » sera la plupart du temps suivie d'une position « carrousel » précédant elle-même le plus souvent la fuite d'un des protagonistes, avec la perte de son patron de coloration agressif (FERMON et VOSS, 1990).

Ils fonctionnent en multimodalité : l'envoi d'un message peut être lié à l'utilisation de différents types de signaux qui se renforcent et (ou) se complètent. Par exemple, chez *Astatotilapia burtoni,* l'agressivité d'un mâle est énoncée par l'association de deux composantes, une locomotrice (position verticale) et une pigmentaire (inclinaison de la barre lacrymale), lors de combats (HEILIGENBERG, 1974).

La structure des comportements est en général très spécifique étant donné le cadre fonctionnel intraspécifique. Lors de confrontations entre congénères chez les Cichlidae, la position latérale est suivie d'un carrousel chez *A. brownae,* alors que chez *Neolamprologus fasciatus* elle est suivie principalement d'une phase « face-à-face » (fig. 76) (FERMON et VOSS, 1990 ; BUSSON, 1996).

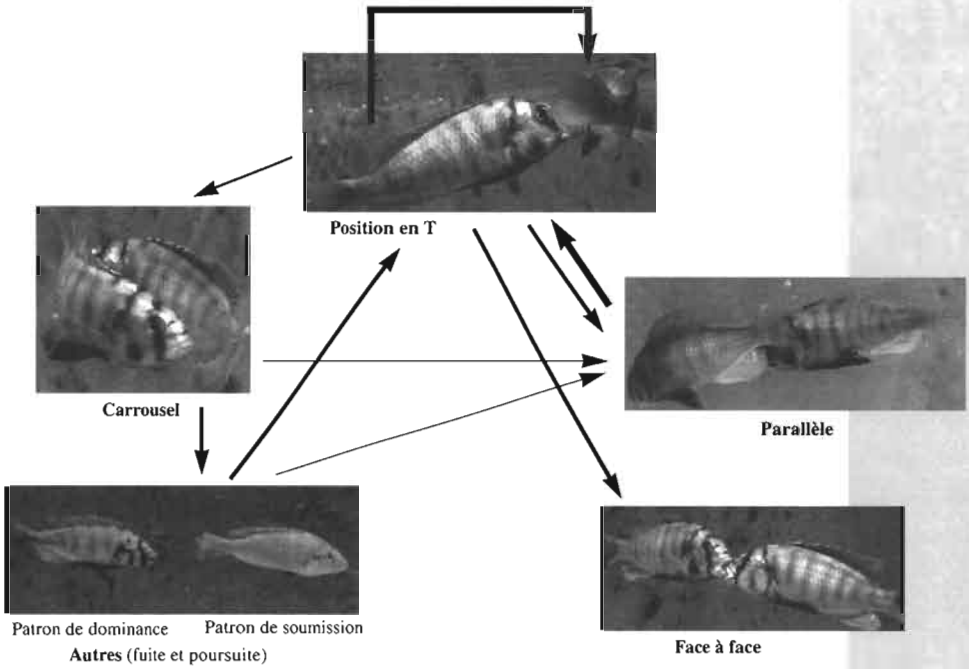
Enfin, les comportements varient de façon graduelle. À l'intérieur d'une même espèce, l'expression générale d'un comportement peut varier d'un individu à l'autre en fonction de l'âge, du sexe mais aussi du rang social ou de l'état physiologique... Par exemple, les femelles *Haplochromis* « velvet black » du lac Victoria prendront le patron d'agressivité des mâles et deviendront territoriales lors de l'incubation (WITTE, *com. pers.* ; FERMON, *obs. pers.*).

Les différents signaux comportementaux : la communication

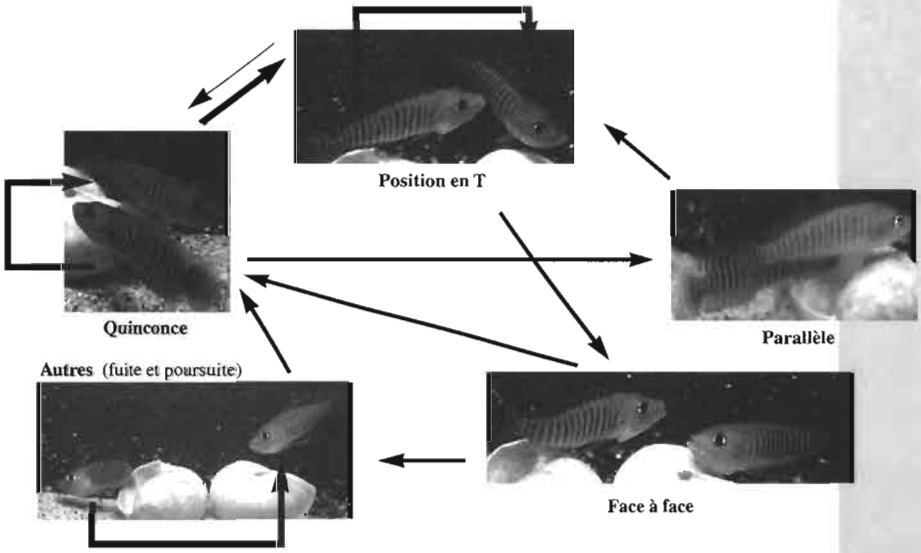
Communiquer, c'est transmettre des signaux et des informations entre un émetteur et un récepteur. Dans le règne animal, la communication emprunte des canaux sensoriels très divers ; on sait maintenant qu'une espèce de poisson peut utiliser divers modes de communication, ce qui correspond à un moyen de réduire les risques de mauvaise interprétation des messages provenant d'un seul canal sensoriel, mais permet également de mieux cibler le destinataire. Dans les milieux aquatiques où cohabitent de nombreuses espèces, il peut être indispensable de se faire reconnaître de ses congénères, ne serait-ce que pour se reproduire. Et, dans la mesure où la vision ne peut rendre que des services limités la nuit, ou dans les eaux turbides ou encombrées de végétation, il y a tout intérêt à développer d'autres modes de communication spécifiques permettant de faire passer des messages précis et rapides. C'est le cas de la perception olfactive ou gustative de messages chimiques, des signaux électriques et des sons.

SIGNAUX VISUELS

Beaucoup de poissons communiquent visuellement par des mouvements du corps et (ou) des patrons de coloration. Ces signaux visuels sont privilégiés chez certaines familles comme les Cichlidae ou les Cyprinodontidae.



Haplochromis (Astatotilapia) brownae (lac Victoria) (Photos M. BOCKIAU & Y. FERMON)



Neolamprologus multifasciatus (lac Tanganyika) (Photos F. BUSSON)

FIGURE 76

Attitudes de combat entre mâles chez deux espèces de Cichlidae (d'après FERMON et VOSS, 1990 ; BUSSON, 1996).

L'attitude du corps est un signal qui est perçu par les autres poissons. Ce mode de communication est surtout utilisé lors de rencontres entre rivaux ou lors de parades nuptiales. BAERENDS et BAERENDS VAN ROON (1950) ont, les premiers, proposé pour les Cichlidae une nomenclature des attitudes. Certaines sont communes à de nombreuses espèces. Par exemple, en position « latérale », un Cichlidae menacé peut sembler plus gros si ses nageoires médianes et pelviennes sont déployées (fig. 76). De même, en position « face-à-face », le poisson menacé tourne sa tête vers l'attaquant en gonflant ses opercules et ses membranes branchiostèges. Inversement, les poissons effrayés se font les plus petits possible en rabattant leurs nageoires sur le corps. Cependant, en établissant pour une même famille le catalogue des postures, leur ordre d'apparition, leur agencement et leur durée respective, on note des différences spécifiques qui peuvent jouer un rôle important, en particulier comme barrière reproductrice lors des parades nuptiales.

NOBLE et CURTIS émirent pour la première fois, en 1939, l'opinion que la parure nuptiale d'*Hemichromis bimaculatus* n'avait pas seulement un but ornemental. Mais c'est au cours des années soixante que l'on a mis réellement en évidence le rôle des structures colorées dans la communication entre individus. On a en effet démontré que le patron de coloration à un moment donné pouvait jouer un rôle important dans le comportement social et (ou) sexuel. De manière générale, chaque poisson possède une gamme de livrées déterminée et spécifique constituée de diverses structures colorées dont la configuration globale est caractéristique de l'espèce. Cependant, sous l'effet de facteurs internes d'ordre physiologique ou émotionnel (variation du taux d'une hormone dans le sang, par exemple) ou de facteurs externes environnementaux (présence d'un congénère, changement de température...), de nombreuses espèces peuvent changer de patron de coloration (fig. 77). Les pigments sont groupés dans des cellules particulières, les chromatophores, dont l'aspect peut changer au point de modifier l'apparence de l'animal de manière quasi instantanée, en se contractant ou en se dilatant. Les caractères de la pigmentation et le jeu des livrées diffèrent chez les Cichlidae en étroite relation avec le comportement de reproduction et les soins aux jeunes (VOSS, 1983). Chez les espèces comme les *Tilapia*, où les deux partenaires restent longtemps ensemble et assurent conjointement la défense du territoire et la protection des œufs, le jeu de livrées est complexe mais reste cependant très comparable chez le mâle et la femelle. Au contraire, chez les Cichlidae où la durée du couple est réduite à la ponte et où un seul des deux partenaires assure les soins aux alevins (*Sarotherodon, Haplochromis, Labeotropheus, Pseudotropheus*...), la gamme des livrées est restreinte mais avec un dimorphisme sexuel important.

SIGNAUX TACTILES

Les contacts physiques peuvent aussi être un mode de communication. Lors des parades nuptiales, des contacts s'établissent entre les deux partenaires. Chez *O. mossambicus*, le mâle touche la papille génitale de la femelle et connaît ainsi l'état sexuel de cette dernière. De façon comparable, chez les *Haplochromis* spp., l'attouchement de la nageoire anale des mâles par les femelles est un facteur déterminant de l'éjaculation et de la fertilisation des œufs dans les bouches des femelles (WICKLER, 1962 ; HERT, 1986 ; FERMON, 1997). Chez de nombreux Mormyridae, on peut observer qu'une stimulation manuelle entraîne un mouve-

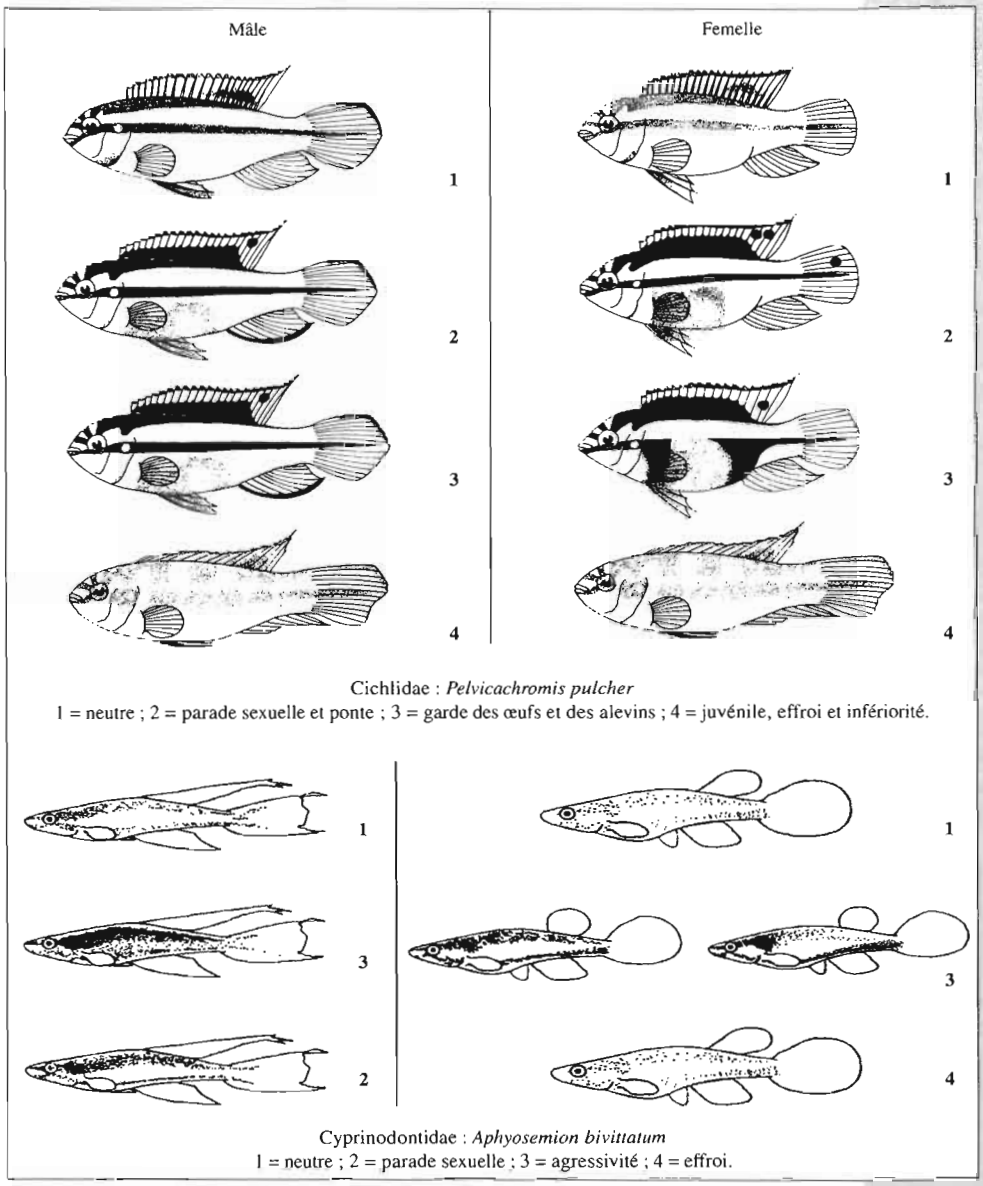


FIGURE 77
Patrons de coloration chez *Pelvicachromis pulcher* (simplifié d'après VOSS, 1977) et *Aphyosemion bivittatum* (d'après EWING et EVANS, 1973).

ment de flexion de la nageoire anale (KIRSHBAUM, 1987). Ce réflexe peut faciliter la fertilisation des œufs en formant un canal d'écoulement du sperme.

Cependant, surtout dans les situations agonistiques, la frontière entre action de communication et combat est souvent difficile à établir. Par exemple, lors des postures « bouche à bouche » chez les Cichlidae, les deux individus s'attrapent par la mâchoire et se repoussent. Dans les positions en « T », un des protagonistes envoie de l'eau par des mouvements de queue vers la tête de l'autre (BAERENDS et BAERENDS VAN ROON, 1950 ; FERMON et VOSS, 1990) (fig. 76).

SIGNAUX HORMONAUX (CHIMIQUES)

La communication chimique joue un rôle particulièrement important en milieu aquatique car l'eau peut transmettre des messages chimiques sur de grandes distances (SAGLIO, 1992). Selon le type de connexion neurologique finale des récepteurs, on distingue deux catégories majeures de communication chimique : l'olfaction et le goût. Les récepteurs olfactifs sont situés dans les cavités nasales. Les récepteurs du goût peuvent être répartis sur tout le corps, mais sont généralement concentrés au niveau des barbillons, des nageoires filamenteuses, de la zone des branchies et de la bouche (NELISSEN, 1991).

Les poissons sont capables de réagir sélectivement à la perception de substances produites par leurs congénères, leurs proies ou leurs prédateurs. On désigne sous le nom de phéromones les substances émises par un animal et perçues par un individu chez lequel elles déclenchent une réaction immédiate. Elles ont généralement une durée d'action éphémère. On distingue les phéromones incitatrices qui induisent une modification immédiate du comportement du récepteur et les phéromones modificatrices qui provoquent un changement de l'état physiologique de l'individu qui les capte. C'est à cette dernière catégorie qu'appartiennent les phéromones sexuelles qui influencent l'apparition et la synchronisation des activités reproductrices des mâles et des femelles. Ainsi, il a été démontré que les femelles du Cichlidae *Haplochromis (= Astatotilapia) burtoni* prêtes à pondre produisent des signaux chimiques qui stimulent l'activité sexuelle des mâles de leur espèce (CRAPON DE CRAPONA, 1980). En conditions expérimentales, il a été montré que les femelles ovulantes de *Clarias gariepinus* préféraient les eaux des bassins des mâles plutôt que celles des femelles en raison des phéromones qu'ils émettent (RESINK *et al.*, 1989). Ces substances jouent également un rôle important dans les soins parentaux. Expérimentalement, on a mis en évidence que les parents d'*Hemichromis bimaculatus* reconnaissent leurs propres jeunes mais pas ceux d'une portée hétérospécifique. De même, les jeunes sont attirés par les substances chimiques émises par leurs congénères (KÜHME, 1963, 1964).

Les substances chimiques peuvent également jouer un rôle dans la détection des proies ou des congénères. Le poisson électrique *Malapterurus electricus* réagit lorsqu'on le met en contact avec du mucus d'une proie ou d'un conspécifique. Cette réaction disparaît si l'on sectionne les récepteurs gustatifs (BAUER, 1968).

SIGNAUX SONORES

Le milieu aquatique est loin d'être le « monde du silence ». Les poissons ne sont pas muets comme on le pense parfois, et de nombreuses espèces produisent des sons. Ceux produits par les poissons-chats du genre *Synodontis* sont bien connus des pêcheurs africains qui leur ont donné le nom de « konkon », en référence aux grognements qu'ils émettent lorsqu'on les sort de l'eau.

On distingue trois grandes catégories de signaux sonores :

- les sons stridents émis par la friction des dents (fig. 78) ou des épines des nageoires ;
- les sons résultant des mouvements de nage ;

- les sons provenant de la vessie natatoire qui agit comme une caisse de résonance quand elle est activée par certains muscles.

La communication sonore des poissons africains est encore peu connue, mais il existe un certain nombre de travaux qui tendent à montrer qu'elle joue un rôle important dans les relations sociales. Ainsi, dans la famille des Cichlidae, *Hemichromis bimaculatus* peut émettre et recevoir des signaux sonores (ROWLAND, 1978). NELISSEN (1978) a pu montrer, pour différentes espèces proches de Cichlidae du lac Tanganyika, que l'utilisation de la communication sonore variait selon le mode de vie. *Simochromis diagramma* et *S. babaulti*, poissons diurnes, présentent plusieurs patrons de coloration, mais des signaux acoustiques peu diversifiés. On constate le phénomène exactement inverse chez *Tropheus moorii*, *T. brichardi* et *T. duboisi* qui sont des espèces nocturnes. Certains Mormyriformes peuvent également émettre et détecter des signaux sonores dont on connaît encore peu la signification biologique. Il est probable que ces signaux proviennent de la vessie natatoire. On a découvert qu'ils jouaient un rôle important dans le comportement reproducteur de *Pollimyrus isidori* et une nomenclature de ces signaux a pu être établie pour cette espèce (CRAWFORD *et al.*, 1986). Les mâles territoriaux produisent des grognements, des gémissements, des grondements durant leur parade sexuelle, alors que des craquements et des hululements sont produits durant des comportements d'attaque. Les signaux acoustiques des mâles territoriaux pourraient être des signes d'avertissement à l'égard des congénères les informant de la présence des sites de reproduction et leur localisation.

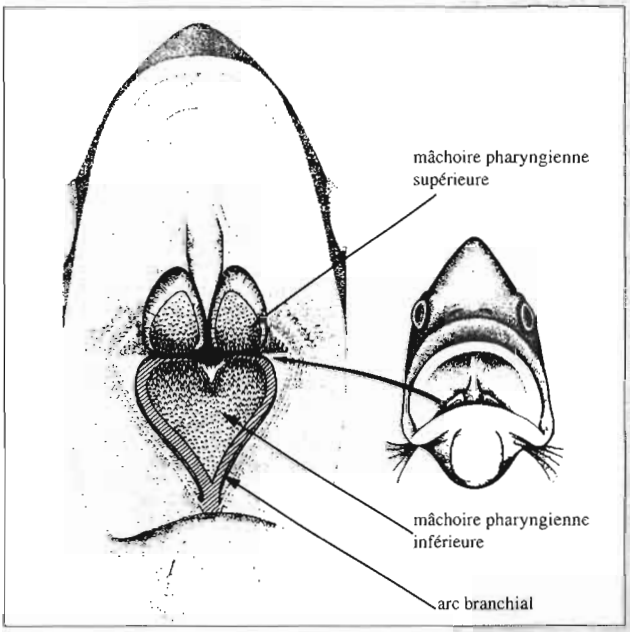


FIGURE 78
Mâchoires pharyngiennes d'*Oreochromis mossambicus* (d'après LANZING, 1974).
Le frottement des mâchoires provoque l'émission de son.

SIGNAUX ÉLECTRIQUES

De nombreux organismes sont sensibles aux déformations d'un champ électrique (chez les poissons africains, on peut citer *Xenomystus* et *Papyrocranus*), mais peu sont capables de générer eux-mêmes de l'électricité. Dans les eaux douces africaines, certaines familles de poissons ont pourtant développé un système électro-sensoriel suffisamment complexe pour qu'il puisse jouer un rôle comportemental primordial et devenir un moyen privilégié de communication. C'est le cas des poissons dits faiblement électriques qui émettent, pratiquement en permanence, des décharges de quelques dixièmes de volt à un volt. Selon le rythme des décharges, on distingue des espèces émettant de façon pulsatoire (Mormyridae, environ 250 espèces) ou ondulatoire (Gymnarchidae, une seule espèce) (fig. 79). Dans les deux cas, ce sont

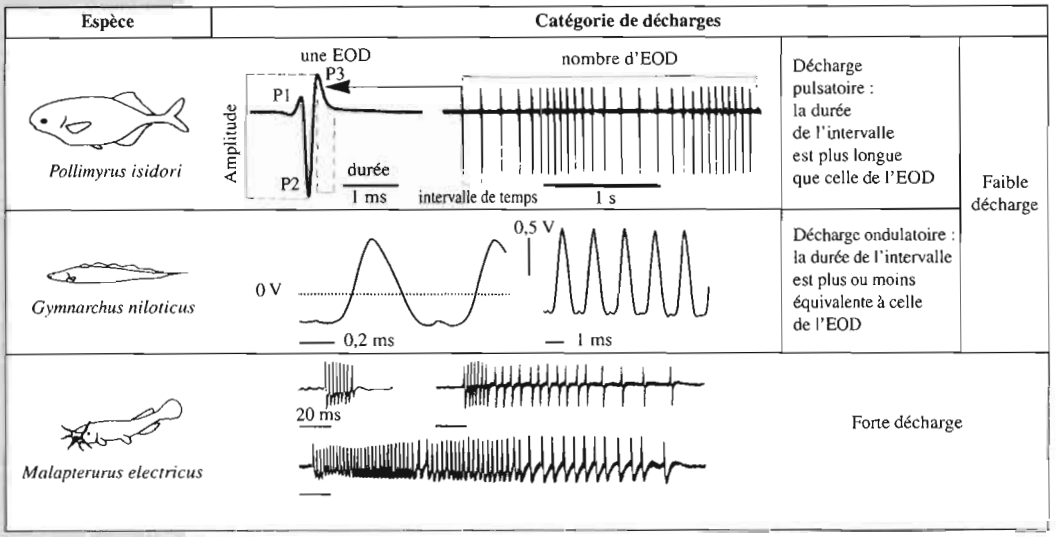


FIGURE 79

Les grandes catégories de décharges chez les poissons électriques africains (d'après CRAWFORD, 1991 ; BENNET, 1971 ; BELBENOIT *et al.*, 1979).
Pour étudier les signaux électriques, différentes caractéristiques sont prises en compte. Chez les poissons à faible décharge, il s'agit de la forme, de la durée et du nombre de phases (P) de la décharge isolée (EOD, Electric Organ Discharge), mais aussi de l'organisation temporelle des séries de décharges. Chez *Malapterurus electricus*, on s'intéresse à la structure globale de la salve (durée totale, nombre de séries de décharges, nombre d'EOD par série...).

des cellules musculaires modifiées (électrocytes), situées dans le pédoncule caudal chez les Mormyridae ou rayonnant à partir de ce dernier chez les Gymnarchidae, qui sont responsables de cette production d'électricité (fig. 80). Le champ électrique qui en résulte est dirigé de la queue vers la tête. Les signaux électriques sont reçus et analysés par un système récepteur extrêmement sensible. Ces électrorécepteurs, innervés par des fibres nerveuses issues de la ligne latérale, sont distribués sur les parties périphériques du corps (ventre et dos), mais sont plus nombreux sur la tête (fig. 80).

Une première fonction de ce système électro-sensoriel est de permettre à l'animal de se repérer par rapport à son environnement. Le poisson est prévenu de l'existence d'un obstacle par la déformation du champ électrique que celui-ci induit. Cette fonction d'électrolocalisation peut avantageusement être mise à profit pour la recherche et la détection de proies (VON DER EMDE, 1990). Ce système joue aussi un rôle social important, surtout chez les Mormyridae. Les décharges de ces poissons ne sont pas perceptibles par l'homme, mais elles peuvent être enregistrées et visualisées à l'aide d'un oscilloscope. On s'est ainsi rendu compte de la grande diversité des signaux électriques émis, tant en ce qui concerne leur forme que leur fréquence ou leur rythme. Les caractéristiques de la décharge électrique peuvent constituer une véritable signature spécifique permettant la reconnaissance entre congénères. Celle-ci peut être utilisée en systématique pour différencier des espèces morphologiquement voisines (HOPKINS, 1981 ;

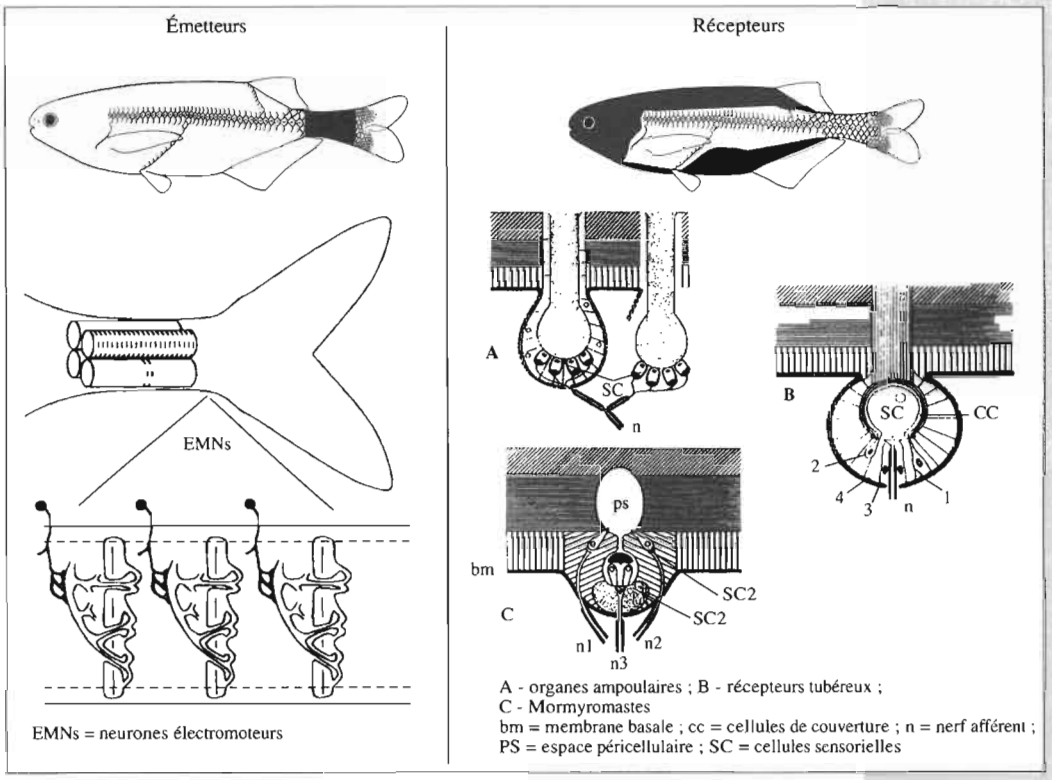


FIGURE 80
Émetteurs et récepteurs électriques chez les Mormyridae (cas de *Brienomyrus niger*) (d'après SZABO, 1974 ; WESTBY, 1984).

CRAWFORD et HOPKINS, 1989 ; voir p. 97). Les caractéristiques des signaux peuvent également varier en fonction du sexe ou de l'état physiologique des individus à l'intérieur d'une même espèce. Les poissons peuvent ainsi transmettre des informations sur leur état d'agressivité ou de maturation sexuelle, ou encore sur leurs rangs hiérarchiques respectifs. Les interruptions du rythme de décharge constituent le plus souvent un signe de soumission. Les accélérations de rythme sont, elles, souvent corrélées à des comportements d'attaque, et les individus dominants émettent en général à des fréquences élevées (KRAMER, 1974, 1978 ; KRAMER et BAUER, 1986). De nombreux Mormyridae vivent, périodiquement ou non, en bancs et échangent continuellement des informations qui assurent la structuration spatiale et sociale du groupe (MOLLER et SERRIER, 1986 ; SQUIRE, 1981 ; GRAFF, 1986, 1989 ; MOLLER *et al.*, 1989). On peut s'imaginer que, lorsque des centaines d'individus appartenant à différentes espèces de poissons électriques cohabitent, il doit se produire une véritable « cacophonie » électrique. Comment dans ces conditions percevoir les messages d'un congénère sans risques de brouillage ? Les électrorécepteurs ont en réalité des capacités de filtrage comparables à celles des récepteurs auditifs. De plus, ils présentent une sensibilité maximale pour les stimulations électriques dont les composantes en fréquences et en phases correspondent précisément à celles de la décharge de l'espèce (fig. 80). On a découvert plus récemment (HAGEDORN *et al*, 1990 ; BARON *et al.*, 1994) que certains poissons autres que les Mormyridae et les Gymnarchidae étaient capables d'émettre de faibles décharges électriques. C'est le cas de plusieurs poissons-chats

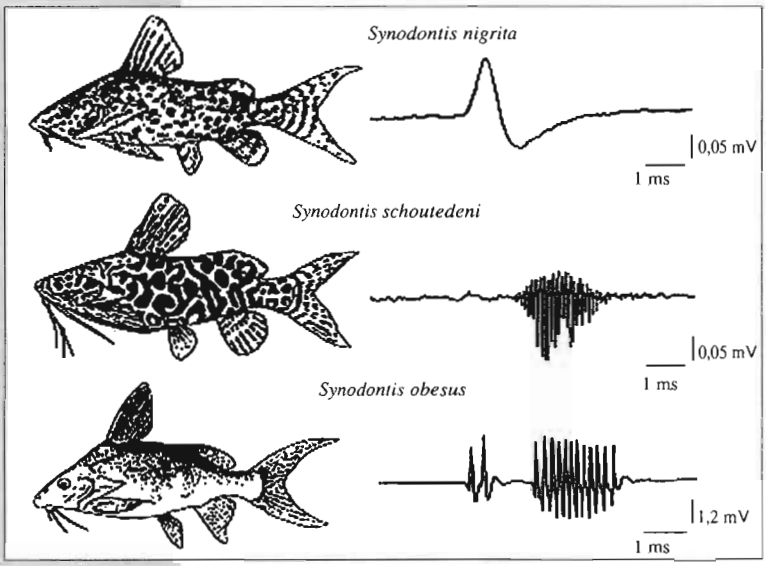


FIGURE 81
Production de signaux électriques chez trois espèces du genre *Synodontis* (d'après HAGEDORN *et al.*, 1990).

des genres *Clarias* ou *Synodontis* (fig. 81). Le champ des découvertes reste certainement encore ouvert dans ce domaine. À côté de ces poissons faiblement électriques, d'autres sont capables de générer des décharges de forte intensité. Ils sont représentés en Afrique par la famille des Malapteruridae qui ne comporte qu'un seul genre. Chez les *Malapterurus*, les électrocytes se développent à partir des muscles pectoraux et sont répartis sur pratiquement toute la surface du corps. La production d'électricité est intermittente et se fait par salves (fig. 79) comportant une ou plusieurs séries de décharges. Une salve peut ainsi durer jusqu'à 30 secondes et contenir plus de 1 000 décharges. L'amplitude de ces dernières varie avec la taille du poisson et peut atteindre 350 volts chez un individu de 50 cm de longueur. Il s'agit là d'une arme redoutable, mais le *Malapterurus* semble ne pas limiter l'utilisation de son potentiel électrique à l'attaque des proies ou à sa propre défense. Une typologie des salves de décharges émises par les *Malapterurus* permet de les classer en cinq catégories (MOLLER, 1995). Quatre d'entre elles sont directement liées à des activités de prédation ou de protection. Une cinquième n'est utilisée qu'au cours de confrontations entre congénères (RANKIN et MOLLER, 1992). Mais, dans la mesure où ce type d'émission ne concerne toujours qu'un seul des protagonistes (qu'il soit le dominant ou le dominé), il est difficile de déterminer si celle-ci a une réelle valeur en tant qu'élément de communication ou si elle n'est que le reflet du degré d'excitation de l'individu. Pourtant, des observations en laboratoire (KASTOUN, 1971, 1972 ; RANKIN, 1984 ; RANKIN et MOLLER, 1986, 1992) permettent de supposer que, associées à d'autres systèmes sensitifs (gustatifs, olfactifs et chimiques), les décharges électriques des *Malapterurus* jouent un rôle dans les relations inter- et intraspécifiques.

Écologie et comportement

Les comportements reproducteurs, sociaux et alimentaires reprennent les attitudes actives des poissons et leurs adaptations aux contraintes externes afin d'assurer leur survie et leur propagation.

COMPORTEMENTS REPRODUCTEURS

Pour s'assurer le meilleur succès reproducteur possible, les poissons ont des stratégies diverses qui sont génétiquement codées. Celles-ci se traduisent par des comportements sexuels et reproducteurs souvent complexes.

HISTOIRE DES POISSONS ÉLECTRIQUES

Depuis l'Antiquité, les poissons fortement électriques ont fasciné les hommes. On retrouve des représentations de *Malapterurus electricus* peintes sur des tombes égyptiennes à Saqqarah. Il était considéré comme le « protecteur des poissons » et tout pêcheur subissant une décharge de sa part était tenu de libérer l'ensemble de sa pêche. Le nom de « poisson tonnerre » ou « poisson trembleur » lui avait été attribué par les anciens Arabes.
Plus près de nous, le jésuite Nicolao GODIGNO raconte avec émerveillement, en 1615, comment des poissons morts sont ramenés à la vie lorsqu'ils sont mis en contact avec un *Malapterurus* fraîchement pêché.
On a observé également des Mormyridae (*Petrocephalus, Mormyrus* et *Marcusenius*) peints dans des scènes de pêche sur les bas-reliefs de tombes à Giza et Saqqarah. Un véritable culte était même voué aux *Mormyrus*. Mais, s'agissant là d'un poisson émettant des décharges imperceptibles par l'homme, il est difficile d'attribuer cette vénération à ses caractéristiques électriques. Au début des années cinquante, H. LISSMANN ouvrait la voie à l'étude des poissons produisant de faibles décharges électriques. En expédition au Ghana, il s'aperçut que les fleuves fourmillaient d'électricité « vivante » (LISSMANN, 1951). Il suffit pour s'en convaincre de plonger dans l'eau deux fils de cuivre reliés à un amplificateur et d'entendre les crépitements qui sont la manifestation de l'activité électrique des poissons.

FIGURE 82
Mormyrus sp. coiffé de la couronne hathorique (Musée du Louvre - Photo Revue française d'aquariologie).

Choix et compétitions sexuels

Chez beaucoup d'espèces de poissons, il n'existe pas de choix actif du partenaire sexuel. En revanche, quand ce choix existe, il est généralement le fait de la femelle et peut être basé sur la recherche d'un bénéfice immédiat ou d'un bénéfice lié au potentiel génétique du partenaire.

La recherche d'un bénéfice immédiat ou matériel a pour but d'augmenter les chances de dispersion de ses gènes et de leur pérennité. Cela se traduit généralement par une sélection active portant par exemple sur les meilleurs constructeurs ou protecteurs : choix du mâle possédant le plus grand nid, chez *Cyrtocara (= Copadichromis) eucinostomus* (MCKAYE, 1983) ; choix d'un partenaire de grande taille, chez *Sarotherodon* (voir encadré « Petites femelles pour grands mâles »).

Dans la recherche d'un bénéfice lié au potentiel génétique du partenaire (« choix des bons gènes »), les mâles arborent généralement des couleurs brillantes qui sont faites pour attirer les femelles. Les plus colorés ont un succès plus important, comme chez les Cichlidae incubateurs buccaux et en particulier ceux des lacs Malawi et Victoria (MCKAYE, 1991). On observe le même dimorphisme chez les *Aphyosemion* (Cyprinodontidae) (fig. 83). Chez les Cichlidae, certains caractères sexuels secondaires jouent un rôle attractif très important lors de la parade. Ce sont des leurres comme les ocelles sur la nageoire anale des haplochromines, les spots sur les nageoires pelviennes des *Cyatopharynx* et des *Ophthalmotilapia* (fig. 84). Il est possible que les signaux électriques chez les

FIGURE 83
Voir planches couleur hors-texte.

PETITES FEMELLES POUR GRANDS MÂLES

Chez les incubateurs buccaux, le nombre d'œufs incubés dépend de la taille de la cavité buccale et donc de la taille du parent prodiguant ce type de soins. Chez *S. melanotheron*, incubateur paternel, les mâles de petite taille ne peuvent pas incuber de manière efficace tous les œufs pondus par une femelle de taille comparable car ils occuperaient alors 90 % de leur cavité buccale.
Au cours de la croissance, le volume de la cavité buccale augmente plus rapidement chez le mâle que le volume de ponte chez les femelles. Ce n'est donc qu'à partir d'une taille donnée que le mâle peut s'occuper de la totalité de la ponte d'une femelle, même de petite taille (LEGENDRE et TRÉBAOL, 1996).
Les femelles s'appariant avec des mâles plus grands qu'elles s'assurent ainsi de l'efficacité de l'incubation.

Mormyridae jouent un rôle comparable à celui de la coloration.

Au cours de leur choix, les femelles sont soumises à d'autres contraintes comme les risques de jeûne forcé ou pour le moins de compétition alimentaire. Chez *Tropheus moorii*, un Cichlidae endémique du lac Tanganyika, la femelle va se nourrir dans le territoire du mâle quelques jours avant de se reproduire (YANAGISAWA et NISHIDA, 1991). La richesse en ressources du territoire du mâle peut alors devenir un facteur important. Le choix est également limité par l'attitude des membres de l'autre sexe. Un mâle territorial peut passer un certain temps à chasser des intrus et d'autres individus peuvent alors venir féconder les œufs déjà déposés par la femelle présente dans ce territoire, comme c'est le cas chez *Pseudocrenilabrus philander* (RIBBINK et CHAN, 1989). Lorsqu'on a affaire à des structures de harems, un mâle monopolise l'ensemble des femelles, comme par exemple chez *Ctenochromis horei* dans le lac Tanganyika (OCHI, 1993 a). Le choix des femelles est alors bien réduit et peut entraîner une compétition importante. Dans certaines colonies de poissons conchylicoles, presque toutes les interactions agressives entre femelles sont régulées par le mâle. C'est le cas chez *Neolamprologus ocellatus* dont le mâle polygame garde les coquilles d'escargot qui serviront d'abri et de site de ponte aux femelles (WALTER et TRILLMICH, 1994). La compétition reproductive intraspécifique la plus courante entre mâles met en jeu des conflits liés à la défense d'un territoire (voir plus loin « Vie sociale, conflit et coopération »).

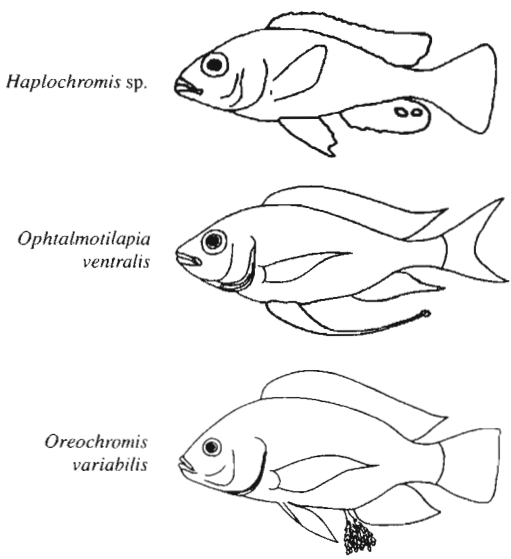


FIGURE 84
Différents types de leurres attractifs pour les femelles chez les Cichlidae (d'après FRYER et ILES, 1972 ; GOLDSCHMIDT, 1991).

Les différents systèmes reproductifs

Polygamie

Dans la mesure où les mâles sont capables de produire assez de sperme pour se reproduire plus souvent que les femelles, la polygynie est fréquente. Si les mâles ne prodiguent pas de soins parentaux, on trouve une structure territoriale avec un mâle polygame ; c'est le cas des poissons qui vivent en harem (comme *Neolamprologus brichardi*) (von Siemens, 1990). Lorsque les mâles protègent les œufs, ils peuvent s'occuper de plusieurs portées et peuvent alors se reproduire avec plusieurs femelles. Il semble que ce soit le cas chez le Mormyridae *Pollimyrus isidori*. Chez les Cichlidae incubateurs buccaux maternels, les femelles peuvent incuber en même temps des œufs fécondés par plusieurs partenaires (*Cyrtocara (= Copadichromis) eucinostomus* du lac Malawi) (McKaye, 1983).

Monogamie

Les espèces monogames pratiquent généralement des soins aux jeunes biparentaux. Après la ponte, les deux parents restent associés durant toute la durée des soins aux jeunes. Une bonne partie des espèces de Cichlidae, dont les *Tilapia*, les Lamprologini, sont monogames et dans certains cas les couples peuvent même se former à vie. C'est également le cas pour d'autres espèces comme *Bagrus meridionalis* dans le lac Malawi (McKaye *et al.*, 1994).

Stratégies alternatives des mâles : mâle satellite ou mâle dominant

Selon l'âge de l'individu, la stratégie peut varier : par exemple, un mâle d'une espèce de taille importante pourra se constituer un territoire de reproduction pour y attirer les femelles. En revanche, un mâle plus petit de la même espèce peut adopter une tactique différente en prenant un patron de femelle et en essayant de fertiliser les œufs lors de la parade nuptiale d'une femelle avec un mâle territorial. Il existe un stade intermédiaire avec des poissons semi-territoriaux qui essaient d'attirer les femelles mais de façon épisodique. Leur territoire se situe alors en dehors du substrat habituel de l'espèce. Cette stratégie a été observée (Kuwamura, 1987 b ; Ribbink et Chan, 1989) chez des espèces de Cichlidae incubateurs buccaux comme *Pseudosimochromis curvifrons* et *Pseudocrenilabrus philander*.

Autres stratégies

On ne connaît que peu d'exemples de *changement de sexe* chez les poissons africains. Des cas d'inversion sexuelle, dans le sens mâle-femelle, ont été observés chez un poisson d'eau saumâtre, *Polydactylus quadrifilis* (Loubens, 1966). Le cas inverse peut se produire occasionnellement chez le Cichlidae *Melanochromis auratus* du lac Malawi. Chez certains Cichlidae du lac Victoria, en particulier *Haplochromis* « velvet black », quelques individus, tout en présentant l'ensemble des caractères sexuels externes des mâles, se révèlent en fait *hermaphrodites* (Fermon, *com. pers.*). L'hermaphrodisme simultané (les gonades mâles et femelles sont fonctionnelles de concert), uniquement connu chez les poissons récifaux, et la *reproduction sexuée et asexuée*, connue chez les *Rivulus* et les Poeciliidae, n'ont pas été observés chez les poissons africains.

De la reproduction aux soins parentaux

La plupart des systèmes reproductifs, de la monogamie à la polygamie, se rencontrent chez les poissons d'eau douce africains (voir encadré « Les différents systèmes reproductifs »).

De nombreuses espèces choisissent un site de ponte soit directement sur le substrat, c'est le cas le plus général, soit en pleine eau, sans barrières visibles, pour un certain nombre d'espèces pélagiques. Dans le premier cas, sur les sites de ponte ou à proximité de ceux-ci, certaines espèces aménagent des nids. Ils ont un double rôle : être des attributs attractifs pour les femelles par leur forme, leur taille et leur disposition (fig. 85) et servir de protection pour les œufs et les larves. Ils peuvent être alors gardés par les parents.

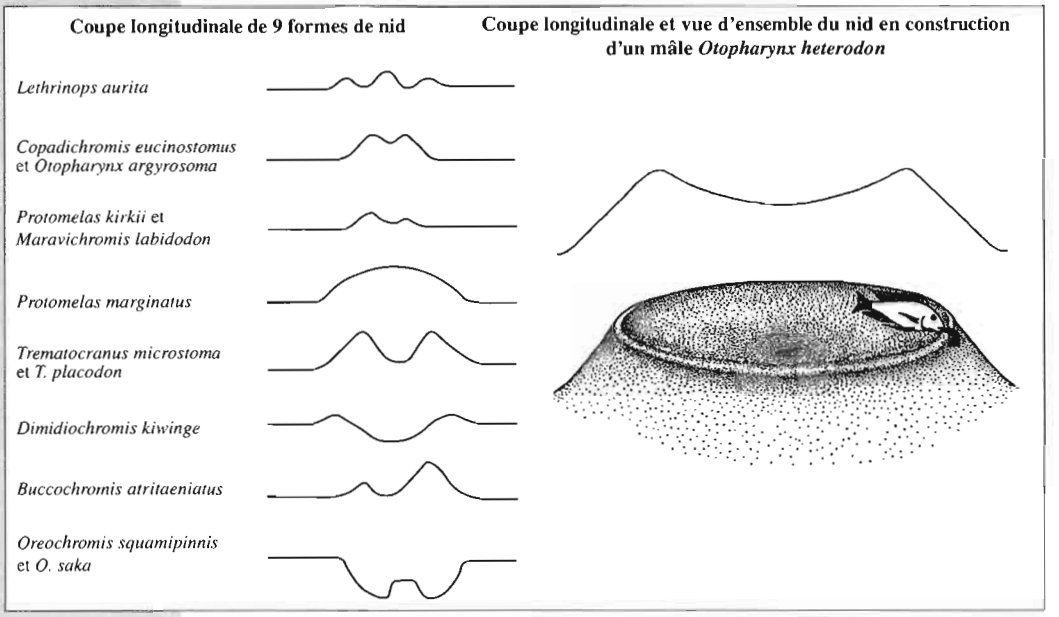


FIGURE 85
Les dix formes principales de nids des Cichlidae du lac Malawi (d'après FRYER et ILES, 1972 ; MCKAYE, 1983 ; MCKAYE et STAUFFER, 1988).

Il existe une grande variété de nids chez les poissons. Certains sont des dépressions aménagées (*Heterotis niloticus*) ou se présentent sous forme de terriers (*Protopterus annectens*). Les nids flottants sont une forme assez répandue dans les milieux où existent des risques d'anoxie. C'est le cas des nids de *Gymnarchus niloticus* fabriqués à partir de plantes. Les nids de Mormyridae sont également construits en utilisant du matériel végétal. Chez *Pollimyrus petricolus*, espèce endémique du Niger, les mâles gardent activement le nid fabriqué avec des tiges et des racines d'*Echinocloa stagnina* en décomposition, qui permettent le développement de micro-invertébrés servant de nourriture aux jeunes.

Des nids flottants en écume sont également construits par *Hepsetus odoe*. Chez certains Cichlidae, comme *Cyatopharynx furcifer* du lac Tanganyika et *Cyrtocara (= Copadichromis) eucinostomus* du lac Malawi, on observe des structures similaires aux « leks » des oiseaux. Ce sont de grandes surfaces, ou arènes, dans lesquelles se trouvent les mâles territoriaux qui y aménagent leur nid, avec une hiérarchie des individus de la périphérie vers le centre (MCKAYE, 1983 ; ROSSITER et YAMAGISHI, 1997).

Sur le site de ponte, de nombreuses espèces effectuent une parade nuptiale (fig. 86, 87 et 88) dont la spécificité sert de barrière reproductrice et dont le rôle est d'optimiser la fertilisation des œufs. Ces parades, souvent très complexes, mettent en jeu plusieurs types de signaux. Leur structure et leur durée dépendent du type de soins parentaux prodigués par l'espèce mais également des facteurs externes auxquels les partenaires sont soumis. Par exemple, chez les Cichlidae incubateurs buccaux comme les haplochromines, les femelles pondent une petite série d'œufs (trois à six) qu'elles prennent immédiatement en bouche où a lieu la fertilisation. Chez les *Oreochromis*, la femelle pond sur le substrat un nombre élevé d'œufs qui seront en partie fécondés sur place puis,

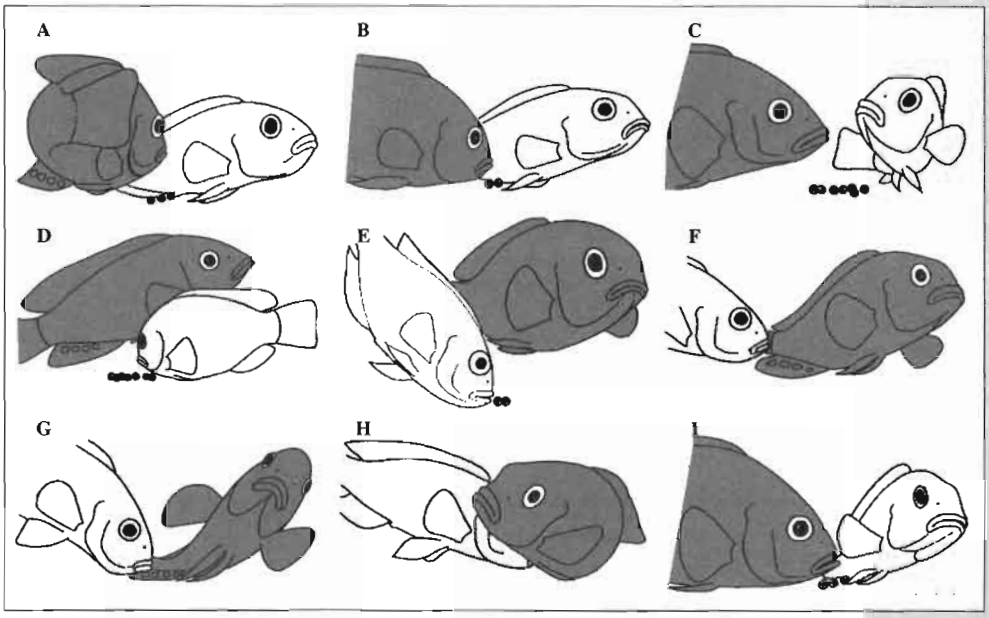


FIGURE 86

Parade nuptiale et ponte chez un Cichlidae incubateur buccal, *Astatotilapia (= Haplochromis) burtoni*, du lac Tanganyika (d'après FRYER et ILES, 1972). Le mâle est en gris. A et B : la femelle pond les œufs alors que le mâle reste à proximité ; C : après avoir pondu quelques œufs, la femelle se retourne rapidement ; D : la femelle se prépare à ramasser les œufs avant que le mâle ait eu le temps de les fertiliser ; E : collecte des œufs par la femelle ; F : le mâle déploie sa nageoire anale devant la femelle et lui montre ainsi les ocelles ; G et H : la femelle, les œufs en bouche, essaie alors de collecter ces ocelles et se rapproche ainsi de l'orifice génital du mâle qui éjacule à ce moment-là ; I : la femelle commence à pondre un nouveau chapelet d'œufs. L'ensemble de la séquence se répète ainsi plusieurs fois de suite.

dans un second temps, dans la bouche de la femelle. On pense que, pour les haplochromines, la rapidité de reprise des œufs en bouche est primordiale en raison du nombre de prédateurs potentiels susceptibles de manger les œufs (TREWAVAS, 1992). Ils peuvent être également les victimes de poissons « coucous » (voir encadré « Les poissons coucous »).

Ces risques de prédation, directe ou indirecte, peuvent être limités par la pratique de soins aux jeunes. Ce type de comportement n'est pas le plus répandu parmi les familles de poissons d'eau douce africains. Lorsqu'ils existent, ils peuvent être de nature variée et comprennent :

- la construction d'un nid et son entretien ;
- la garde des œufs et des larves ;
- leur incubation et leur transport dans la bouche ou la cavité branchiale ;
- la ventilation des œufs à l'aide des nageoires pour assurer une meilleure oxygénation et ôter le sédiment qui se dépose ;
- le nourrissage des jeunes.

Ces soins sont délivrés en priorité par le mâle, puis, par ordre de fréquence décroissante, par les deux parents et enfin par la femelle.

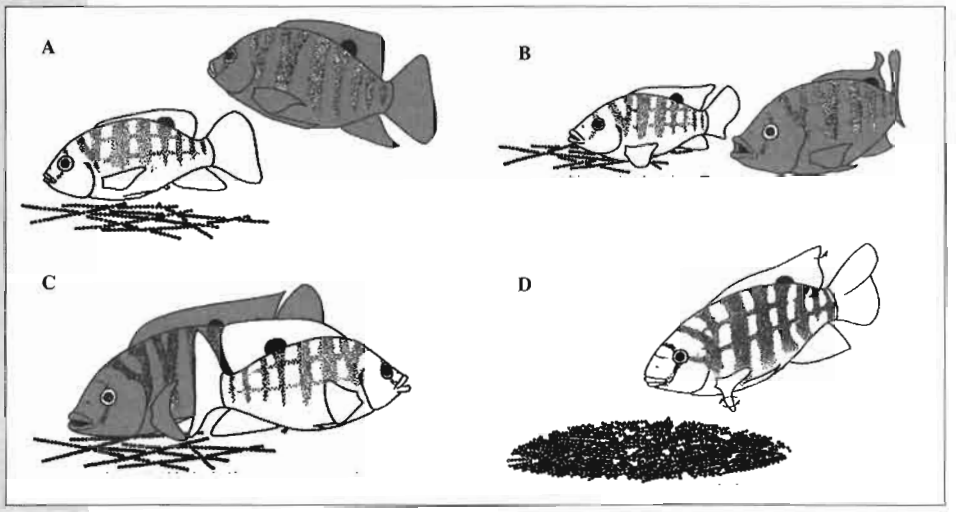


FIGURE 87

Parade nuptiale et ponte chez un Cichlidae pondeur sur substrat, *Tilapia zillii* (d'après FRYER et ILES, 1972). Le mâle est en gris. A et B : la femelle dépose une première série d'œufs sur le substrat nettoyé au préalable, le mâle reste à proximité ; C : la femelle quitte le site de ponte, le mâle passe au-dessus des œufs et les fertilise (la séquence A à C se répète ainsi plusieurs fois) ; D : la femelle, devenue plus sombre, garde et aère les œufs qui ont été rassemblés.

Chez les Cichlidae, on distingue deux grands groupes de poissons délivrant des soins à leur progéniture :

- les pondeurs sur substrat maintiennent leur ponte sur une surface et assurent la garde des jeunes jusqu'à ce qu'ils deviennent indépendants ;
- les incubateurs buccaux transportent leurs jeunes dans la bouche, depuis la ponte jusqu'à ce qu'ils deviennent eux aussi indépendants. Il existe des incubateurs paternels, maternels, ou biparentaux. On trouve également des cas intermédiaires où la femelle incube les œufs dans la bouche puis le mâle protège les jeunes avec la femelle, comme chez le Cichlidae *Perissodus microlepis* (YANAGISAWA et NSHOMBO, 1983).

La répartition des tâches entre les deux parents est parfois bien établie. Chez les poissons coquilles, le mâle défend le territoire pendant que la femelle s'occupe des jeunes. Chez *Bagrus meridionalis,* les parents partagent le nourrissage des jeunes : la femelle leur donne des œufs et le mâle va récolter des petits invertébrés benthiques. Lors de la défense contre un prédateur, la femelle va attaquer l'intrus pendant que le mâle reste avec les petits. Au fur et à mesure de la croissance des jeunes, le risque de prédation décroît et les parents s'investissent davantage dans le nourrissage (MCKAYE *et al.*, 1994).

VIE SOCIALE, CONFLIT ET COOPÉRATION

Dans son milieu, le poisson est amené à côtoyer congénères et hétérospécifiques. Ces contacts provoquent des relations qui sont le plus souvent d'ordre conflictuel et liées à la défense d'un espace. Cette territorialité peut être tem-

poraire ou durer toute une vie (Cichlidae lithophiles du lac Malawi). Il existe différentes sortes de territoires (vitaux ou de reproduction) pouvant ou non se recouvrir. Chez *Tropheus duboisi*, le mâle défend une aire importante contre les mâles de son espèce (territoire de reproduction) tout en y tolérant les autres espèces (YANAGISAWA et NISHIDA, 1991 ; YANAGISAWA, 1993). À l'intérieur, il défend également un espace plus réduit dans lequel il se nourrit (territoire vital), et enfin une petite surface qui lui sert de site de ponte. Chez *Gnathochromis pfefferi*, petit Cichlidae, la localisation du territoire vital diffère de celle du territoire de reproduction. Le matin, les mâles occupent leur territoire de reproduction et vont se nourrir l'après-midi dans le domaine vital (OCHI, 1993 b) (fig. 90).

Les conflits peuvent parfois déboucher sur de véritables combats qui restent malgré tout très ritualisés de manière à éviter la mort d'un des protagonistes, tout au moins dans un cadre spécifique. Lorsqu'il s'agit de poissons grégaires, une hiérarchie se met en place. Par exemple, dans les « leks » de *Cyrtocara (= Copadichromis) eucinostomus*, les mâles subordonnés sont à la périphérie, les dominants au centre (MCKAYE, 1983).

À côté de ces situations conflictuelles, des formes d'entraide peuvent exister. C'est le cas chez certains Cichlidae coloniaux qui acceptent des jeunes d'autres portées. Chez *Neolamprologus brichardi*, les jeunes sont surveillés par leurs parents et par des jeunes subdominants. Ces « aides » nettoient les pontes

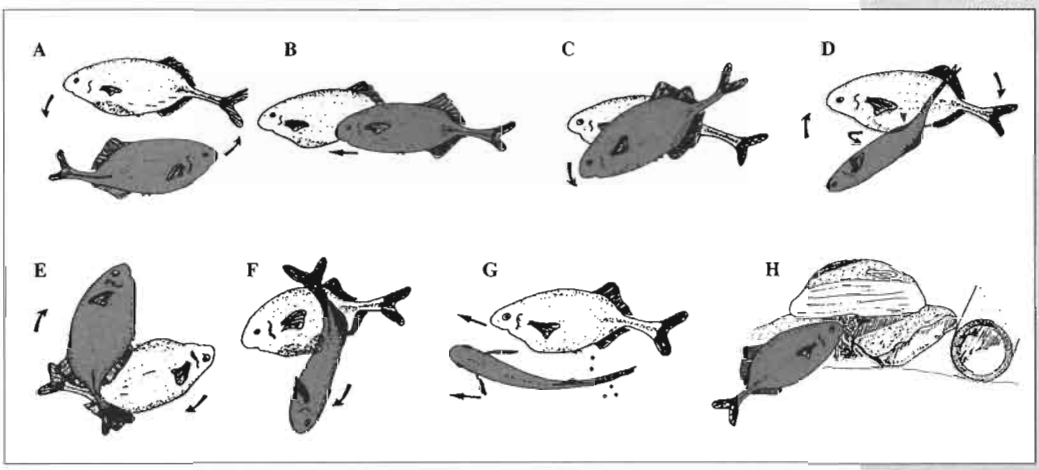


FIGURE 88

Parade nuptiale et ponte chez un Mormyridae, *Pollimyrus isidori* (d'après BRATTON et KRAMER, 1989).
Le mâle est en gris. A : la femelle nage dans le territoire du mâle, le mâle s'en approche latéralement et ils engagent un carrousel ; B : le mâle se place le long de la femelle ;
C et D : le couple s'apparie, ventre contre ventre, le mâle perpendiculaire à la femelle ;
E et F : les deux poissons effectuent une rotation complète en tournant l'un autour de l'autre, puis se séparent (lorsque la femelle est prête à pondre, le couple reprend brièvement la séquence D à F mais sans rotation) ; G : le mâle se place parallèlement à la femelle, ventre contre ventre, stimulant le cloaque de sa partenaire et déclenchant ainsi la ponte ;
H : le mâle prend les œufs fertilisés dans sa bouche et les porte jusqu'au nid.

Les poissons « coucous »

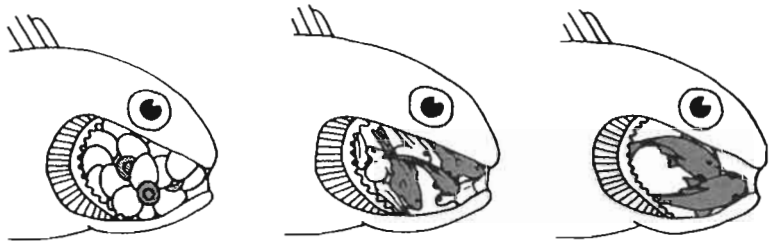


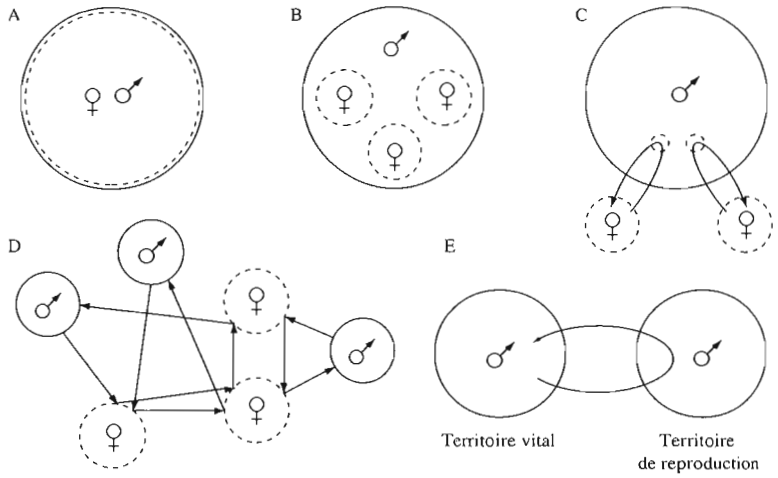
FIGURE 89
Développement de jeunes *Synodontis* dans la bouche d'un Cichlidae incubateur buccal.

Le comportement de certains poissons n'est pas sans rappeler celui du coucou qui dépose ses œufs dans le nid d'une autre espèce qui va en prendre soin comme de ses propres œufs. Ainsi, le poisson-chat *Synodontis multipunctatus*, endémique du lac Tanganyika, parasite différentes espèces de Cichlidae incubateurs buccaux (Sato, 1986). Ce *Synodontis* pond alors qu'un couple de Cichlidae effectue sa parade nuptiale. Les œufs, qui ont la même taille que ceux de l'hôte, sont alors pris en bouche par la femelle en même temps que ses propres œufs et incubés de la même manière. Toutefois, les œufs de *S. multipunctatus* se développent plus vite et le sac vitellin est résorbé trois jours après l'éclosion. La larve affamée commence à se nourrir des embryons et des larves de son hôte. Cette stratégie particulière permet au poisson « coucou » d'exploiter doublement son hôte en utilisant le parent comme un refuge et les larves comme une ressource alimentaire. Ce type de comportement a également été observé parmi des Cichlidae du lac Malawi (Ribbink, 1977) où *Haplochromis (= Nimbochromis) polystigma* et *Serranochromis robustus* incubent des œufs d'une autre espèce, *Haplochromis (= Copadichromis) chrysonotus*. Au moins quinze espèces de Cichlidae du lac Malawi incubent dans leur bouche des embryons d'autres espèces, et on a observé que les « nichées » pouvaient contenir des juvéniles de deux ou trois autres espèces (Ribbink *et al.*, 1980).

pendant que les dominants se nourrissent des œufs. Le comportement de ces aides évolue normalement au cours de leur croissance vers un modèle de dominant. Cette évolution peut être ralentie ou même prévenue si la présence continue d'œufs les oblige à poursuivre ces soins (von Siemens, 1990). Ce système existe chez d'autres Cichlidae pondeurs sur substrat caché. Les soins apportés par les aides peuvent être néanmoins complètement différents. On observe même des cas de symbiotisme et (ou) de mutualisme entre hétérospécifiques comme dans les communautés de Cichlidae lithophiles du lac Tanganyika. Les territoires vitaux de *Tropheus moorii*, brouteur d'algues filamenteuses, et *Petrochromis polyodon*, qui se nourrit d'algues unicellulaires, se chevauchent. Il semble que cette dernière espèce aplanisse les obstacles par son broutage enlevant le sable. Elle est suivie par *T. moorii* qui a été observé retirant des ectoparasites du corps de *P. polyodon* (Takamura, 1983) (fig. 93).

Il existe également des associations d'espèces en relation avec leur régime alimentaire. Par exemple, on a observé des individus de l'espèce *Tropheus moorei* broutant des algues suivis de près par des *Lamprologus leleupi*, carnivores (Takamura, 1984). Il semble que ces derniers profitent du broutage de *T. moorei* pour capturer les crevettes dérangées par cette activité. Dans ces deux cas, une des deux espèces acquiert un bénéfice alors que l'autre ne retire rien de

1



2

Espèces	Mâle			Femelle		
	TV	TR	TS	TV	TR	TS
Monogames						
Neolamprologus toae	● ?	●	●	● ?	●	●
Neolamprologus tretocephalus	● ?	● ?	●	● ?	● ?	●
Xenotilapia flavipinnis	●	●	●	●	●	●
Polygames						
Neolamprologus furcifer	○	—	—	●	—	●
Neolamprologus mondabu	●	●	—	●	—	●
Neolamprologus savoryi	●	●	—	●	—	●
Altolamprologus compressiceps	● ?	●	—	○	—	○
Lamprologus callipterus	—	○	—	—	—	○
Gnathochromis pfefferi	○	○	—	—	—	—
Lobochilotes labiatus	○	—	—	○	—	—

FIGURE 90

Types et dispositions des territoires chez les Cichlidae benthiques du lac Tanganyika (d'après YUMA et KONDO, 1997).

1. A : espèces monogames ; le couple défend un territoire multifonctionnel (territoire de reproduction et territoire vital) ; B : espèces à structure sociale de type harem ; le mâle défend un territoire de reproduction qui inclut les territoires de plusieurs femelles ; C : espèces polygynes ; le mâle défend un territoire de reproduction qui comprend plusieurs sites de ponte ; les femelles ont des territoires vitaux en dehors de celui du mâle qu'elles ne visitent que pour la reproduction ; D : espèces polygynes ; chaque individu, mâle ou femelle, a un petit territoire, les mâles visitent les femelles avoisinantes ; E : espèces polygynes ; le mâle possède deux territoires monofonctionnels, un territoire de reproduction qu'il occupe le matin et un territoire vital où il se rend l'après-midi pour se nourrir ; les femelles non territoriales vont dans le territoire du mâle uniquement pour l'accouplement et repartent avec les œufs fécondés en bouche.

2. Les cercles blancs indiquent les territoires monofonctionnels, les cercles pleins les territoires multifonctionnels. TV = territoire vital ; TR = territoire de reproduction ; TS = territoire de soins aux jeunes.

Les différents types d'incubation chez les Cichlidae

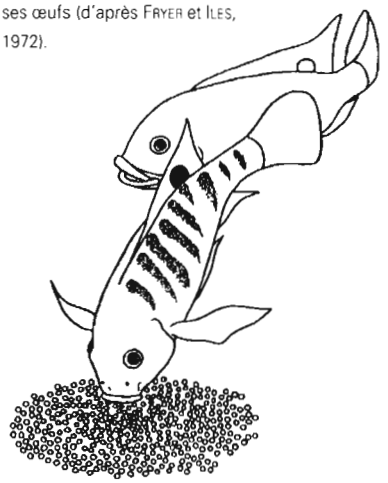
Incubation sur substrat

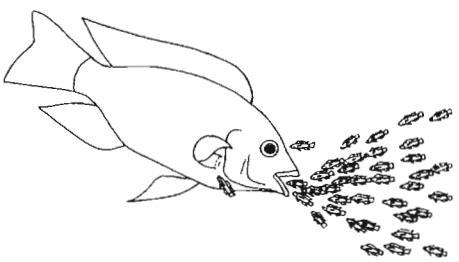
Les œufs adhésifs sont déposés sur une surface dure. En fonction des espèces, il peut s'agir soit d'un substrat caché (anfractuosités de rocher, coquilles d'escargot), soit d'un substrat ouvert (cuvettes aménagées le plus souvent sur le sable ou le sol meuble vaseux). Les œufs sont fertilisés et éclosent après quelques jours durant lesquels les deux parents assurent en général une garde vigilante. Lorsque les larves peuvent nager librement, elles restent en groupe près du substrat, sous la surveillance des parents.

Incubation buccale

Les œufs sont plus gros mais relativement moins nombreux que chez les incubateurs sur substrat. La plupart du temps, la ponte s'effectue sur un substrat, souvent préparé par le mâle. Cependant, chez certaines espèces pélagiques, la ponte peut avoir lieu en pleine eau. On distingue trois grandes catégories d'incubation buccale.
L'incubation maternelle est le système le plus fréquent. La ponte a lieu sur un substrat, et les œufs non adhésifs, pondus seuls ou par petits groupes, sont pris rapidement en bouche par la femelle. Le mâle dépose son sperme au moment où la femelle ramasse les œufs ou alors les fertilise dans la bouche. L'incubation se poursuit jusqu'à ce que les jeunes soient entièrement indépendants. Dans certains cas, la femelle les abandonne périodiquement pour se nourrir, puis les reprend dans la bouche.
L'incubation paternelle est pratiquée par quelques espèces seulement. C'est le cas pour *Sarotherodon melanotheron*. L'incubation biparentale est également un cas rare chez les Cichlidae.
Chez la plupart des *Chromidotilapia*, les deux parents se partagent le frai. Il existe des espèces chez lesquelles la femelle commence l'incubation, puis le mâle prend le relais : c'est le cas des Cichlidae Gobie du lac Tanganyika, *Tanganicodus irsacae* et *Eretmodus cyanostictus*.

FIGURE 91
Femelle *Tilapia zilli* nettoyant ses œufs (d'après Fryer et Iles, 1972).





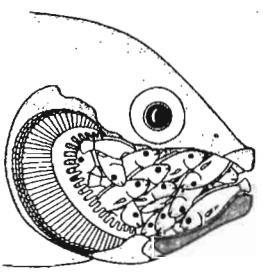


FIGURE 92
À la moindre alerte, les jeunes Cichlidae se précipitent dans la bouche de leur mère (d'après Fryer et Iles, 1972).

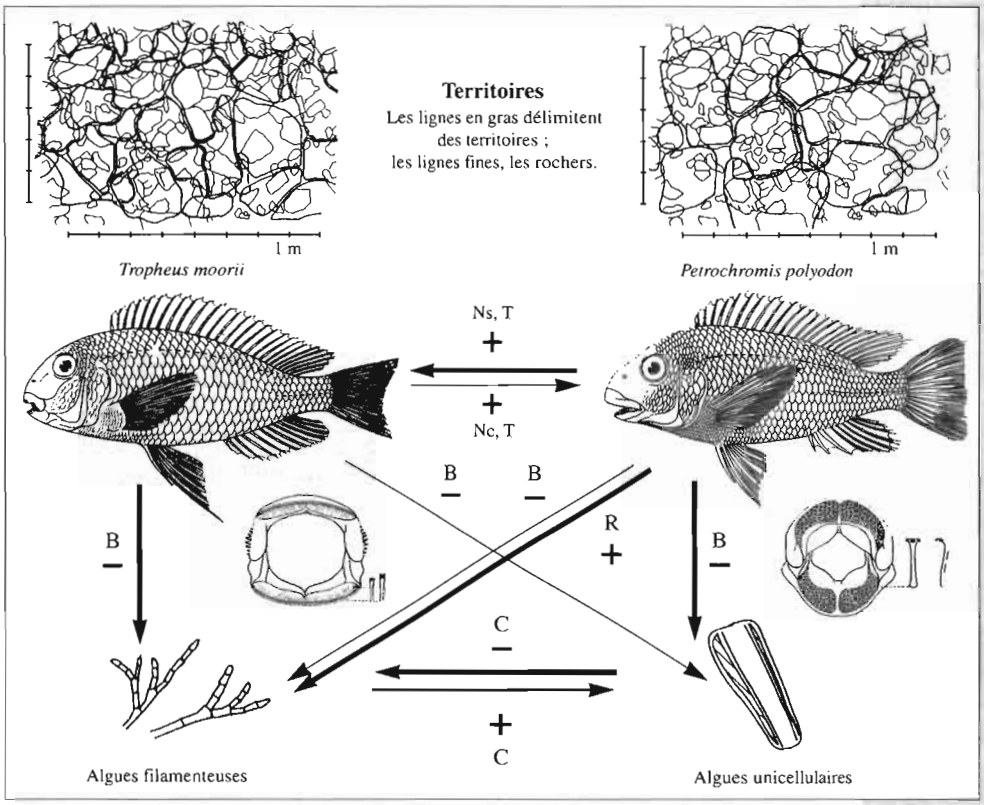


FIGURE 93

Interaction entre deux Cichlidae lithophiles du lac Tanganyika, *Tropheus moorii* et *Petrochromis polyodon* (d'après TAKAMURA, 1997). + = action positive ; – = action négative ; Ns = nettoyage des débris encombrant la surface de broutage ; Nc = nettoyage du corps ; T = défense de la partie commune des territoires contre les intrus ; B = broutage ; R = défense contre les compétiteurs ; C = compétition. Par son broutage des algues unicellulaires, *P. polyodon* favorise le développement des algues filamenteuses, nourriture de *T. moorii*. L'épaisseur des flèches est proportionnelle à l'intensité de l'action.

cette association. Mais il existe aussi des situations à bénéfices réciproques. C'est le cas des mangeurs d'écailles du genre *Perissodus*. Un individu obtient plus de succès dans ses attaques lors de la présence proche d'un congénérique utilisant une autre stratégie de chasse (HORI, 1997). En effet, l'attention de la proie est focalisée sur la présence de l'autre prédateur. Ce type de situation a également été observé chez des piscivores (HORI, 1987).

LA SURVIE : MANGER OU NE PAS ÊTRE MANGÉ

Parmi les nombreux exemples d'adaptations trophiques que l'on peut citer, les plus remarquables sont celles observées chez les Cichlidae des grands lacs africains. Tous les types de nourriture existant dans ces lacs ont été utilisés par ces poissons et souvent avec des adaptations morphologiques et des comportements adéquats. Il existe, par exemple, chez les poissons molluscivores

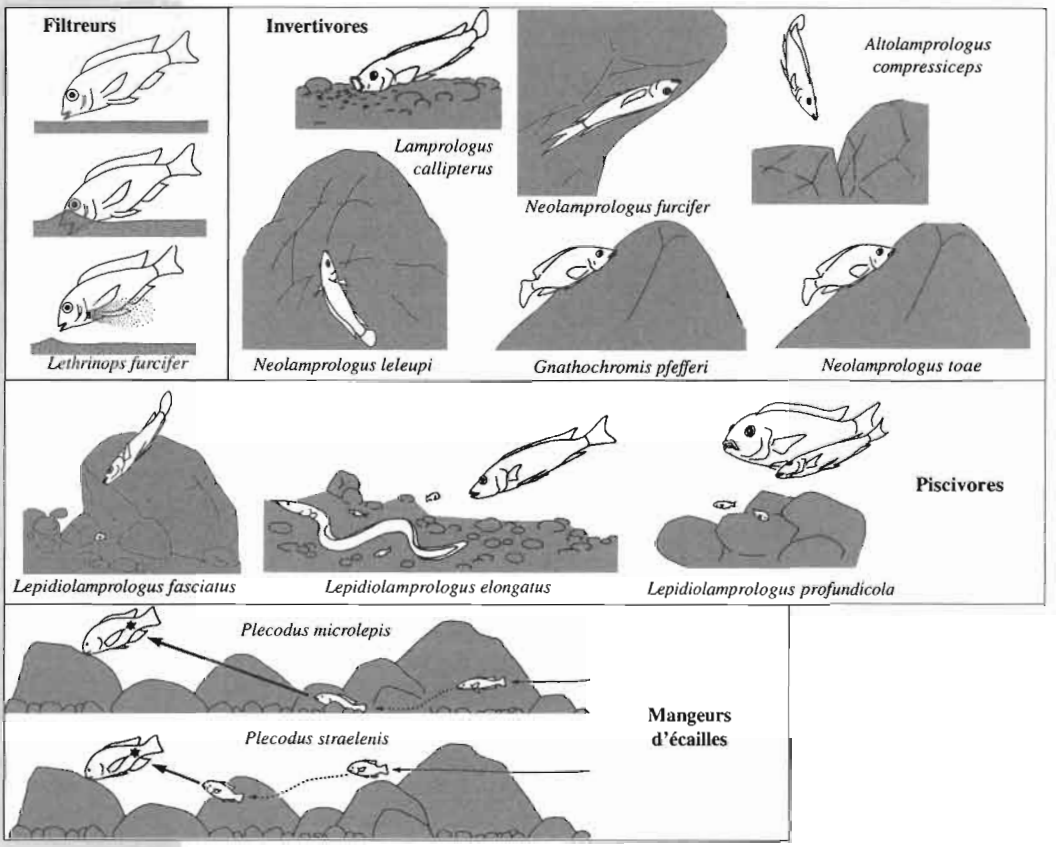


FIGURE 94
Comportements alimentaires de différents Cichlidae des grands lacs (d'après FRYER et ILES, 1972 ; KAWANABE *et al.*, 1997). Le substrat est en grisé.

des espèces extractrices et des espèces broyeuses. De même, les brouteurs d'algues épilithiques ont des stratégies différentes, certains arrachant les algues des rochers, les autres les coupant à ras (fig. 94). On notera aussi certaines adaptations particulières comme les mangeurs d'écailles et les poissons nettoyeurs qui se nourrissent de parasites d'autres poissons.

Les poissons s'organisent souvent en groupe pour accéder plus efficacement à la ressource. C'est le cas des migrations (voir p. 251) à caractère journalier. Mais ces regroupements peuvent aussi sous-tendre des stratégies plus agressives. Ils permettent par exemple d'aller se nourrir sur des zones où sont déjà appropriés des territoires vitaux, de congénères ou non. Le poisson résidant ne pouvant chasser tous les intrus, les autres ont alors accès à la ressource. C'est le cas des jeunes et des femelles de nombreux brouteurs d'algues épilithiques.

Chez les prédateurs, les stratégies de chasse sont variées. Le poisson électrique *Malapterurus electricus* va utiliser les décharges qu'il peut produire pour attaquer une proie. *Haplochromis (= Nimbochromis) livingstonii* « fait le mort » pour attirer ses proies. Le mimétisme permet à certains poissons une approche plus facile (MCKAYE, 1981). Les Cichlidae mangeurs d'écailles *Corematodus taeniatus* et *C. shiranus* du lac Malawi présentent la même livrée que leurs proies (FRYER et ILES, 1972), les Distichodondidae mangeurs

de nageoires (ROBERTS, 1990) *Eugnathichthys eetveldii* et *E. macrotelorepis* ont la même coloration à la caudale que leurs victimes (*Synodontis decorus* et *Mesoborus crocodilus*).

L'ontogenèse des comportements

Les paragraphes précédents ont permis de voir qu'un animal possède toute une gamme de comportements, très souvent spécifiques, qui répondent généralement à des types variés de situations. Très peu de recherches ont été entreprises pour déterminer la part réelle de l'apprentissage. En revanche, plusieurs hypothèses existent concernant l'apparition et l'expression des schémas comportementaux au cours de la vie du poisson. Celles-ci dépendent en partie de la nature et du développement des organes sensoriels (reconnaître et analyser un message) et moteurs (répondre au message) mis en jeu. En ce sens, la chronologie du développement est plus importante que l'âge. Chez les Cichlidae, le passage plus rapide au stade de la nage libre permet aux jeunes pondeurs sur substrat de développer des attitudes comportementales plus précoces que chez leurs homologues incubateurs buccaux. Cependant, l'acquisition de la fonctionnalité des organes ne suffit pas pour atteindre l'expression finale de certains comportements. Les schémas comportementaux évoluent tout au long du développement du jeune poisson et les interactions entre parents et juvéniles jouent un rôle primordial. Dans un premier temps,

EXISTENCE D'UNE DÉCHARGE JUVÉNILE CHEZ *POLLIMYRUS ISIDORI* ET ACQUISITION DE LA DÉCHARGE ADULTE

FIGURES 95, 96, 97
Décharge électrique d'un poisson au stade larvaire.
Apparition de la décharge électrique « adulte » chez l'alevin.
Persistance de deux types de décharge.

Il semble que toutes les espèces de Mormyridae possèdent un organe électrique larvaire qui est ensuite remplacé par l'organe adulte situé dans le pédoncule caudal. Chez *Pollimyrus isidori*, l'organe larvaire est situé dans le tronc et les électrocytes qui le constituent s'étendent des opercules jusqu'à la partie postérieure des nageoires dorsale et anale.

Décharge électrique au stade larvaire
La décharge larvaire apparaît le huitième jour après la fertilisation des œufs. Son amplitude croît rapidement pendant les 10-15 premiers jours jusqu'à atteindre un plateau (10 mV environ). Elle va se maintenir à cette amplitude pendant une soixantaine de jours.

Apparition de la décharge électrique adulte
Entre-temps, en général après le quarante-huitième jour, apparaît la décharge adulte décalée de 0,7 ms par rapport à la décharge larvaire.

Persistance des deux types de décharge
Les deux décharges vont coexister pendant une quarantaine de jours. Pendant cette période, l'amplitude de la décharge larvaire va diminuer progressivement, alors que celle de la décharge adulte augmente rapidement pour atteindre une centaine de millivolts vers le soixante-huitième jour.
(D'après WESTBY et KIRSHBAUM, 1978)

les jeunes d'*Hemihaplochromis* (= *Pseudocrenilabrus*) *multicolor*, même s'ils sont capables de nager librement, ont tendance à rester près de leur mère et à se réfugier dans sa bouche en cas de danger. Avec l'âge, ils deviennent capables d'éviter activement la proximité de poissons de grande taille (MROWKA, 1987).

Les interactions parents-jeunes peuvent être de nature variée. L'hypothèse de l'empreinte (BARLOW, 1984 ; COLGAN, 1983) désigne le processus d'imprégnation qui peut exister entre les jeunes de la même portée et leurs parents. Plusieurs auteurs (KOP et HEUTS, 1973 ; RUSSOCK et SCHEIN, 1977, 1978) ont montré que le fait que les jeunes et les parents soient capables de se reconnaître entre eux, au moins en tant qu'espèce mais aussi peut-être comme individu, résulte de leur association pendant les soins parentaux. Des jeunes *Haplochromis* (= *Astatotilapia*) *burtoni* élevés avec d'autres Cichlidae ignorent dans un premier temps, à leur maturité, leurs conspécifiques alors qu'ils développent des comportements sexuels envers les membres de leur entourage d'adoption (SJÖLANDER et FERNÖ, 1973 ; CRAPON DE CRAPONA, 1982).

Les relations avec les parents cessent souvent avec des interruptions ou des changements de signaux à la fin du développement du jeune. Chez le Mormyridae *Pollimyrus isidori* où le mâle assure seul les soins parentaux, on a pu observer que les jeunes restent près du nid jusqu'à ce que les signaux électriques qu'ils émettent correspondent à ceux des adultes (voir encadré « Existence d'une décharge juvénile chez *Pollimyrus isidori* et acquisition de la décharge adulte »). À ce moment-là, le père les chasse du nid.

Évolution et comportement

La variation d'un type de comportement peut changer la valeur sélective d'une espèce et conduire à un développement phylogénétique. Nous analyserons ci-dessous quelques exemples évolutifs dans lesquels les changements comportementaux ont pu jouer un rôle primordial.

ÉVOLUTION DES MÉCANISMES DE NUTRITION

Les quelques centaines d'espèces de Cichlidae peuplant le bassin du lac Victoria sont toutes issues d'une seule et même forme ancestrale qui devait posséder un régime alimentaire généraliste. Depuis lors, onze groupes trophiques se sont diversifiés, possédant chacun une morphologie bucco-pharyngienne distincte et un comportement de prise alimentaire déterminé. Est-ce l'évolution des comportements alimentaires qui a entraîné les changements morphologiques ou l'inverse ? En tenant compte de la disparité entre aspect morphologique et génétique et de la vitesse présumée de spéciation, on soutient généralement la première hypothèse (SAGE *et al.*, 1984). Les différenciations morphologiques pourraient ne pas être liées aux événements de spéciation mais leur être postérieures. Selon ce modèle, la différenciation morphologique résulterait d'un mécanisme comportemental qui impliquerait une propagation intrapopulationnelle d'un nouveau comportement de nutrition, par apprentissage social, apparu chez certains membres de la popula-

tion. Si ce type de transmission de comportement existe, il est possible qu'il se transmette également à d'autres espèces.

Certaines stratégies alimentaires ont pu évoluer à partir d'une composante sociale. On peut citer le cas des paedophages du lac Victoria (fig. 98) dont la méthode est de forcer la bouche des femelles Cichlidae incubantes afin d'en extraire le frai.

PHYLOGÉNIE DU COMPORTEMENT DES SOINS PARENTAUX

On a suggéré que l'exercice de soins parentaux s'est développé chez les poissons occupant des milieux caractérisés par leur imprédictibilité spatiale et temporelle (WOOTTON, 1990).

Les poissons qui n'apportent pas de soins parentaux pondent un grand nombre de petits œufs qui sont dispersés dans le milieu pélagique. C'est le cas pour de nombreuses espèces appartenant aux familles des Clupeidae, des Characidae, des Cypriniformes... Ce mode de reproduction pourrait représenter les conditions ancestrales, car en favorisant la dispersion on augmente les chances de survie dans un environnement instable. En revanche, la pression

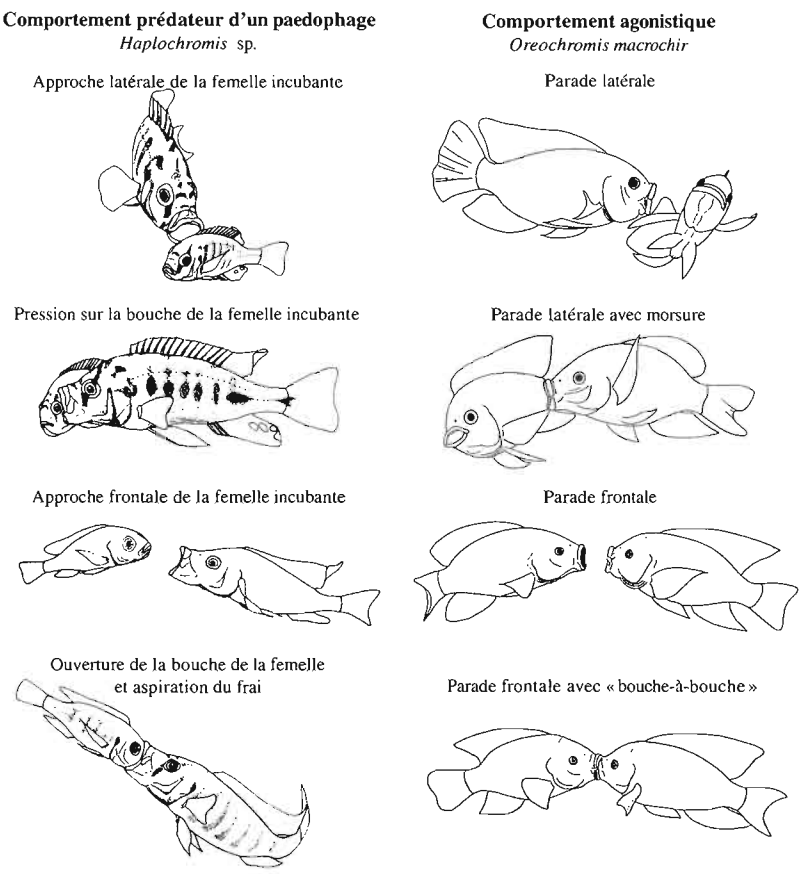


FIGURE 98
Comparaison entre le comportement de prédation d'un *Haplochromis* sp. paedophage et les attitudes de combat entre mâles chez *Oreochromis macrochir* (d'après RUWET et VOSS, 1966 ; WILHELM, 1980).

de prédation est plus importante. En réalité, beaucoup d'espèces qui ne pratiquent pas les soins parentaux ne déposent pas leurs œufs au hasard, mais parmi les plantes, dans les graviers ou encore dans des trous. Il est effectivement avantageux de reconnaître et de sélectionner des sites favorables pour la ponte. Une fois l'habitat favorable identifié et régulièrement utilisé, il peut y avoir eu un avantage adaptatif à y séjourner, ce qui est l'étape déterminante vers l'apparition d'un comportement de préparation et de défense des sites, afin de monopoliser ceux qui sont les plus favorables à la reproduction.

Parmi les espèces d'eau douce pratiquant les soins parentaux, les habitudes observées chez les Cichlidae sont parmi les plus connues. À partir des soins parentaux sur substrat, considérés comme un comportement ancestral (STIASSNY et GERSTNER, 1992), plusieurs possibilités existent pour arriver à l'incubation buccale, d'origine plus récente. La prise des œufs dans la bouche, pour leur transport d'un site à un autre, serait devenue une composante permanente du comportement reproducteur (fig. 99). L'avantage adaptatif est de mettre les embryons à l'abri des prédateurs et de limiter la compétition pour les sites de reproduction. On peut y voir également un moyen de se libérer de la dépendance d'un substrat pour se reproduire, quand l'espace benthique disponible est très recherché (BALON, 1978).

À l'origine, chez les incubateurs sur substrat, les soins parentaux étaient probablement apportés par les deux parents. L'incubation buccale a évolué de manière indépendante pour des groupes éloignés sur le plan phylogénique comme les Ariidae, divers Anabantidae, les Osteoglossidae et les Cichlidae.

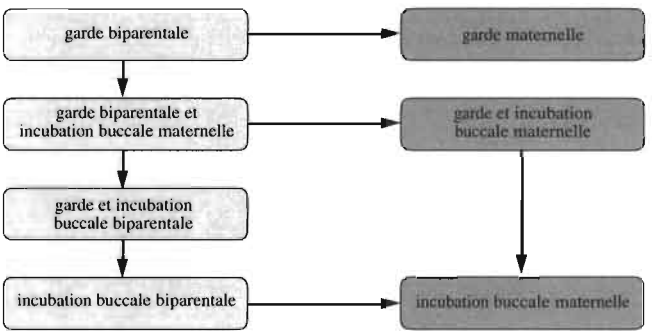


FIGURE 99
Étapes probables de l'évolution des systèmes de soins parentaux chez les Cichlidae du lac Tanganyika (d'après KUWAMURA, 1997).