

# Introduction à l'étude de la sélection sexuelle chez *Symphodus ocellatus* (Förskal 1755) et *S. melanocercus* (Risso 1810), poissons labridés méditerranéens\*

par

F. WERNERUS, Ch. MICHEL et J. VOSS\*\*

**SUMMARY :** Introduction to the study of sexual selection in two mediterranean labrid fishes : *Symphodus ocellatus* and *S. melanocercus*.

Two species of Mediterranean Labrid fishes (Genus *Symphodus*) were studied under natural conditions in order to test the current ideas about mate choice, in particular : are there differences in mating success between males due to mate choice and what are the factors and strategies used by females to choose their mates ? The two species show distinct differences of social and breeding systems. The Mediterranean cleaning wrasse, *Symphodus melanocercus*, is territorial with spawns occurring throughout the territory. *Symphodus ocellatus* shows elaborate paternal care including nest construction, care and fanning of the eggs until fry emergence. It appears that differences in mating success exist in the two species. However, males seem to be chosen at random by females following the "Threshold criterion tactic". The observed differences between *Symphodus melanocercus* territories appear to be due to the fact that some sites were more likely to be visited by females. In *Symphodus ocellatus*, female fidelity to selected spawning sites accounts for the strong differences in male success.

## RESUME

Deux espèces de labridés méditerranéens du genre *Symphodus* ont été étudiées entièrement en milieu naturel afin de tester les hypothèses suivantes, concernant le choix du partenaire de reproduction : existe-t-il des différences de succès d'appariement entre mâles dues au choix des femelles et quels sont les critères et stratégies utilisés par les femelles pour effectuer ce choix ? Les deux espèces diffèrent fortement par leur système socio-reproducteur. *Symphodus melanocercus*, le poisson-nettoyeur

---

\* Manuscrit reçu le 25 mars 1986, accepté le 15 mai 1987.

\*\* Service d'Ethologie et de Psychologie animales - Laboratoires de l'Aquarium - Unité de Recherches en "Ethologie marine";  
22, quai Van Beneden, B-4020 LIEGE.

de la Méditerranée, est territorial et disperse ses pontes dans tout son territoire. Les mâles de *Symphodus ocellatus* présentent des soins parentaux élaborés incluant la construction d'un nid, la garde et la ventilation des oeufs. Chez les deux espèces, le choix des mâles par les femelles semble s'effectuer au "hasard" selon la "tactique du seuil critique". Des différences de succès entre les mâles de chaque espèce sont néanmoins constatées. Ainsi, chez *Symphodus melanocercus*, certains territoires favoriseraient davantage les rencontres mâles-femelles que d'autres. Pour *Symphodus ocellatus*, ce serait la "fidélité" des femelles aux sites sélectionnés qui engendrerait les fortes différences de succès mesurées.

## INTRODUCTION

La présente étude a trait au choix du partenaire de reproduction chez deux espèces de labridés méditerranéens. Ce choix du partenaire de reproduction peut se définir comme l'ensemble des comportements des représentants d'un sexe qui vont les conduire à s'apparier avec certains membres du sexe opposé plutôt qu'avec d'autres (HALLIDAY, 1983). Pour effectuer ce choix, l'animal est confronté à trois problèmes différents. Il doit d'abord **acquérir un critère** de choix. HALLIDAY (1983) en relève huit qui se rapportent aussi bien au partenaire lui-même qu'au lieu où s'effectue l'accouplement : choix en fonction de la fécondité ou de la fertilité, du gain immédiat, des capacités parentales du partenaire, des ressources défendues par le partenaire, du plus haut rang du mâle, de la complémentarité du partenaire ou de son potentiel génétique, de la condition physique du partenaire, de la qualité de la parade, ... (voir aussi ROBERTSON et HOFFMAN, 1977; HALLIDAY, 1978; LENNINGTON, 1980; THRESHER et MOYER, 1983; WERNERUS, 1985). Ensuite, en fonction de ce critère, il doit **évaluer** la qualité de ce partenaire potentiel; ce qui peut être réalisé suivant deux méthodes différentes (WITTENBERGER, 1983) : le système de priorité (1)\* et le système d'accumulation (2). Enfin, il s'agit de **rencontrer** le partenaire potentiel qui répond le mieux au critère du choix. Cette collecte d'informations, toujours d'après WITTENBERGER, peut s'effectuer suivant trois tactiques distinctes : la tactique du seuil critique (3), la tactique de la comparaison séquentielle (4) et la tactique de la comparaison globale (5).

Cette notion de choix constitue le thème central de la théorie de la sélection intersexuelle et elle a pour conséquence principale une grande variabilité au niveau du succès reproducteur (6) des partenaires potentiels. **La sélection intersexuelle (choix du partenaire)** constitue, en fait, une des deux voies par lesquelles s'exerce la sélection sexuelle au sein d'une espèce, l'autre voie étant **la sélection intrasexuelle (compétition entre membres d'un même sexe)**. De ce fait, connaître les mécanismes qui interviennent dans le choix du partenaire et leurs modalités d'action revêt une importance majeure dans l'étude des mécanismes de la reproduction et, par là, de l'évolution de l'espèce.

Chez les poissons, un certain nombre d'études concernant le choix du partenaire ont tenté de tester quelques unes des théories citées plus haut. Cependant, les conclusions de ces travaux sont très souvent contradictoires. On peut citer, à titre d'exemple, les travaux concernant *Gasterosteus aculeatus* (l'épinoche) et *Thalassoma bifasciatum* (labridé tropical). Ainsi, pour RIDLEY et RECHTEN (1981), les capacités parentales

---

\* Les chiffres entre parenthèses renvoient au lexique repris en fin d'article.

du mâle orientent le choix des épinoches femelles. Par contre, pour HAY et Mc PHAILL (1975), c'est le potentiel génétique du mâle qui est choisi. Enfin, pour SARGENT et CRAIG (1982), c'est soit la qualité du site défendu, soit la taille de l'épinoche mâle, qui oriente le choix des femelles. Chez *Thalassoma bifasciatum*, ROBERTSON et HOFFMAN (1977) pensent que ce sont les territoires les mieux protégés des prédateurs que les femelles sélectionnent mais WARNER (1985) a montré récemment que c'est seulement un phénomène d'habituation ou de tradition qui ramène constamment les mêmes femelles sur les mêmes sites (pour une discussion plus détaillée de ces problèmes, voir WERNERUS, 1985).

Ces exemples soulignent l'importance et la nécessité d'entreprendre de nouvelles études concernant le choix du partenaire de reproduction chez les poissons. Nous avons choisi les labridés méditerranéens pour la richesse et la variété de leurs systèmes sociaux et reproducteurs (voir LEJEUNE, 1985) susceptibles d'engendrer de fortes différences dans le comportement de choix de partenaire et nous avons orienté toute notre démarche autour de la réponse aux deux questions suivantes :

- 1° Les femelles choisissent-elles réellement les mâles et, corrélativement, y a-t-il des différences de succès reproducteurs (6) entre mâles découlant de ce choix ?
- 2° S'il y a choix, quels sont les critères et stratégies utilisés par les femelles pour le réaliser ?

Dans cette optique, après une courte présentation des espèces étudiées et des méthodes mises en oeuvre, nous exposerons nos résultats pour chacune des deux espèces précitées, puis nous présenterons nos hypothèses concernant ces résultats. Ensuite, nous les confronterons avec les théories exposées dans l'introduction en tenant compte des systèmes sociaux et reproducteurs développés par ces deux espèces.

## PRESENTATION DES ESPECES ET METHODES

### 1. PRESENTATION DES ESPECES

L'étude de *Symphodus melanocercus* et *Symphodus ocellatus* a été effectuée entièrement en milieu naturel (220 heures de plongée sous-marine) en Corse au large de la Station de Recherches Sous-marines et Océanographiques (STARESO) de l'Université de Liège. Les fonds y sont essentiellement recouverts de posidonies (*Posidonia oceanica*) sauf le long de la côte où ils sont constitués de rochers couverts d'algues où prédomine le genre *Cystoseira* (figure 1).

*Symphodus melanocercus* est le poisson-nettoyeur de la Méditerranée. Cette espèce est dichromatique non permanente, c'est-à-dire que les mâles ne portent un patron de coloration différent de celui de la femelle que pendant la période de reproduction. Celle-ci est très courte puisqu'elle ne dure que six à huit semaines.

Les mâles sont territoriaux et établissent leur territoire à la limite entre l'herbier de posidonies et la côte rocheuse. Les territoires sont jointifs (figure 2).

Les femelles se rendent chaque matin dans la zone des territoires des mâles. Pour ce faire, elles empruntent préférentiellement des routes bien définies (figure 2). Elles pondent chaque matin avec plusieurs mâles. Plusieurs pontes peuvent s'effectuer successivement avec le même.

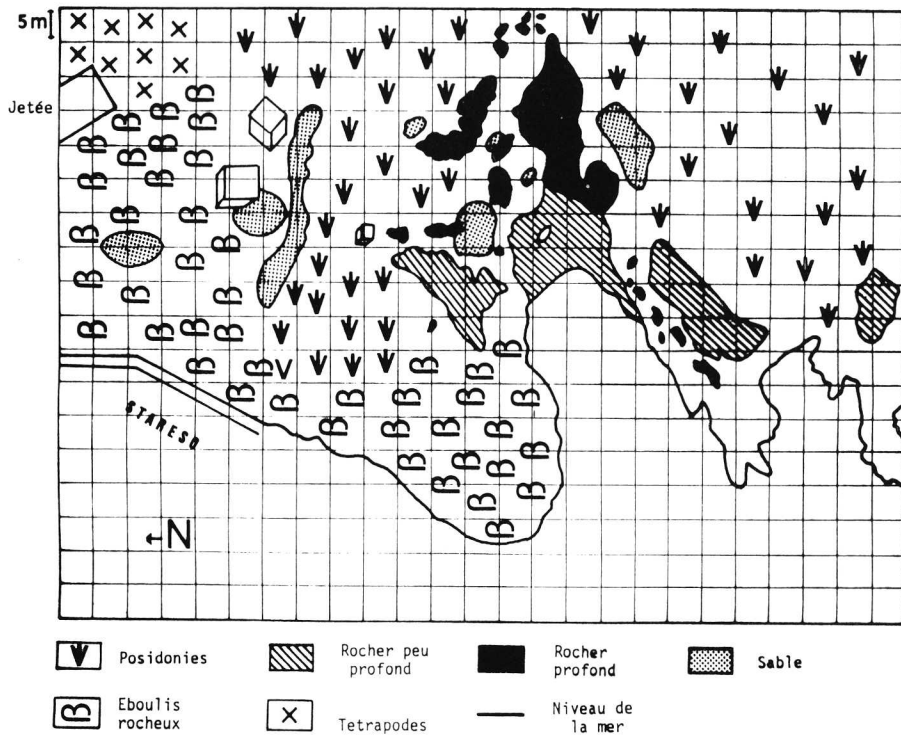


Figure 1. Aspect général de la zone de travail.

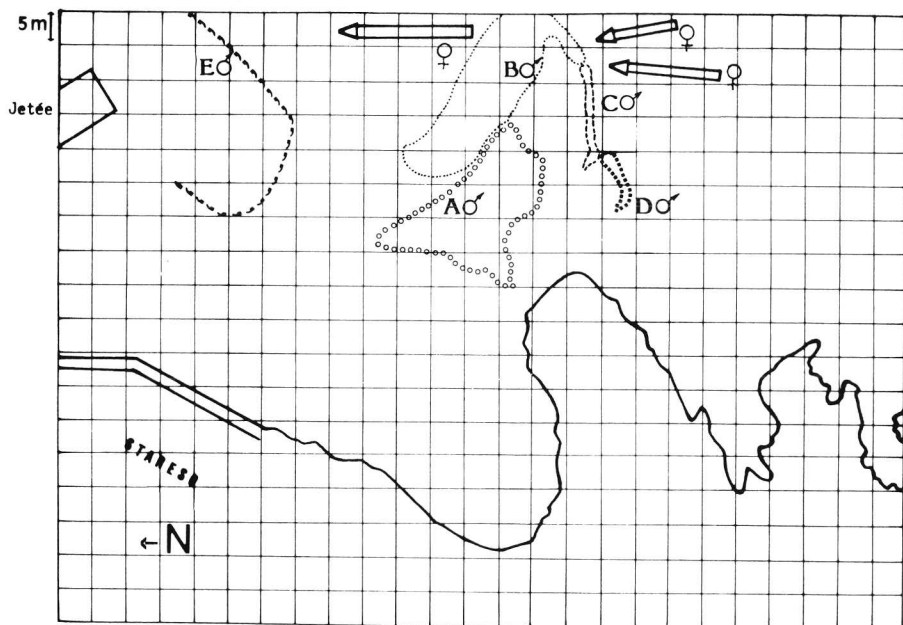


Figure 2. Territoires des mâles (A, B, C, D) et routes des femelles.

En plus des mâles et des femelles matures, il existe une autre catégorie sociale constituée par les jeunes mâles. Ceux-ci, bien que sexuellement actifs, ne défendent pas de territoire. Ils tentent de se reproduire soit en "courtisant" une femelle qui n'est pas sous le contrôle d'un mâle territorial, soit en parasitant (7) la ponte d'un couple en parade.

*Symphodus ocellatus* est également une espèce dichromatique non permanente. Sa saison de reproduction annuelle dure six à huit semaines.

Contrairement à ce qu'on observe chez *Symphodus melanocercus*, les mâles présentent des soins parentaux complexes incluant la construction du nid, la garde et la ventilation des oeufs. L'activité sexuelle des mâles est cyclique. Chaque cycle comportant lui-même trois **phases** successives : phase de **construction** du nid, phase d'**activité sexuelle** (reproduction proprement dite) et phase de **ventilation** des oeufs. Chaque mâle peut construire plusieurs nids successifs au cours d'une même saison de reproduction.

Les femelles visitent les nids pendant la journée et peuvent pondre plusieurs fois dans chaque nid visité.

Deux autres catégories sociales importantes doivent être citées :

- la première, celle des mâles parasites, est constituée de petits mâles sexuellement actifs mais ne construisant pas de nid; ils se reproduisent en parasitant les pontes des femelles dans les nids des grands mâles;
- la seconde catégorie, celle des mâles satellites, est formée de mâles de taille intermédiaire entre celle des grands mâles nidificateurs et celle des mâles parasites mais, contrairement aux mâles parasites, les mâles satellites restent fidèles à un nid donné tant que le mâle territorial qui en est propriétaire est sexuellement actif. De plus, les satellites semblent relativement bien tolérés par le grand mâle et chassent eux-mêmes du nid les mâles parasites. Cependant, leur rôle exact n'est actuellement pas déterminé avec certitude (voir TABORSKY et al., 1985). Pour une étude complète et détaillée de l'écoéthologie de ces deux espèces, on consultera LEJEUNE (1985).

## 2. METHODES

Pour répondre aux questions exprimées plus haut, nous avons orienté notre démarche autour de trois axes principaux.

- A. Tout d'abord, nous avons évalué le **succès reproducteur** des mâles des populations étudiées.

Chez *Symphodus melanocercus*, nous avons :

1. compté le nombre de femelles visitant chaque mâle au cours d'une heure d'observation (fem./60 min);
2. mesuré le temps moyen pendant lequel un mâle retient une femelle sur son territoire (temps de garde);
3. compté le nombre de pontes (8) effectuées en moyenne avec une femelle (ponte/fem.);
4. compté le nombre de pontes effectuées par heure d'observation (pontes/60 min).

Pour *Symphodus ocellatus*, nous avons compté :

1. le nombre moyen de femelles entrant dans le nid par heure d'observation;
  2. le nombre de pontes effectuées dans chaque nid par heure d'observation;
  3. le nombre de mâles accessoires (mâles satellites et mâles parasites) évoluant autour du nid.
- B. Nous avons ensuite mesuré le plus précisément possible un certain nombre de **paramètres** caractérisant **les mâles** (longueur, patron de coloration, intensité de la parade, intégrité de la parade), **les territoires** (dimensions, substrat de ponte, emplacement par rapport aux routes des femelles, exposition aux autres mâles) et **les nids** (dimensions, couleur, orientation, contraste, luminosité, visibilité, inclinaison, profondeur de construction), soit dix-huit paramètres en tout. Les méthodes concernant l'appréciation exacte de tous ces paramètres sont expliquées chez WERNERUS (1985).

Ces paramètres sont essentiellement de nature optique car, chez les poissons labridés, l'expérience et les observations tendent à prouver que la perception visuelle joue un rôle prépondérant dans la plupart des comportements relationnels (MICHEL, communication personnelle). L'odorat, par contre, semble assez peu développé (RIDET et BAUCHOT, 1984).

- C. Enfin, nous avons effectué des **expériences** de manipulations de population. Ces expériences se déroulent en trois temps :
- d'abord, nous effectuons la mesure précise du **succès reproducteur** des mâles de la population étudiée;
  - ensuite, nous les **capturons** tous et les **relâchons** après deux jours;
  - enfin, nous **remesurons leur succès** après qu'ils se soient appropriés de nouveaux territoires ou construits de nouveaux nids.

Si le succès des mâles est identique avant et après l'expérience, c'est le mâle lui-même qui devrait être en cause.

## RESULTATS

### I. *SYMPHODUS MELANOCERCUS*

Les résultats concernant le **succès reproducteur** des mâles des deux populations étudiées sont repris dans le **tableau 1**. Ils montrent que le succès reproducteur varie effectivement d'un mâle à l'autre.

Les mesures de **paramètres** caractérisant les mâles et les territoires sont également indiquées au **tableau 1**. De nouveau, nous constatons de fortes différences mais uniquement en ce qui concerne les paramètres territoriaux.

En analysant sommairement le tableau 1, nous pouvons constater qu'aucun des facteurs que nous avons mesurés ne semble orienter le choix des mâles par les femelles. En effet, s'il existe effectivement des différences de succès entre les mâles, ces différences ne vont pas toutes dans le même sens. Prenons l'exemple des mâles A et C. Le mâle A a plus

Tableau 1. Globalisation des résultats pour *Symphodius melanocercus* (STARESO, 1985).

| MALES                                     |                             | POPULATION 1 : avril-mai   |                             |                            |                            | POPULATION 2 : mai-juin    |                            |                            |
|-------------------------------------------|-----------------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|
|                                           |                             | A                          | B                           | C                          | D                          | E                          | F                          | G                          |
| caractéristiques des mâles et territoires | Interface "rochers/herbier" | 37,5 m                     | 69,7 m                      | 10 m                       | 11 m                       | 15,5 m                     | 14,5 m                     | 28 m                       |
|                                           | Surface                     | 175 m <sup>2</sup>         | 82,5 m <sup>2</sup>         | 35,0 m <sup>2</sup>        | 12,5 m <sup>2</sup>        | 124,0 m <sup>2</sup>       | 116,0 m <sup>2</sup>       | 224,0 m <sup>2</sup>       |
|                                           | Exposition aux mâles        | 44 %                       | 76 %                        | 82 %                       | 66 %                       | 50 %                       | 61 %                       | 35 %                       |
|                                           | Route des femelles          | 1                          | 4                           | 3                          | 1                          | 2                          | 1                          | 0                          |
|                                           | Taille du mâle              | 79 mm                      | 80 mm                       | 76 mm                      | 75 mm                      | 78 mm                      | 80 mm                      | 79 mm                      |
| succès des mâles                          | Temps de garde (min.)       | 5,5<br>s = 6,6<br>n = 10   | 4,1<br>s = 3,5<br>n = 39    | 3,0<br>s = 2,6<br>n = 23   | 2,3<br>s = 1,7<br>n = 10   | 2,9<br>s = 2,1<br>n = 8    | 2,3<br>s = 3,1<br>n = 18   | 2,7<br>s = 2,8<br>n = 16   |
|                                           | Pontes/femelle              | 11,2<br>s = 12,9<br>n = 10 | 4,7<br>s = 5,5<br>n = 39    | 4,8<br>s = 5,8<br>n = 23   | 2,2<br>s = 2,6<br>n = 10   | 6,3<br>s = 5,9<br>n = 8    | 2,9<br>s = 7,5<br>n = 16   | 7,4<br>s = 5,2<br>n = 16   |
|                                           | Pontes/60 min.              | 95,6<br>n = 91,7<br>n = 10 | 71,6<br>s = 54, 2<br>n = 39 | 84,4<br>s = 47,0<br>n = 23 | 40,5<br>s = 42,6<br>n = 10 | 111,6<br>s = 57,2<br>n = 6 | 61,7<br>s = 85,9<br>n = 18 | 77,3<br>s = 59,3<br>n = 16 |
|                                           | Femelles/60 min.            | 8,2<br>s = 4,9<br>n = 5    | 10,5<br>s = 7,7<br>n = 23   | 10,9<br>s = 2,7<br>n = 9   | 4,1<br>s = 3,0<br>n = 2    | 11,3<br>s = 15,2<br>n = 9  | 11,5<br>s = 6,5<br>n = 19  | 4,8<br>s = 4,1<br>n = 14   |

**Interface** = longueur de l'interface substrat rocheux herbier de posidonies comprise dans chaque territoire.

**Exposition aux mâles** = pourcentage de couples qui se séparent suite à l'interaction d'un autre mâle sur le total des séparations.

**Route des femelles** = deux unités par chemin arrivant dans le territoire.  
= une unité par chemin arrivant dans le territoire adjacent.

**Pontes/femelle** = chaque ponte d'une femelle est immédiatement fécondée par le mâle. De la sorte, les deux mouvements se succèdent immédiatement et sont intimement liés.

dé succès que le mâle C au niveau du temps pendant lequel il garde ses femelles ainsi qu'au niveau du nombre de pontes par femelle mais, en ce qui concerne le nombre de visites de femelles par heure, c'est le mâle C qui obtient le plus de succès. De même, le mâle F arrive en dernière position lorsqu'on prend en considération le paramètre "nombre de pontes/femelle" alors que c'est le mâle G qui présente la position la plus faible lorsqu'on considère le paramètre "nombre de femelles/60 min.". Ayant ainsi mesuré de façon aussi précise que possible les paramètres les plus importants, il apparaît que les différences de succès observées ne peuvent s'expliquer par un seul paramètre caractérisant les mâles ni par un seul paramètre caractérisant les territoires qu'ils défendent.



Photo 1. *Symphodus melanocercus*, Calvi-Corse, Juin 1987  
(Photo M. BOCKIAU).

A la lumière de ces résultats, nous sommes donc amenés à proposer une nouvelle hypothèse :

Les différences de succès reproducteur entre les mâles de *Symphodus melanocercus* résulteraient de la combinaison d'un ensemble de facteurs qui font que certains territoires favorisent davantage les rencontres mâle-femelle que d'autres.



Ces facteurs pourraient être :

- les dimensions du territoire (interface rochers/herbiers \* et superficie);
- son emplacement par rapport aux routes des femelles;
- son exposition aux autres mâles (mâles territoriaux et non territoriaux).

Reprenons par exemple le cas des mâles A et C. Le mâle A défend un territoire plus étendu que le mâle C. En outre, il est moins exposé aux autres mâles que C. Nous constatons qu'il garde ses femelles plus longtemps et "pond" davantage avec elles. Par contre, il ne se trouve pas directement sur la route des femelles, contrairement au mâle C : ce dernier reçoit plus de visites de femelles que le mâle A.

De même, pour F et G, nous observons que le territoire de F présente une exposition plus élevée vis-à-vis des autres mâles (d'où "nombre de pontes/femelle" et "temps de garde" plus faibles) tandis que G est situé tout à fait en dehors de la route des femelles. Dans ce dernier cas, le "nombre de femelles/60 min." est nettement le plus faible.

Bien entendu, la plongée sous-marine ne permet pas un temps d'observation suffisant pour réaliser un programme de recherche s'appliquant à un grand nombre de sujets. Les résultats obtenus ici devront donc être complétés par des observations futures. Ces résultats corroborent la conviction que nous avons également acquise au cours d'autres observations n'ayant pas fait l'objet de quantifications.

## II. *SYMPHODUS OCELLATUS*

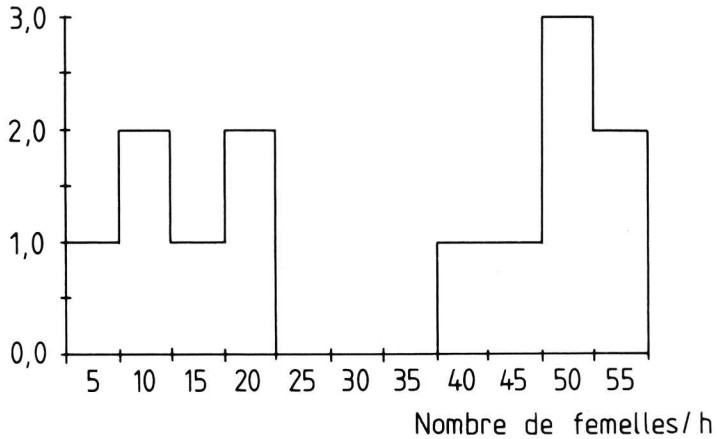
La mesure du nombre moyen de femelles entrant dans les nids par heure conduit à la séparation très nette des mâles nidificateurs en deux groupes dont l'un est caractérisé par un haut succès reproducteur et l'autre, par un succès très faible, voire nul (**figure 3**). De plus, nos résultats nous permettent de confirmer la forte corrélation existant entre le nombre de mâles accessoires évoluant autour d'un nid et le nombre de femelles visitant celui-ci, corrélation déjà mise en évidence par LEJEUNE (1985, avec un coefficient de corrélation de 0,91; voir **figure 4**). Pour des raisons pratiques inhérentes aux techniques de plongée sous-marine, nous avons décidé d'utiliser cette corrélation pour déterminer le niveau de succès d'un nid (élevé ou faible) en comptant simplement le nombre de mâles accessoires de celui-ci.

il serait fastidieux pour le lecteur de présenter ici le détail de toutes les mesures des **paramètres** qui caractérisent les mâles et les nids (voir WERNERUS, 1985). Le **tableau 2** présente les moyennes de ces mesures et la **figure 5** donne, à titre d'exemple, les résultats concernant la longueur des mâles de notre population. Bien que le succès reproducteur varie fortement d'un mâle à l'autre, les résultats de la mesure de **tous** les paramètres étudiés nous conduisent à constater que ce succès ne dépend ni d'un paramètre caractérisant les mâles ni d'un paramètre caractérisant leurs nids. Si l'on considère l'exemple de la longueur des mâles (**figure 5**), on s'aperçoit que le succès se répartit uniformément dans toutes les classes de taille. Cette situation se retrouve pour chacun des douze paramètres retenus.

---

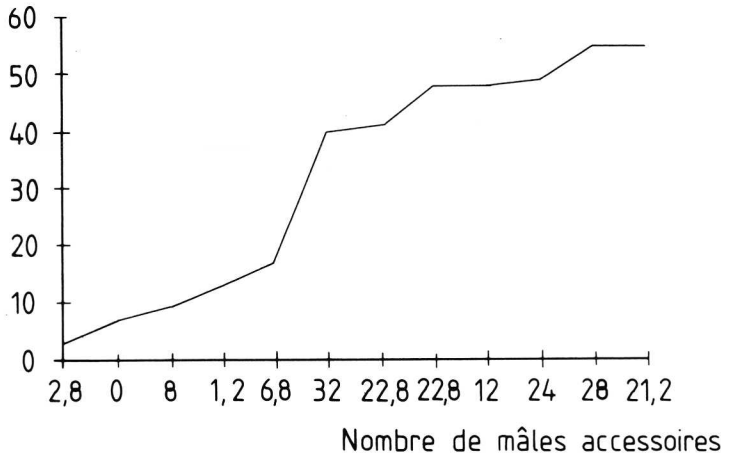
\* Les territoires sont établis les uns à côté des autres le long de l'interface rochers/herbier.

Fréquence d'observation



**Figure 3.** *Symphodus ocellatus* : séparation de la population des mâles nidificateurs en deux groupes de succès reproducteurs distincts : élevé (> 35 femelles/heure) et faible (< 20 femelles/heure) (STARESO, juin-juillet 1985).

Nombre de femelles/h



**Figure 4.** *Symphodus ocellatus* : relation entre le nombre de femelles visitant les nids et le nombre de mâles accessoires qui tournent autour de lui (STARESO, juin-juillet 1985).

**Tableau 2.** Moyennes des mesures des paramètres caractérisant les mâles et les nids de *Symphodus ocellatus* (STARESO, juin-juillet, 1985).

| PARAMETRE                          | MOYENNE | ECART-TYPE | MIN. | MAX.  | EFFECTIF |
|------------------------------------|---------|------------|------|-------|----------|
| <b>Mâle :</b>                      |         |            |      |       |          |
| longueur en mm                     | 74,6    | 2,9        | 69   | 82    | 28       |
| <b>Nid :</b>                       |         |            |      |       |          |
| diamètre en mm                     | 163     | 34         | 100  | 240   | 50       |
| profondeur en m                    | 7,1     | 2          | 2,5  | 10,5  | 50       |
| largeur des failles (1) en mm      | 137     | 67         | 70   | 340   | 22       |
| diamètre des dépressions en mm (2) | 170     | 48         | 80   | 250   | 9        |
| orientation des failles (3)        | 230,3 ° | 111,2 °    | 0 °  | 350 ° | 16       |
| orientation des parois (4)         | 241,8 ° | 97,8 °     | 0 °  | 350 ° | 16       |
| inclinaison (5)                    | 26,4 °  | 27,9 °     | 0 °  | 90 °  | 28       |
| visibilité (6)                     | 3,1     | 1,2        | 0    | 5     | 19       |

(1) (2) Les nids sont construits soit dans des failles, soit dans des dépressions de rocher.

(3) (4) Par rapport aux points cardinaux, Nord = 0 ° ou 360 °, Sud = 180 °.

(4) Les nids qui ne sont pas construits dans des failles sont généralement adossés à une paroi rocheuse.

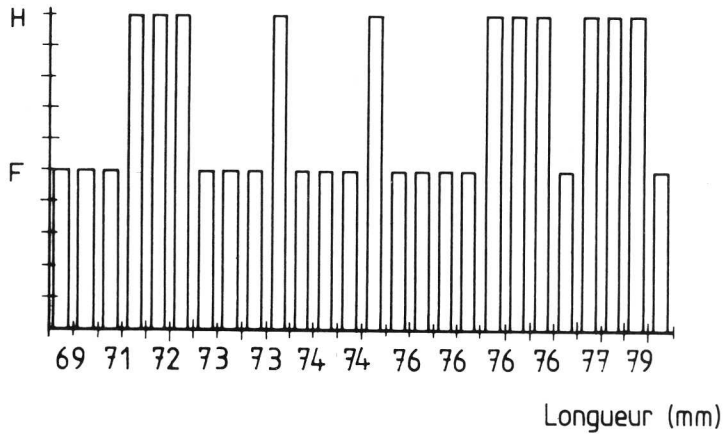
(5) Inclinaison du substrat sous-jacent par rapport à l'horizontale (0 °).

(6) En unités de visibilité, de 0 (nid invisible) à 5 (visibilité maximum), voir explication détaillée chez WERNERUS (1985).

Les patrons de coloration peuvent se ranger en quatre catégories :

- robe à dominante verte + ocelle orange vert = 60 %
- robe à dominante jaune + ocelle orange vert = 25 %
- robe à dominante jaune + ocelle bleue = 12,2 %
- robe à dominante verte + ocelle bleue = 28 %

### Niveau du succès



**Figure 5.** *Symphodus ocellatus* : rapport entre le longueur des mâles et leur succès reproducteur (STARESO, juin-juillet 1985).

Les paramètres comportementaux (patrons de coloration, intensité de la parade du mâle, caractéristiques de l'ocelle du mâle) ne sont pas renseignés, ils n'interviennent vraisemblablement pas (voir WERNERUS, 1985).

L'absence de corrélation entre, d'une part, le succès des mâles et, d'autre part, les divers paramètres relevés caractérisant les mâles et les nids (WERNERUS, 1985) nous a incité à effectuer une **expérience de manipulation de population** de manière à tenter de savoir si d'autres caractères de choix (qui auraient échappé à nos mesures) ou le choix basé sur des combinaisons de caractères ne pouvait intervenir. L'expérience que nous avons réalisée consistait à capturer, marquer, maintenir deux jours en aquarium et relâcher des mâles territoriaux en leur lieu d'origine ou sur un autre site. Après la capture, le nid est soigneusement enlevé afin de rendre le site vierge. Lorsqu'on compare le succès reproducteur de chaque mâle avant l'expérience (c'est-à-dire sur son ancien nid) avec celui qu'il possède après l'expérience (sur son nouveau nid), on peut admettre, nous semble-t-il, que si le succès a changé, c'est que le facteur qui oriente le choix des femelles est le nid ou le site et que, par contre, si le succès est le même avant et après l'expérience, c'est que le mâle possède une caractéristique qui le distingue des mâles sans succès.

Cette expérience de manipulation de population pratiquée efficacement avec 18 mâles est explicitée dans le **tableau 3\***.

**Tableau 3.** Expérience de manipulation de population.

Niveau de succès : H = succès élevé

F = succès faible

- = résultat négatif : mâle non retrouvé

| NOM                  | MEME TER-<br>RITOIRE<br>MEME<br>SITE | MEME TER-<br>RITOIRE<br>SITE<br>DIFFERENT | TERRITOIRE<br>DIFFERENT | SUCCES<br>AVANT | SUCCES<br>APRES |
|----------------------|--------------------------------------|-------------------------------------------|-------------------------|-----------------|-----------------|
| 1b                   | -                                    | I                                         | -                       | F               | H               |
| 2b                   | -                                    | -                                         | I                       | F               | H               |
| 3b                   | -                                    | -                                         | -                       | H               | -               |
| 4b                   | -                                    | -                                         | -                       | F               | -               |
| 5b                   | -                                    | -                                         | I                       | H               | F               |
| 6b                   | -                                    | -                                         | -                       | F               | -               |
| 7b                   | -                                    | -                                         | -                       | F               | -               |
| 8b**                 | I                                    | -                                         | -                       | H               | H**             |
| 9                    | -                                    | -                                         | I                       | H               | H               |
| 9b                   | -                                    | I                                         | -                       | F               | H               |
| 10b                  | VOIR NOTE                            | -                                         | -                       | F               | H               |
| 11b                  | -                                    | I                                         | -                       | H               | H               |
| 13b                  | -                                    | -                                         | -                       | H               | -               |
| 14                   | -                                    | I                                         | -                       | F               | H               |
| 15                   | -                                    | -                                         | I                       | F               | H               |
| 19                   | -                                    | -                                         | -                       | F               | -               |
| 20                   | -                                    | -                                         | -                       | F               | -               |
| 21                   | -                                    | -                                         | -                       | H               | -               |
| 22                   | -                                    | -                                         | I                       | F               | -               |
| 23                   | -                                    | I                                         | -                       | H               | H               |
| 24                   | -                                    | -                                         | -                       | F               | -               |
| 25                   | -                                    | -                                         | -                       | H               | -               |
| 26                   | -                                    | -                                         | I                       | H               | H               |
| 27                   | -                                    | -                                         | -                       | H               | -               |
| 30                   | -                                    | I                                         | -                       | H               | H               |
| 31                   | -                                    | -                                         | I                       | F               | F               |
| 32                   | -                                    | I                                         | -                       | F               | F               |
| 33                   | -                                    | -                                         | I                       | H               | F               |
| 34                   | -                                    | I                                         | -                       | H               | H               |
| 35                   | -                                    | I                                         | -                       | H               | H               |
| <b>changements :</b> |                                      | 33,3 %                                    | 62,5 %                  |                 |                 |

NOTE : Ce mâle ne fut pas retiré, son succès crût dès l'enlèvement des mâles.

\*\* TEMOIN : Ce mâle a reconstruit son nid exactement à la place de l'ancien.

\* Deux remarques s'imposent à propos de ces expériences

1° Le comportement sexuel des mâles étant cyclique, ceux-ci "repartent à zéro" après l'expérience en démarrant un nouveau cycle.

2° La capture des mâles, bien que pratiquée avec un maximum de précautions, est susceptible de provoquer une certaine perturbation. Nous estimons cependant que cette perturbation est passagère et très limitée. En effet, presque tous les mâles ont un haut succès reproducteur après l'expérience et la plupart des mâles dont le succès reproducteur a changé, ont un succès plus élevé après l'expérience. Cette constatation s'intègre d'ailleurs à notre hypothèse. En effet, selon celle-ci, le nombre de mâles à succès doit être constant sur le site. Cela implique que si le nombre total des mâles nidificateurs diminue, le rapport "mâles à succès / mâles sans succès" doit augmenter, ce qui correspond à la situation que nous avons observée. Par ailleurs, les interactions entre mâles ne diminuent pas après l'expérience; elles augmentent même légèrement. Ces interactions résultent essentiellement de la présence de mâles accessoires dont le nombre n'a pas changé sur l'ensemble du site d'étude.

Sur ces 18 mâles, 9 (50 %) ont repris le même territoire mais n'ont pas réutilisé le même site pour reconstruire leur nid. De ces 9 mâles, 3 ont vu leur succès changer (33,3 %). 8 mâles (44 %) ont acquis un nouveau territoire dont 5 avec un changement de succès (62,5 %). Le 18ième mâle a réutilisé des sites ayant déjà été utilisés par d'autres mâles. Lors de cette expérience, plusieurs mâles ont occupé des sites ayant déjà été occupés avant l'expérience par d'autres mâles. La comparaison de leurs différents succès est donnée au **tableau 4**.

**Tableau 4.** *Symphodus ocellatus* : occupation de territoires de succès connu par des mâles étrangers de succès également connu. STARESO, juin-juillet 1985.

| TERRITOIRE | SUCCES DE L'ANCIEN MALE | SUCCES DU NOUVEAU MALE | ANCIEN SUCCES DU NOUVEAU MALE |
|------------|-------------------------|------------------------|-------------------------------|
| 1          | F                       | H                      | H                             |
| 2          | F                       | H                      | F                             |
| 3          | F                       | H                      | (*)                           |
| 4          | H                       | H                      | F                             |

(\*) = succès reproducteur non connu.

F = succès reproducteur faible.

H = succès reproducteur élevé.

TERRITOIRES : 75 % de changements (succès de l'ancien mâle / succès du nouveau mâle).

MALES : 66 % de changements (ancien succès du nouveau mâle / succès du nouveau mâle).

Sur ce tableau, nous constatons, d'une part, que trois sites sur quatre changent de succès, ce qui semble indiquer que c'est le **mâle** qui oriente le succès mais, d'autre part, deux mâles sur trois changent aussi de succès, ce qui devrait signifier la conclusion opposée, à savoir que c'est le site qui oriente le succès.

Ainsi l'expérience de manipulation conduit également aux deux conclusions suivantes :

- les mâles semblent fort attachés à leur territoire puisque 62 % des mâles reprennent le leur;
- les différences de succès ne semblent corrélées ni aux mâles, ni aux sites de construction du nid.

Suite aux résultats de nos diverses mesures ainsi qu'à ceux des expériences entreprises et à toutes les observations que nous avons pu effectuer sur les 50 nids étudiés, nous proposons la double hypothèse suivante :

- 1° le choix des mâles par les femelles s'effectuerait au hasard;
- 2° les femelles sont fidèles à certains nids par habitude.

Ainsi, au début de la saison de reproduction, les femelles commencent à pondre avec les premiers mâles prêts à se reproduire. Elles restent fidèles à ces mâles, tant qu'ils sont sexuellement actifs. Par un processus d'habituation, les femelles ne visitent que les nids qu'elles connaissent ou qui sont fréquentés par d'autres femelles. Ceci conduit

naturellement à la séparation de la population en deux groupes nettement distincts, un groupe à haut succès et un groupe à succès faible. Quand un mâle arrive à la fin de son cycle, les femelles choisiraient le mâle qui est le plus proche à condition qu'il soit prêt à se reproduire à ce moment-là.

Cette hypothèse quelque peu surprenante permet cependant d'expliquer tous les résultats :

- par exemple, qu'un mâle puisse avoir la visite d'un **très grand nombre** de femelles tandis que son voisin, dont le nid se trouve à moins d'un mètre, n'en a aucune;
- ou bien, que le nombre de nids à haut succès semble **constant** au sein d'une même population;
- ou encore, qu'un mâle à faible succès acquiert plus tardivement un haut succès sans autre raison apparente que l'arrivée, à la fin de son cycle d'activité, d'un de ses voisins, mâle à haut succès (comme si le succès "passait" d'un mâle à l'autre);
- notre hypothèse permet d'expliquer que les femelles semblent **fidèles** à un ou deux nids durant au moins une journée;
- elle explique, en outre, les **changements aléatoires** de succès lors de nos expériences ainsi que l'existence de **deux groupes distincts** dans une population où les mâles semblent pourtant choisis au hasard ...;
- de même s'explique la **synchronisation** des cycles au début de la saison de reproduction, conséquence évolutive du "choix" par les femelles des premiers mâles prêts à se reproduire;
- enfin, cette hypothèse expliquerait aussi qu'un même mâle enregistre des **succès variables** d'un cycle à l'autre alors que son nouveau nid est souvent construit à côté de l'emplacement du précédent.

## DISCUSSION

Considérant les résultats de nos mesures, de nos expériences et de nos observations, nous pensons pouvoir proposer l'hypothèse selon laquelle le choix du partenaire s'effectue au hasard, chez les deux espèces étudiées.

L'existence de fortes différences de succès reproducteur entre les mâles d'une même population s'expliquerait, quant à elle, de deux manières différentes, suivant l'espèce considérée :

- chez *Symphodus melanocercus*, nous avons pu mettre en évidence le fait que certains territoires favoriseraient plus que d'autres les rencontres mâle-femelle;
- chez *Symphodus ocellatus*, nous avons constaté que l'hypothèse de l'habituation, par laquelle les femelles restent fidèles aux nids choisis au hasard, était la plus probable.

Cette hypothèse de l'habituation se rapproche fort de la théorie de la tradition mise en évidence par WARNER (1986) chez *Thalassoma bifasciatum*. Cet auteur montre en effet que les femelles choisissent un certain nombre de sites de reproduction au hasard (moyennant le respect

du mâle dont le territoire englobe ces sites. WARNER montre de plus que ces femelles restent fidèles à ces sites par tradition, le nombre de sites restant constant (pour une discussion plus complète, voir WERNERUS, 1985).

Voyons maintenant si ces hypothèses cadrent avec les systèmes sociaux et reproducteurs des espèces considérées ainsi qu'avec les théories présentées dans l'introduction.

### 1° *SYMPHODUS MELANOCERCUS*

Dans un système basé sur le hasard, les femelles ne peuvent suivre, pour effectuer leur "choix", que la tactique la plus élémentaire décrite par WITTENBERGER (1983), celle du **seuil critique**. Les femelles choisiront comme partenaire de reproduction tout individu qui s'affirme en tant que mâle de la même espèce prêt à se reproduire. D'après WITTENBERGER, cette tactique est d'application lorsque le coût exigé par la comparaison dépasse le bénéfice escompté. C'est le cas principalement si la saison de reproduction est courte ou si les partenaires potentiels diffèrent peu entre eux. Nous pouvons constater que les systèmes sociaux et reproducteurs de *Symphodus melanocercus* répondent exactement à ces critères : la saison de reproduction ne dure que six à huit semaines et les mâles semblent peu différer entre eux.

### 2° *SYMPHODUS OCELLATUS*

A l'instar de *Symphodus melanocercus*, cette espèce ne se reproduit que six à huit semaines par an. De même, les caractéristiques des mâles (morphologie, patrons de coloration, patrons comportementaux) varient dans des limites étroites. Ces conditions sont celles pour lesquelles la tactique du seuil critique est envisageable et c'est ce que nous constatons puisque nous avons montré que les mâles semblent choisis au hasard. Cette espèce présenterait, en outre, un phénomène d'habitation qui rend les femelles fidèles aux sites choisis. Ceci pourrait les amener à ne fréquenter que des sites connus (rapidité de déplacement, déplacements peu nombreux, cachettes connues, ...) où elles sont sûres de trouver des mâles prêts à se reproduire (ce qui semble avantageux eu égard à la brièveté de la saison de reproduction).

Les théories de WITTENBERGER (1983) semblent donc confirmer nos hypothèses. Par contre, celles-ci infirment l'hypothèse de HALLIDAY (1983) selon laquelle les sélections intra- et extrasexuelles doivent jouer conjointement dans la sélection agissant sur l'espèce. En effet, dans le cas de systèmes d'appariement basés sur le hasard, la sélection intersexuelle n'intervient évidemment pas. La seule sélection qui puisse agir est la compétition entre membres d'un même sexe (au niveau du territoire ou du nombre et de la longueur des cycles de reproduction, par exemple). A l'appui de cette constatation, notons que chez le saumon coho (*Onchorhynchus kisutch*), où c'est la femelle qui construit et défend le nid, VAN DEN BERGHE (1984) montre que le facteur de sélection agissant sur le succès reproducteur des femelles est constitué à plus de 50 % par la compétition femelle-femelle (49 à 65 %).



## CONCLUSIONS

Notre travail nous a permis d'aborder un aspect de l'éthologie encore relativement peu connu, bien que situé au centre des phénomènes de reproduction et, donc, des processus d'évolution.

Nos conclusions sont très différentes de ce qui est généralement émis sur le sujet.

En effet, au départ des **questions** suivantes :

- 1° existe-t-il des différences de succès reproducteur entre mâles d'une même population ?
- 2° quel est le facteur par lequel s'exerce la sélection intersexuelle ?  
les résultats de nos mesures et de nos expériences semblent nous permettre de **conclure** que :
  - 1° il existe effectivement d'**importantes variations** du succès reproducteur des mâles au sein des deux espèces;
  - 2° ces variations ne semblent pas provenir d'une sélection du mâle ou de son territoire par les femelles, la sélection s'effectue **au hasard**;
  - 3° chez *Symphodus melanocercus*, les différences de succès reproducteur entre mâles territoriaux résultent de la position des territoires par rapport aux routes choisies par les femelles. Dans ce contexte, la taille relative des territoires et leur position les uns par rapport aux autres exercent une certaine action;
  - 4° chez *Symphodus ocellatus*, les fortes différences de succès reproducteur observées entre mâles nidificateurs semblent provenir de la **fidélité** des femelles aux sites sélectionnés;
  - 5° dans de tels systèmes d'appariement basés sur le hasard, la sélection sexuelle ne semble s'exercer que par le biais de la sélection **intra-sexuelle** (en l'occurrence la compétition mâle-mâle).
  - 6° enfin, ces systèmes de reproduction semblent **bien adaptés** aux **systèmes sociaux** ainsi qu'aux **facteurs environnementaux** des espèces étudiées (par exemple, la faible variabilité des caractéristiques des mâles, la brièveté de la saison de reproduction, etc...).

## REMERCIEMENTS

Nous remercions particulièrement, pour leur aide efficace et leurs avis précieux, les Docteurs D. BAY, P. LEJEUNE, et R.R. WARNER. Nous remercions également pour l'examen minutieux qu'il a fait de nos manuscrits et pour ses critiques constructives, Monsieur S. FETTER.

Ce travail a été supporté par une bourse du Fond pour la Recherche Sous-marine et Océanographique et par une subvention allouée par le Fond de la Recherche Fondamentale et Collective (projet n° 2.9005.84). Nous remercions vivement ces deux institutions.

## LEXIQUE

- (1) **Système de priorité (*Priority system*)** : le critère utilisé pour le choix est subdivisé en plusieurs niveaux hiérarchisés dont chacun a priorité sur le précédent. En utilisant successivement chacun des niveaux, on isole peu à peu le meilleur partenaire de la population.
- (2) **Système d'accumulation (*Weighting system*)** : dans ce cas, plutôt que des niveaux hiérarchisés, c'est la combinaison de l'ensemble des critères qui est utilisée.
- (3) **Tactique du seuil critique (*Threshold-criterion tactic*)** : le partenaire est choisi dès qu'il possède, à un niveau minimum prédéterminé, le caractère utilisé pour le choix.
- (4) **Tactique de la comparaison séquentielle (*Sequential-comparison tactic*)** : il s'agit de passer de candidat en candidat, la comparaison s'effectue chaque fois entre les deux derniers partenaires potentiels rencontrés.
- (5) **Tactique de la comparaison globale (*Pool-comparison tactic*)** : un nombre donné de partenaires potentiels sont comparés avant d'effectuer le choix.
- (6) **Succès reproducteur** : nous considérons que, pour les espèces étudiées, le succès reproducteur équivaut au succès d'appariement car, d'après LEJEUNE (1985), les femelles déposent approximativement le même nombre d'oeufs à chaque ponte. Bien entendu, nous ne tenons pas compte, à ce niveau, d'une éventuelle mortalité différentielle des oeufs, des larves et des juvéniles.
- (7) **Fécondation parasite** : le jeune mâle suit un couple (femelle et mâle territorial) en parade et tente de féconder, avant le mâle territorial, les oeufs pondus par la femelle. Le succès de cette "méthode" est cependant faible, eu égard à la vigilance du mâle territorial (1 fécondation parasite constatée sur un total de 400 pontes observées; WERNERUS, 1985).
- (8) **Ponte** : pour des raisons de facilité, nous utilisons ce seul terme aussi bien pour la femelle que pour le mâle. En effet, la ponte et la fécondation se suivent, chez ces espèces, dans le même mouvement et sont même simultanées chez *Symphodus melanocercus*.

## BIBLIOGRAPHIE

HALLIDAY, T.R., 1978a.

The newt as an honest salesman.

Animal Behaviour, 26 : 1273-4.

HALLIDAY, T.R., 1978b.

Sexual selection and mate choice.

In Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach, ed. J.R. KREBS & N.B. DAVIES, pp 180-213. Blackwell Scientific Publications : Oxford.

- HALLIDAY, T.R., 1983.  
The study of mate choice.  
In *Mate Choice*, ed P. BATESON, pp 3-32. Cambridge University Press.
- HAY, D.E. et J.D. Mc PHAILL, 1975.  
Mate selection in threespine sticklebacks.  
Canadian journal of Zoology, 53 : 441-50.
- LEJEUNE, P., 1985.  
Le comportement social des labridés méditerranéens.  
Cah. Ethol. Appl., 5 (2), 208 pages.
- LENNINGTON, S., 1980.  
Female choice and polygyny in redwinged blackbirds.  
Animal Behaviour, 28 : 347-61.
- RIDET, J. et R. BAUCHOT, 1984.  
L'olfaction chez les téléostéens.  
Cybiurn 84, 8 (1) pp 15-25.
- RIDLEY, M. et C. RECHTEN, 1981.  
Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests who contain eggs.  
Behaviour, 76 : 152-61.
- ROBERTSON, D.R. et S.G. HOFFMAN, 1977.  
The Roles of Female Mate Choice and Predation in the Mating System of Some Tropical Labroid Fishes.  
Zeitschrift für Tierpsychologie, 45 : 298-320.
- SARGENT, R.C. et R. CRAIG, 1982.  
Territory quality, male quality, courtship intrusion and female nest choice in the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*.  
Animal Behaviour, 30 : 364-74.
- TABORSKY, M., B. HUDDE et P. WIRTZ, 1985.  
Reproductive behaviour and ecology of *Symphodus ocellatus*, an european wrasse with four types of males behaviour.  
Nature, sous presse.
- THRESHER, R.E. et J.T. MOYER, 1983.  
Male success, courtship complexity and patterns of sexual selection in three congeneric species of sexuality monochromatic and dichromatic damselfishes (Pisces : Pomacentridae).  
Animal Behaviour, 31 : 113-27.
- VAN DEN BERGHE, E.P., 1984.  
Natural selection and reproductive succes of female coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) : a study in female competition.  
Thesis submitted for the degree of Master of Science, Simon Fraser University, 71 p.
- WARNER, R.R., 1986.  
Alternative Mating Behavior, in "Coral Reef fish : life history analysis".  
Firth Int. Coral. Reef. Congress. Tahiti, 4, pp 145-150.

WERNERUS, F.M., 1985.

Etude des paramètres orientant le choix du partenaire au cours de la reproduction chez *Symphodus melanocercus* (Risso, 1810) et *Symphodus ocellatus* (FORSKAL, 1775) (LABRIDES MEDITERRANEENS).  
Mémoire de Licence, Université de Liège, 75 pp.

WITTENBERGER, J.F., 1983.

Tactics of mate choice. In *Mate Choice*, ed. P. BATESON.  
Cambridge university Press., pp. 435-47.

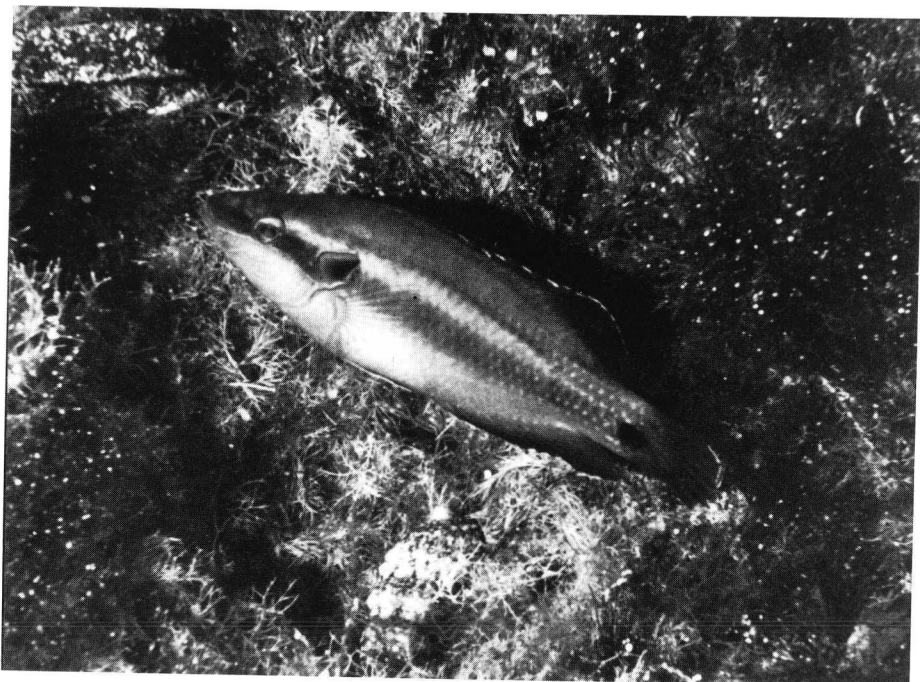


Photo 2. *Symphodus ocellatus*, Calvi-Corse, Juin 1987  
(Photo M BOCKIAU).