

ARTICLE ORIGINAL

Contribution à l'éthologie des poissons cichlides : comportement agonistique chez *Astatotilapia brownae* (Greenwood, 1962), lac Victoria*

par

Y. FERMON¹ et J. VOSS²

ABSTRACT : A contribution to the ethology of cichlid fishes : agonistic behaviour in *Astatotilapia brownae* (Greenwood, 1962) from lake Victoria.

The agonistic behaviour of *Astatotilapia brownae* (endemic species of cichlid teleost in lake Victoria) was studied.

Three different colored patterns were observed. Each of them was shown to correspond to an individual motivation condition.

When analysed, the agonistic behaviour appeared to include five distinct movements. The temporal association of the behaviour sequences was approached 1° by a diagram description of the sequences and 2° by quantifying the relationships between them using the statistics χ^2 method.

Despite a reduced series of coloration patterns, *A. brownae* may be characterized by a highly developed ritualisation of its agonistic behaviour.

By comparison with other cichlid species (different geographic origin and/or different reproduction strategy), the present work allows better and more complete characterization of *A. brownae*.

RESUME

Ce travail consiste en une étude du comportement agonistique d'*Astatotilapia brownae*, un poisson cichlidé endémique du lac Victoria.

Trois patrons de coloration correspondant chacun à un état de motivation bien déterminé ont été observés.

Le comportement agonistique a été analysé. Il comporte cinq mouvements distincts. L'association temporelle des séquences comportementales a pu être mise en évidence par la description en diagramme de séquences et la quantification des liens qui les unissent par la méthode χ^2 .

Malgré une faible gamme de patrons de coloration, *A. brownae* présente une ritualisation très développée au niveau du comportement agonistique.

Une comparaison avec d'autres espèces de cichlidés de répartition géographique et/ou de stratégie de reproduction différente permet de mieux situer *A. brownae*.

* Manuscrit reçu le 20 juin 1990; accepté le 10 octobre 1990.

¹ Laboratoire d'Ethologie, Université Rennes I, Campus de Beaulieu, 35042 RENNES, France.

² Institut de Zoologie, Université de Liège, 22 Quai Van Beneden, 4020 LIEGE, Belgique.

Cette étude a été réalisée grâce à l'aide financière des Fonds de la Recherche Fondamentale et Collective de Belgique (Projet 2.9805.84). Toute ma gratitude va à J. VOSS et J.-Cl. RUWET pour leur accueil chaleureux au sein du Service d'Ethologie et de Psychologie animale de l'Université de Liège et leur soutien permanent. Je remercie vivement C. MICHEL pour ses bons conseils. Je n'oublie pas ceux qui m'ont soutenu lors de ce stage, et en particulier tous les membres du Service de l'Aquarium Dubuisson, M. BOCKIAU pour ses talents de photographe, P. HUMBERS pour son aide technique, R. MARECHAL et W. FERARD pour les soins qu'ils ont dispensés à mes pensionnaires aquatiques.

INTRODUCTION

Avec plus de 800 espèces, les cichlidés constituent une des familles les plus représentées sur le continent africain. Leur nombre (plus de 600 espèces répertoriées) est particulièrement important dans les grands lacs Malawi, Tanganyika et Victoria. De nombreuses espèces y sont endémiques. Certains auteurs (GREENWOOD, 1981) appellent « species flocks » l'explosion des formes et le nombre élevé d'espèces. L'origine et l'évolution de ces poissons soulèvent de nombreuses questions.

Dans leurs pays d'origine, ces poissons constituent une source de protéines animales très importantes. Certaines espèces peuvent aussi être utilisées dans la lutte contre des maladies parasitaires dont l'hôte intermédiaire est un mollusque gastéropode (bilharziose). Enfin, le potentiel de croissance, la plasticité, la grande tolérance vis-à-vis des facteurs environnementaux et les particularités de la reproduction de certaines espèces en font des animaux privilégiés pour la pisciculture.

Mais les problèmes soulevés tant au plan fondamental qu'appliqué nécessitent une étude comportementale préalable.

BAERENDS & BAERENDS-von ROON (1950) ont été les premiers à s'intéresser à l'éthologie de la famille des cichlidés en travaillant sur huit espèces en provenance d'Amérique du Sud (5) et d'Afrique (3). Leurs travaux ont permis de souligner l'intérêt des cichlidés comme matériel d'investigation pour l'éthologie comparative. Par la suite, de nombreuses études ont été entreprises.

A l'instar des travaux de RUWET J.-Cl., VOSS J. *et al.* sur l'éthologie comparée des cichlidés, il semble possible de relier entre eux la systématique et le comportement.

Le comportement social est, selon MAYR (1963), un des mécanismes d'isolement le plus important. Dans le cas des cichlidés, il est possible que l'isolement reproductif trouve son origine dans les fluctuations et les différences dans le synchronisme lors de la reconnaissance des sexes (CRAPONA de CRAPONA & FRITZSCH, 1984; N'GOKAKA, 1984) et de la sélection du partenaire par les femelles (DOMINEY, 1984).

Chez les cichlidés, la communication se fait par différents types de signaux : chimiques, sonores et visuels. Dans les eaux claires, les signaux optiques prédominent. La gamme des patrons de coloration des cichlidés est importante, chacun étant associé à un état de motivation. Leur rôle semble important dans la reconnaissance des postures gestuelles. Les stratégies de reproduction (pondeurs sur substrat, incubateurs buccaux...) présentées par les cichlidés demandent une panoplie de signaux de reconnaissance dont la gamme varie avec le type de stratégie.

Le présent travail a pour objet de réaliser une première approche du comportement agonistique entre mâles *Astatotilapia brownae*, espèce endémique du lac Victoria.

MATERIEL ET METHODE

1. MATERIEL ET CONDITIONS D'ETUDES

Endémique du lac Victoria, l'espèce *Astatotilapia brownae* (GREENWOOD, 1962) est confinée aux plages de sable et de galets (GREENWOOD, 1981). Ce sont des insectivores (non exclusifs). Les mâles sont polygames et plutôt territoriaux. La femelle pratique une incubation de type buccopharyngienne.

Nos poissons sont issus de deux portées de deux souches différentes (A et B) qui n'ont jamais eu de contacts entre elles. Cinq mâles de taille sensiblement équivalente (tabl. I), appartenant à chacune des souches, ont servi à l'expérimentation. Chaque souche était identifiable par marquage artificiel : une légère ablation de l'extrémité (supérieure pour B, inférieure pour A) de la nageoire caudale. Les poissons ont été accoutumés pendant trois semaines dans leurs bacs de stockage.

Tableau I. Dominance dans les confrontations et taille des individus (longueur totale en mm).

	<u>Souche A</u>	n° 1	n° 2	n° 3	n° 4	n° 5	<u>Total B</u>
<u>Souche B</u>	Taille	111	111	104	104	105	
n° 1	111	B*	A*	A	A	A*	1/5
n° 2	107	B*	A*	B*	B	B*	4/5
n° 3	104	A	A	A*	0	A	0/4
n° 3b**	104	A*	A*	A*	B	B*	2/5
n° 4	108	B*	A	A	A	A*	1/5
n° 5	105	0	A*	A	A	B*	1/4
n° 5b**	107	A	A	A	B	A	1/5
<u>Total A</u>		3/6	7/7	6/7	3/6	4/7	B : 10/33 A : 23/33

* Combat.

** Les individus 3 et 5, décédés en cours d'expérience, ont été remplacés par les spécimens 3b et 5b.

1.1. Maintenance

Les animaux sont maintenus dans des bacs en asbeste. Grâce à une seule face vitrée, ce type de bac permet de limiter les troubles occasionnés par des éléments extérieurs. La couleur générale est bleue. La surface du fond a été tapissée de quartzite. Pour individualiser chaque spécimen, deux bacs de 100 l (un pour chaque souche) ont été divisés en cinq compartiments, un individu par compartiment. Un bac de 300 l en asbeste a servi à l'expérimentation. Deux abris ont été disposés l'un en face de l'autre pour permettre aux poissons de s'y réfugier. Le bac est surmonté d'un miroir, ce qui permet des vues de face et par le dessus. Nous avons procédé à des changements d'eau de 1/3 de la capacité du bac tous les quinze jours. La filtration est assurée par des filtres extérieurs Eheim et chaque bac est pourvu d'un diffuseur d'air. Les poissons ont été nourris six jours par semaine avec une alimentation artificielle (paillettes Tetramin) et des vers de vase.

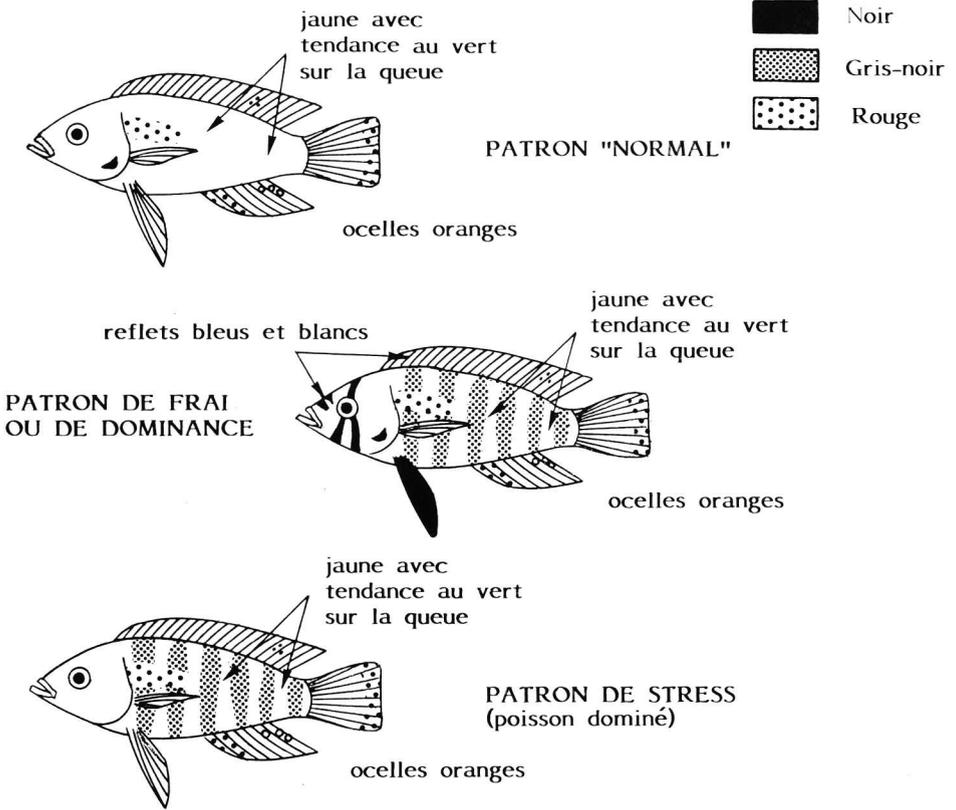
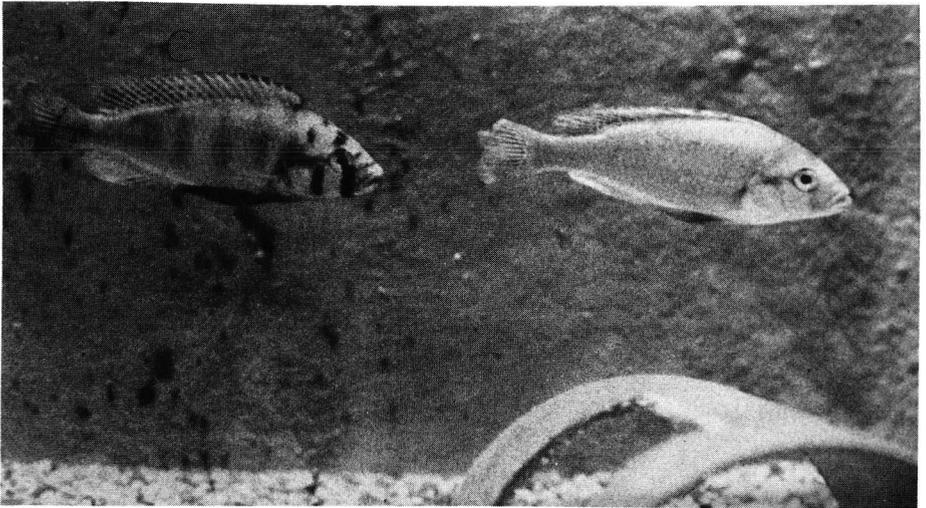


Fig 1. Patrons de coloration.



Patron de dominance

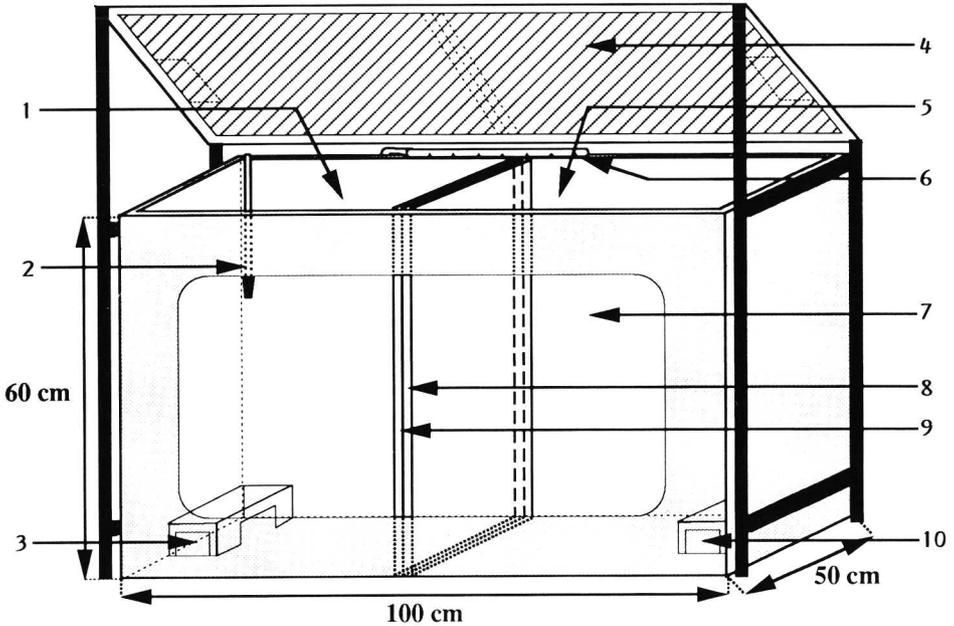
Patron « normal »

Photo 1. Patrons de colorations.

1.2. Paramètres physico-chimiques

Les poissons ont été maintenus dans une eau dont les caractéristiques sont une température de 24° C à 27° C, un pH de 7,2 à 7,6, une conductivité de 500 μ S. L'éclairage est dispensé par des néons de type Grolux et des spots de 500 et 80 W pour les prises de vue (problèmes de sensibilité de la caméra). La photopériode est de 14 L/10 D, réglée par minuterie automatique.

Schéma du bassin utilisé pour la manipulation



1. Compartiment α
2. Sortie d'eau vers le filtre
3. Emplacement de l'abri
4. Miroir
5. Compartiment β

6. Arrivée d'eau du filtre
7. Paroi vitrée
8. Séparation opaque
9. Vitre
10. Emplacement de l'abri

2. METHODE

Chacun des deux mâles est mis dans le bac de 300 l séparé en deux compartiments par une cloison opaque et une vitre. Les poissons sont laissés au minimum une heure pour s'acclimater à leur nouvel environnement. A ce moment-là, la paroi opaque est retirée. La vitre sépare encore le bac. Les poissons sont observés jusqu'à ce qu'ils aient tous les deux leur patron de coloration de rivalité et des velléités de combat (présence près de la vitre, voir **planche 1 : photo 2**). Puis la vitre est retirée. Le chronomètre est arrêté lorsqu'un des mâles perd sa coloration et cherche à fuir. Toutes les confrontations ont été enregistrées par caméra vidéo noir et blanc Thompson, commandée à distance dans une pièce attenante. Celle-ci étant peu sensible, deux spots de 500 W éclairent le bac par le dessus de la façon la plus uniforme possible. Chaque combat est ensuite passé au ralenti et décomposé en séquences. La durée de chaque séquence peut ainsi être mesurée.

PATRONS DE COLORATION (Voir fig. 1 et photo 1)

Le dimorphisme sexuel est important : les femelles sont brunâtres, sans éléments colorés particuliers. Nous pouvons tout de même observer trois livrées différentes : l'une correspondant aux conditions de vie habituelles (parure dite « normale »), la seconde associée à l'état de dominance (parure de dominance) et la dernière liée au dérangement de l'animal (parure de stress).

Les mâles, par contre, possèdent des livrées très colorées comprenant du vert, du rouge, du jaune, du bleu et du noir. Ils possèdent également plusieurs livrées : une dite normale, une de dominance et de frai et la dernière de stress.

1. PATRON DIT NORMAL

Le corps est de couleur jaune avec des tendances au vert vers l'extrémité caudale. Les nageoires impaires sont bordées d'un liseré rouge. La nageoire dorsale est perlée de petits points rouges. Une bande rouge apparaît également au-dessus des nageoires pectorales. La nageoire anale comporte des ocelles orangés cerclés de noir qui pourraient jouer un rôle dans la reproduction (FRYER & ILES, 1972).

2. PATRON DE FRAI ET DE DOMINANCE

La coloration est identique à celle décrite précédemment. En surajout, apparaissent sur le corps des bandes verticales noires plus ou moins marquées au nombre de six, en général. Les nageoires pectorales et le ventre deviennent d'un noir intense. La tête se couvre d'un « masque » noir très prononcé. Sur la tête et sur la nageoire dorsale, nous observons des reflets bleu et blanc.

3. PATRON DE STRESS

Ce patron est identique au patron dit normal. Il s'y surajoute uniquement les bandes noires sur le corps.

Nous retrouvons ce même type de patron chez « *Haplochromis* » (*Astatotilapia burtoni*) du lac Tanganyika (HEILIGENBERG, 1965). Les patrons de dominance et de frai comprennent l'apparition de ce que nous pouvons appeler un masque formé de lignes noires, une de celles-ci, en particuliers, barrant l'oeil. Certains auteurs soulignent l'importance agonistique de cette barre chez *Astatotilapia burtoni* (HEILIGENBERG, 1965).

Cette pauvreté dans la gamme des patrons de coloration semble être l'apanage des incubateurs buccaux comme les *Haplochromis*, au contraire des cichlidés pondéurs sur substrat comme certains genres d'Afrique Occidentale (genre *Pelvicachromis* ou *Tilapia Coptodon*) (VOSS, 1974). Chez ces espèces, la ponte sur substrat et les soins parentaux, liés à la formation d'un couple constitué pour un temps plus ou moins long, requièrent de la part des deux partenaires un type de reconnaissance plus élaboré. Chez les incubateurs buccaux, où les deux partenaires ne sont réunis que pour la ponte, la femelle assurant seule les soins aux jeunes, la gamme des signaux de reconnaissance est moins étendue.

Planche 1

POSTURES PRESENTEES PAR LES POISSONS LORS DES COMBATS

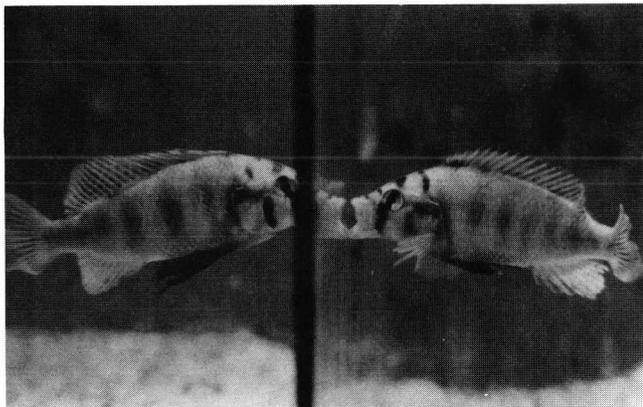


Photo 2.
Les poissons sont
séparés par une vitre.

Photo 3.
Position en T ou
attaque latérale.

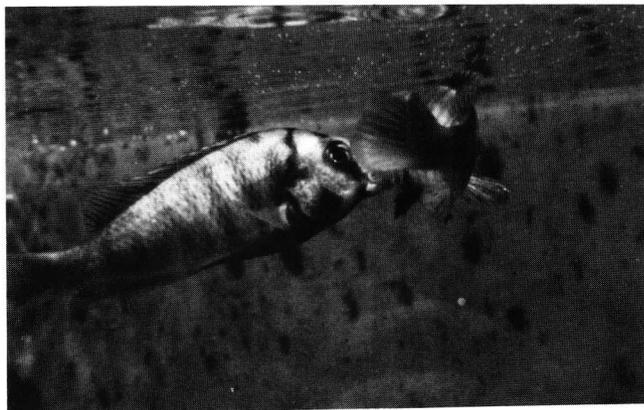


Photo 4.
Position en T
avec contact.



Planche 2

POSTURES PRESENTEES PAR LES POISSONS LORS DES COMBATS

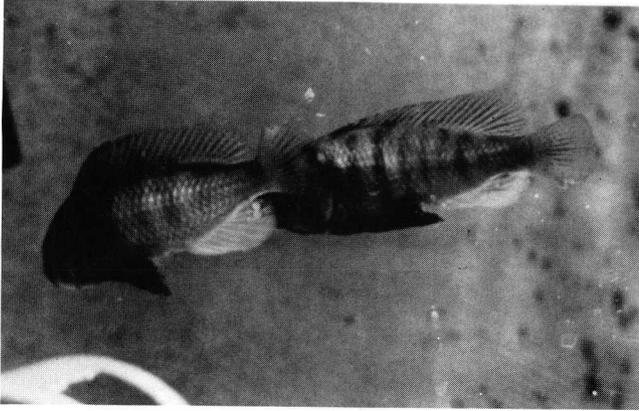


Photo 5.
Parallèle.



Photo 6.
Face à face.

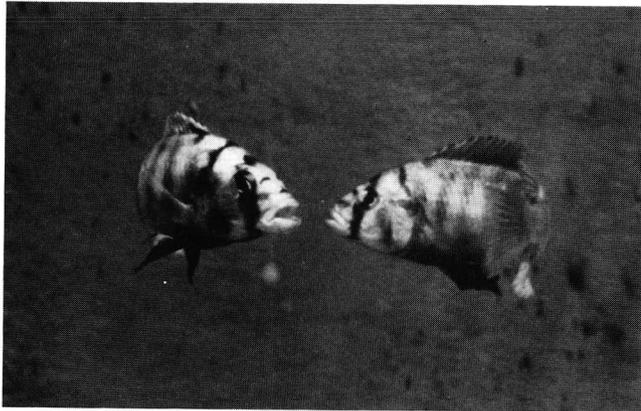
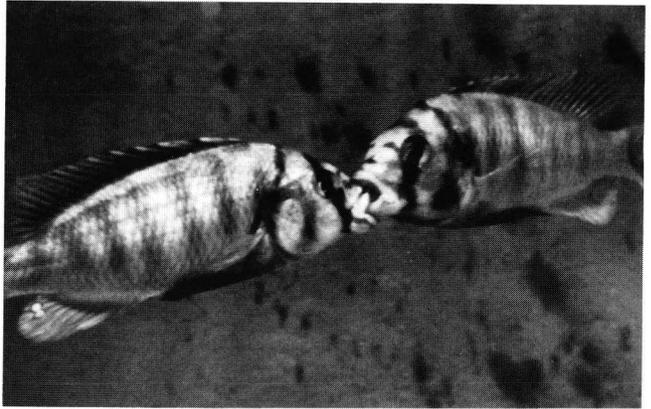


Photo 7.
Carrousel.



ANALYSE DU COMPORTEMENT AGONISTIQUE

Il s'agit de décrire les séquences comportementales chez *Astatotilapia brownae* lors de combats interterritoriaux et de déterminer le lien qui les réunit.

1. INVENTAIRE ET DESCRIPTION DES MOUVEMENTS DE RIVALITE (planches 1 et 2)

Dans les combats, cinq groupes de mouvements ont pu être mis en évidence. Quatre sont bien déterminés. Le nom de ces mouvements varie selon les auteurs.

1.1. Position « T » ou attaque latérale (planche 1 : photos 3 et 4)

Les deux poissons sont perpendiculaires l'un par rapport à l'autre. Le mâle formant la barre du « T » a, en général, ses nageoires dorsale et anale déployées, l'autre non. Il est légèrement incliné et présente ses flancs. Ses opercules peuvent être gonflés. Les poissons restent à une certaine distance l'un de l'autre. Des morsures par l'animal formant le pied du « T » sont fréquentes au niveau des 2^{ème} et 3^{ème} raies noires du corps. L'autre poisson y répond par des ondulations du corps et des mouvements de la queue. Ceux-ci pourraient avoir comme fonction d'envoyer une masse d'eau dirigée vers l'adversaire qui pourrait toucher les organes sensoriels et, ainsi, calmer l'antagoniste.

1.2. Position parallèle (planche 2 : photo 5)

Contrairement aux observations réalisées sur d'autres cichlidés (VOSS & RUWET, 1966; BURTON, 1970...), ce mouvement diffère du combat de queue. Les deux protagonistes sont en position parallèle, la tête dirigée dans le même sens. Les nageoires sont déployées. La gorge et les opercules sont gonflés. Ils se déplacent ainsi l'un par rapport à l'autre.

1.3. Carrousel (planche 2 : photo 6)

Les deux rivaux tournent en cercle. Le diamètre de ce cercle augmente et diminue à chaque tour. Il semble que les poissons essaient de se mordre au niveau des flancs, celui qui est le plus rapide arrive à chaque tour à établir le contact, parfois la morsure. Quand il ne peut plus suivre, son adversaire se retire pour éviter les morsures.

1.4. Face à face (planche 2 : photo 7)

Peu différent de la parade frontale, ce mouvement se produit rarement. Les prises de bouche sont quasi inexistantes. Les deux poissons s'attrapent mutuellement la mâchoire. Cette séquence apparaît plus fréquemment lorsque la durée du combat augmente.

1.5. Autres

Cette rubrique comporte principalement le retrait d'un des belligérants. Cette phase est en général rapide.

<u>Unité</u>
Taille en mm
Position en % de temps
Temps en seconde

Légende

N° = numéro du combat
 S = souche
 Dpct = déplacement au début du combat
 Cpt = compartiment
 TXY = X barre du T, Y pied du T
 C = issue de la confrontation

Tableau II. Résultats des confrontations.

Le combat non comptabilisé est le n°4.

N°	Individu A		Individu B		Cpt	C	Dpct	Temps	POSITION en %						
	S A	Taille A	S B	Taille B					TAB	TBA	TXY	Carrusel	Face	Parallèle	Autres
1	1	111	1	111	ð ß	B	A vers B	264,09	26,13	43,03	69,16	11,14	0,49	10,90	8,30
2	2	111	2	107	ð ß	A	A 1/2 B	205,59	44,45	43,87	88,32	10,62	0,00	1,06	0,00
3	3	104	3	104	ð ß	A	A 1/2 B	33,44	0,00	36,87	36,87	0,00	6,10	57,03	0,00
4	3	104	3b	104	ð ß	A	B 3/4 A	2092,39	10,04	6,97	17,01	3,39	47,20	1,26	31,14
5	4	104	4	108	ð ß	A	A 3/4 B	47,02	47,49	0,00	47,49	12,38	0,00	0,00	10,14
6	5	105	5	105	ð ß	B	A 1/2 B	26,69	41,84	47,75	89,59	96,69	3,72	0,00	0,00
7	5	105	5b	107	ð ß	A	A vers B	232,46	27,85	59,71	87,56	6,08	2,20	2,03	2,13
8	1	111	2	111	ß ð	B	B vers A	94,00	16,95	75,81	92,76	0,00	0,00	1,21	6,03
9	2	111	3b	104	ß ð	A	A 1/2 B	6,46	9,53	64,44	73,97	0,00	0,00	19,60	6,43
10	5	105	1	111	ß ð	A	A vers B	103,00	33,10	11,78	44,88	45,66	0,00	9,46	0,00
11	1	111	3b	104	ð ß	A	B vers A	522,32	29,42	51,31	80,73	3,85	10,02	1,18	4,22
12	5	105	2	111	ð ß	B	B vers A	44,09	16,71	25,31	42,02	6,76	13,52	3,45	34,25
13	1	111	4	108	ß ð	B	A 1/2 B	81,96	47,65	37,97	85,62	8,24	0,24	5,90	0,00
14	2	111	5	105	ß ð	A	A vers B	15,74	42,06	10,42	52,48	15,76	0,00	31,76	0,00
15	3	104	1	101	ß ð	A	B vers A	135,30	30,55	27,61	58,16	21,86	3,81	14,77	1,40
16	5	105	3b	104	ß ð	B	A 1/2 B	101,64	64,55	12,53	77,08	13,07	3,38	0,00	6,47
17	3	104	2	111	ð ß	B	A vers B	170,80	50,54	24,22	74,76	2,60	1,12	21,52	0,00
18	5	105	4	108	ð ß	A	A vers B	39,38	67,77	22,73	90,50	0,00	0,00	5,89	3,61

2. RESULTATS ET DISCUSSION

2.1. Résultats des combats (tabl. II, fig. 2)

2.1.1. Méthode statistique

Nous avons procédé à 25 combats, les cinq poissons de chaque souche ont été confrontés aux cinq individus de l'autre souche. En raison du décès de deux poissons tests de la souche B (3b et 5b), 33 confrontations ont été réalisées au total. 18 ont donné lieu à un résultat positif (voir tabl. II). La durée des combats se situe entre 15 et 300 secondes. Un de ces combats a néanmoins duré 30 minutes. Mais, pour garder une homogénéité dans les résultats, cette confrontation n'a pas été prise en compte. Nous pouvons également émettre l'hypothèse que, plus la durée du combat est longue, plus les mâles en présence sont équilibrés, situation probablement peu courante en milieu naturel. Afin d'homogénéiser les résultats, chacun des mouvements est donné en pourcentage par rapport au temps total du combat.

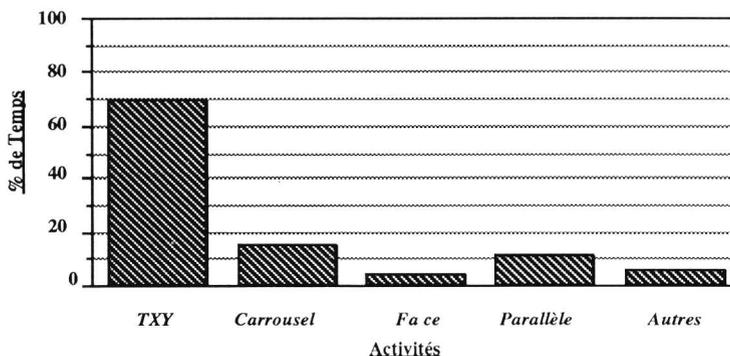


Fig. 2. Composition moyenne des confrontations en activité.

Afin de connaître les liens entre les mouvements d'expression et certaines conditions expérimentales (compartiment du bac, déplacement des individus, dominance, taille des protagonistes), une simple analyse de variances a été effectuée (tabl. III). Nous avons procédé également à une analyse en composantes principales mais il en ressort peu d'informations.

2.1.2. Analyse des résultats

Lorsque nous regardons les différences entre les différentes variables (tabl. IV), il apparaît, en premier lieu, une homogénéité entre les souches A et B.

Les compartiments ne semblent pas avoir d'influence. Par contre, la taille des individus pourrait jouer un rôle.

Nous pouvons distinguer deux groupes de mouvements : l'un composé de la position en « T » qui semble avoir un rapport avec la dominance finale, le déplacement (l'individu qui est allé vers l'autre lors du retrait de la vitre) et le temps total. (Il est possible que l'action de se diriger vers l'autre soit importante pour la dominance.) L'autre groupe de mouvements est formé des autres séquences qui n'ont apparemment pas de lien avec le déplacement et la dominance. Par contre, au vu du combat n° 4 (voir tabl. II), il y aurait un lien entre la position face à face et la durée totale : en effet, il semble que plus les mâles sont équilibrés, plus cette position apparaît prédominante.

Tableau III. Analyse de variances.

<u>Source</u>	<u>df</u>	<u>Somme des carrés</u>	<u>Moyenne</u>	<u>Test F</u>
Variance entre les colonnes	16	26899.433	1681.215	0.439
Variance à l'intérieur des colonnes	221	846155.488	3828.758	
Traitements	13	525877.622	40452.125	26.271
Reste	208	320277.866	1539.797	
<u>Total</u>	237	873054.921		

<u>Variables</u>	<u>Nombre</u>	<u>Moyenne</u>	<u>Développement standard</u>	<u>Erreur standard</u>
TAB	17	35.094	18.386	4.459
TBA	17	35.019	20.939	5.078
TXY	17	70.115	19.169	4.649
Carrousel	17	9.689	11.161	2.707
Face	17	2.624	3.949	0.958
Parallèle	17	10.900	14.992	3.636
Autres	17	4.881	8.279	2.008
Temps	17	143.175	141.771	34.384
Dominance	17	1.412	0.507	0.123
Déplacement	17	0.941	0.748	0.181
Taille A	17	107.235	3.270	0.793
Taille B	17	107.059	3.191	0.774
Compartment A	17	1.412	0.507	0.123
Compartment B	17	1.588	0.507	0.123

2.2. Etude de la chronologie des mouvements

2.2.1. Méthode statistique

Quantifier le comportement par des méthodes statistiques est un problème difficile en éthologie. Plusieurs méthodes statistiques ont été utilisées par différents auteurs :

- l'expression des liens entre les variables par les valeurs de χ et description par le diagramme de séquence (« Pathway diagrams ») (HALL & MILLER, 1967; EWING & EVANS, 1972; VODEGEL, 1978)
- les corrélations de rangs de Spearmann (VODEGEL, 1978)
- l'analyse de Cluster (MORGAN *et al.*, 1974; VODEGEL, 1978)
- l'analyse factorielle en composantes principales (BALHAZART, 1972; VODEGEL, 1978).

Légende	
Corr.	= Coefficient de corrélation
Sign.	= Différence de variance significative
S	= Significatif
NS	= Non significatif
Dpict	= Déplacement lors de la rencontre
Cpt	= Compartiment

Tableau IV. Matrice de corrélations et de comparaison de variances.

VARIABLES	TAB		TBA		TXY		Carrousel		Face		Parallèle		Autres		Temps		Dominant		Dpict		Taille A		Taille B		Cpt	
	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.	Corr.	Sign.
TAB	1	-	-	NS	-	NS	-	S	-	NS	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S
TBA	-0,531	-	1	-	-	NS	-	S	-	NS	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S
TXY	-0,379	-	0,583	-	1	-	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S
Carrousel	0,139	-	-0,515	-	-0,430	-	1	-	-	NS	-	NS	-	NS	-	S	-	NS	-	NS	-	S	-	S	-	NS
Face	-0,355	-	0,025	-	-0,313	-	-0,179	-	1	-	-	NS	-	NS	-	S	-	NS	-	NS	-	S	-	S	-	NS
Parallèle	-0,445	-	-0,104	-	-0,541	-	-0,106	-	0,012	-	1	-	-	NS	-	S	-	NS	-	NS	-	S	-	S	-	NS
Autres	-0,242	-	-0,096	-	-0,336	-	-0,142	-	0,619	-	-0,257	-	1	-	-	S	-	NS	-	NS	-	S	-	S	-	NS
Temps	0,062	-	0,285	-	0,371	-	-0,045	-	0,171	-	-0,302	-	-0,178	-	1	-	-	S	-	S	-	S	-	S	-	S
Dominant	0,125	-	0,126	-	0,258	-	-0,213	-	0,128	-	-0,274	-	0,311	-	0,070	-	-	1	-	NS	-	S	-	S	-	NS
Dpict	-0,158	-	0,062	-	-0,084	-	0,106	-	0,350	-	-0,285	-	0,383	-	-0,097	-	0,223	-	1	-	-	S	-	S	-	NS
Taille A	-0,172	-	0,494	-	0,376	-	-0,184	-	-0,224	-	-0,099	-	-0,109	-	0,051	-	0,057	-	0,428	-	1	-	-	NS	-	S
Taille B	0,043	-	-0,029	-	0,009	-	0,086	-	-0,152	-	-0,262	-	0,339	-	0,447	-	0,237	-	0,047	-	0,015	-	1	-	-	S
Cpt	-0,008	-	-0,027	-	-0,038	-	0,406	-	-0,341	-	0,049	-	-0,206	-	0,029	-	-0,097	-	0,277	-	-0,209	-	-0,134	-	-	1

Notre choix s'est porté sur la première méthode, c'est-à-dire l'expression des liens entre les variables par les valeurs de χ et leur description par « Pathway diagrams ». Elle est la plus simple et c'est la seule des quatre méthodes qui est basée sur l'association temporelle des séquences comportementales entre elles.

Les résultats ont été réunis dans une matrice (**tabl. V**). A partir de là, le calcul en pourcentage des activités distinguées avant et après chaque activité a été effectué (**tabl. VI**). Dans le **tabl. VII**, nous avons calculé la valeur Cc qui peut être définie comme étant la probabilité pour qu'un mouvement suivant un élément particulier soit le même que le précédent. La colonne Cc Totale donne des indications sur la persistance du contexte comportemental dans lequel chaque activité apparaît : plus cette valeur est basse, moindre est la persistance.

Ensuite, nous avons procédé au calcul des valeurs théoriques (produit des totaux partiels divisé par la somme totale) pour chaque transition (**tabl. V**). Puis le calcul des valeurs de χ a été effectué, où $\chi = (O-E) \sqrt{E}$ représente χ de la formule de Chi-carré (O représentant les valeurs observées, E les valeurs théoriques attendues). Le test χ^2 permet de rejeter l'hypothèse nulle d'homogénéité entre les résultats théoriques et les résultats obtenus. Le calcul de chaque χ pour chaque cellule du tableau nous donne les associations temporelles entre les mouvements. Nous n'avons tenu compte que des valeurs supérieures ou égales à 7,54 qui représente la valeur de χ^2 pour un risque de 5 % avec 25 ddl. Les valeurs obtenues en diagonale n'ont pas été prises en compte, à l'exception de la cellule (TXY-TXY). Les résultats sont donnés dans la **fig. 3**.

Tableau V. Fréquences des transitions pour les 5 activités observées.

Précédant	Suivant										Ss
	TXY		C		F		P		A		
	O	E	O	E	O	E	O	E	O	E	
TXY	33	47.98	18	13.85	14	8.41	14	8.41	13	13.35	92
C	10	10.95	0	3.16	2	1.92	1	1.92	8	3.05	21
F	9	8.87	3	2.56	0	1.55	0	1.55	5	2.47	17
P	26	14.60	1	4.22	0	2.56	0	2.56	1	4.06	28
Sp	97		28		17		17		27		186

TXY : position T indépendante des individus; C : Carrousel

F : Face à face; P : Parallèle; A : Autres

O = Observées; E = Attendues

Sp = Somme des fréquences précédant pour chaque position

Ss = Somme des fréquences suivant pour chaque position

Sp + Ss = St = 186

Tableau VI. Degré par lequel chaque activité observée est précédée ou suivie par elle-même ou par une autre activité en pourcentage de Ss et Sp du tableau V.

<u>Séquences</u>	%	TXY	C	F	P	A
TXY	P	35.87	47.62	52.94	92.86	67.86
	S	34.02	64.29	82.35	82.35	48.15
C	P	19.57	0	17.65	3.57	21.43
	S	10.31	0	11.76	5.88	29.63
F	P	15.22	9.52	0	3.57	3.57
	S	9.28	10.71	0	0	18.52
P	P	15.22	4.76	0	0	7.14
	S	26.80	3.57	0	0	3.70
A	P	14.13	38.10	29.41	3.57	0
	S	19.59	21.43	5.88	11.76	0

P = Précédant; S = Suivant

Tableau VII. Degré par lequel chaque activité est précédée ou suivie par une activité identique (exprimée par Cc).

$$Cc = (\%Ss \times \%Sp) / 100$$

Sp = % des Séquences précédant

Ss = % des Séquences suivant

<u>Séquences</u>	Cc TXY	Cc C	Cc F	Cc P	Cc A	<u>Cc Total</u>
TXY	0.70	1.12	1.35	1.50	1.41	2.08
C	0.30	0	0.29	0.27	0.33	1.19
F	0.24	0.20	0	0.04	0.19	0.67
P	0.42	0.08	0	0.07	0.04	0.61
A	0.34	0.60	0.35	0.12	0.04	1.45

TXY + Position en « T » indépendante de A et B; C = Carrousel

F = Face à face; P = Parallèle; A = Autres

Tableau VIII. Associations temporelles positives et négatives entre les activités, exprimées par la valeur de χ .

	TXY	C	F	P	A
TXY	- 103.76	15.44	16.21	16.21	- 1.28
C	- 3.14	- 5.61	0.11	- 1.27	8.64
F	0.39	0.70	- 1.93	- 1.93	3.98
P	43.56	- 6.61	- 4.10	- 4.10	- 6.16
A	16.81	3.66	62.50	- 0.90	- 8.18

2.2.2. Analyse des résultats

Lorsque nous regardons la **fig. 2**, il apparaît que la position T est une des plus fréquentes. Sur la **fig. 3**, cette position est en relation avec toutes les autres. Elle semble être primordiale pour l'acquisition de la dominance. D'elle, découlent les autres types d'activités sauf pour la catégorie « Autre ». La position T peut être décomposée en deux parties, les poissons changeant souvent de position. Ce mouvement est souvent accompagné de morsures et de réponses immédiates de l'autre belligérant. Les autres paramètres dont nous avons parlé précédemment (angle de courbure, distance entre les protagonistes) semblent varier également. Il est probable que ces différents paramètres influencent de façon sensible l'issue des combats.

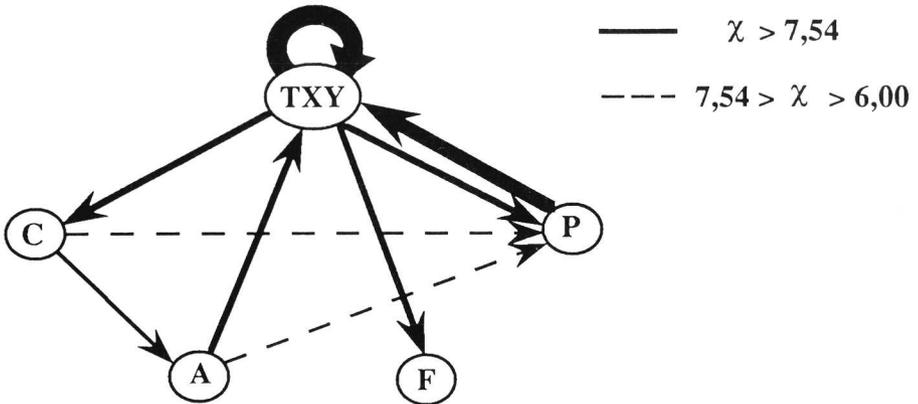


Fig. 3. Diagramme des séquences (« Pathways diagram ») indiquant les transitions entre les activités sur la base des valeurs de χ . La taille des flèches indique l'importance de la valeur de χ .

La position face à face est peu fréquente. Elle n'a que peu de rapport avec les autres et est plus fréquente si la durée du combat augmente. Elle est très liée au retrait d'un des poissons.

La catégorie « Autre » regroupe les retraits d'un des poissons. Cette situation n'est pas rare mais elle dure en général peu de temps. C'est plutôt une transition vers une autre position.

Le carrousel suit souvent la position T dont il semble, au vu des images, découler directement. Il semble que les poissons cherchent à se mettre en position en T mais que ni l'un ni l'autre ne veuille céder sa place. Le carrousel est souvent observé en fin de combat.

La position parallèle est, elle aussi, peu fréquente. Elle intervient surtout en début de combat.

2.3. Comparaison avec d'autres cichlidés

Si nous comparons les résultats obtenus avec ceux obtenus chez d'autres cichlidés, nous constatons une similitude importante des séquences observées.

Vis-à-vis du groupe des *Tilapia* et d'autres espèces originaires d'Afrique de l'Ouest, la position T ou attaque latérale au sens strict, possède une importance plus grande que chez *A. brownae*. Les réponses observées pour cette position diffèrent selon

les espèces. Mais nous retrouvons le même type d'inclinaison du corps chez *Tilapia macrochir* où il est très fréquent et nettement inhibiteur (VOSS & RUWET 1966). Il est rare chez *T. guineensis* et *T. congica* mais plus fréquent chez *T. rendalli*, *T. dageti*, *T. tholoni* (VOSS, 1976).

Nous avons distingué le carrousel de la position T. VOSS (1976) les associe dans une même rubrique, l'attaque latérale. Ils sont très fréquents chez *T. sparmanii*, *Chromidotilapia güntheri*, *Pelvicachromis pulcher*, *Pelvicachromis taeniatus* et *Nannochromis dimidiatus*. Ce mouvement semble être l'indication d'un haut degré de ritualisation.

La position latérale ou parade latérale est peu fréquente chez *A. brownae* par rapport aux espèces « tilapiennes ». Mais elle se trouve quand même présente. Cette activité est très fréquente chez les genres *Pelvicachromis* et *Nannochromis* (VOSS, 1976). D'après cet auteur, celle-ci semble être aussi le signe d'un haut degré de ritualisation chez les espèces qui la pratiquent.

Les attaques frontales sont plus fréquentes chez les espèces « tilapiennes » que chez les autres.

Par rapport à ce groupe de cichlidés de l'Ouest Africain, nous pouvons constater un certain degré de ritualisation chez *A. brownae*. Mais nous notons une certaine divergence vis-à-vis de la fréquence de ces mouvements. En grande majorité, les espèces citées sont des pondeurs sur substrats. Un degré de ritualisation poussé peut s'expliquer chez ce type d'espèces où la reconnaissance entre individu est importante pour la formation de liens durables. Mais *Astatotilapia brownae* est un incubateur buccal. La gamme de signaux est moins étendue. Il est possible que la ritualisation observée et l'importance de la reconnaissance entre individus qui en découle aient leur origine dans les contraintes spatiales du type d'habitat de l'espèce. Ces poissons sont en effet localisés dans les zones sableuses où les abris sont rares. Nous ne savons pas si des échanges de populations existent entre les plages. La défense d'un territoire pourrait devenir alors primordiale pour un individu mâle. En aquarium, nous avons pu observer que l'animal dominé cherchait systématiquement à fuir (montée vers la surface, mouvement de va-et-vient devant la vitre...). Dans un certain nombre de cas, le dominant harcèle le dominé. Il est probable qu'en milieu naturel, la fuite du dominé intervienne. La ritualisation permettrait alors d'empêcher la mort d'un des antagonistes par blessures graves.

Certains travaux ont été effectués sur des cichlidés « haplochrominiens » d'autres grands lacs d'Afrique de l'Est.

Chez *Pseudotropheus zebra* (VODEGEL, 1978), endémique du lac Malawi, nous retrouvons le même type de séquences mais avec un équilibre entre attaque latérale et frontale. Le carrousel semble plus fréquent. Ce poisson est un habitant de la zone rocheuse.

Chez *Tropheus brichardi* (NELISSEN, 1978), *Simochromis diagramma* (NELISSEN, 1975), la position latérale est présente. Chez *Simochromis babaulti* (NELISSEN, 1977), nous notons, en plus, l'attaque frontale. Ces trois poissons sont endémiques du lac Tanganyika. Malheureusement, leur comportement n'est que brièvement décrit.

Des travaux ont été effectués sur trois espèces du lac Georges *H. angustifrons*, *H. squamipinnis*, *H. elegans* qui sont des espèces sympatriques (CARLSTEAD, 1981). Nous retrouvons des séquences très similaires bien que les travaux se soient effectués sur le comportement lors de l'intrusion d'un individu sur un territoire déjà établi (et non pas un combat interterritorial). Il est à noter que ces espèces occupent le même type de biotope qu'*Astatotilapia brownae*.

CONCLUSION

Tous les poissons de la famille des cichlidés présentent un système de communication très élaboré. Celui-ci est complexe quand il s'agit d'espèces dont le mode de reproduction comporte un système très précis de reconnaissance entre les individus.

L'espèce *Astatotilapia brownae* est une espèce incubatrice buccale. Les contacts entre les individus sont réduits. Contrairement aux espèces « pondueuses sur substrats », le nombre de patrons de coloration, expression de l'état motivationnel, est faible (fig. 3).

Par contre, chez *Astatotilapia brownae*, le comportement agonistique comporte des mouvements particulièrement élaborés. Nous observons donc au niveau du comportement agonistique, une réduction de l'importance de la signification des patrons de coloration sans diminution de la ritualisation gestuelle.

Par comparaison avec d'autres espèces, les différences prennent essentiellement de l'importance dans la fréquence d'apparition de certaines positions.

Le maintien d'un comportement agonistique aussi élaboré est malheureusement inconnu. Nous formulons l'hypothèse qu'il soit lié au fait que l'établissement et le maintien du territoire se situe sur l'aire de nutrition de l'espèce.

BIBLIOGRAPHIE

- BAERENDS G.P. & BAERENDS-von ROON J.M. (1950). — An introduction to the study of the ethology of Cichlid fishes. *Behaviour*, Suppl. 1 : 1-242.
- BALTHAZART J. (1973). — Analyse factorielle du comportement agonistique chez *Tilapia macrochir* (Boulanger). *Behaviour* (46) : 37-72.
- BURTON J. (1971). — Etude critique de l'analyse factorielle de la rivalité territoriale chez *Tilapia mosambica* (Peters). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **102** : 1-47.
- CARLSTEAD K. (1981). — Motivational influences on individual and species differences in responses to conspecific in three *Haplochromis* species (Pisces, *Cichlidae*). Thèse de Doctorat, Université de Gröningen.
- CRAPON de CRAPONA M.D. & FRITZSCH B. (1984). — Interspecific fertile hybrids of Haplochromine Cichlids and their possible importance for speciation. *Neth. J. Zool.* (34), p. 503-538.
- DANTHINNE G. & VOSS J. (1972). — Contribution à l'éthologie des poissons cichlidés : *Nannochromis dimidiatus* (Pellegrin 1900). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **102** (1-2) : 83-104.
- DANTHINE G. & VOSS J. (1972). — Contribution à l'éthologie des poissons cichlidés : *Pelvicachromis pulcher* (Boulanger 1901). *Acta Zool. Path. Antv.* (55) : 103-120.
- EWING A.W. & EVANS S.V. (1973). — Studies on the behaviour of Cyprinodont fish. I. The agonistic and sexual behaviour of *Aphyosemion bivittatum* (Lönnerberg 1895). *Behaviour* (46) : 264-278.
- FRYER G. & ILES T.D. (1972). — *The Cichlid fishes of Great Lakes of Africa*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- GREENWOOD P.H. (1974). — The Cichlid fishes of lake Victoria, East Africa : the biology and evolution of a species flocks. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, Suppl. 6.

- GREENWOOD P.H. (1981). — *The Haplochromine Fishes of the East African Lakes*. Kraüs Int. Publ., München.
- HALL D.D. & MILLER R. (1968). — A quantitative description and analysis of courtship and reproductive behaviour in the Anabantoid fish *Trichogaster leeri* (Bleeker). *Behaviour* (32) : 85-149.
- HEILIGENBERG W. (1965a). — The effect of external stimuli on the attack readiness of a Cichlid fish. *Z. vergl. Physiol.* (49) : 459-464
- HEILIGENBERG W. (1965b). — A quantitative analysis of Digging movements and their relation ship to Agressive behaviour in Cichlids. *An. Behav.* (13) : 163-170.
- MONTFORT-BRAHAM N. & VOSS J. (1969). — Contribution à l'éthologie des poissons cichlidés : *Tilapia tholoni* (Sauvage 1884). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **99** (1-2) : 59-62.
- MORGAN B.J.T., SIMPSON M.J.A, HANBY J.P. & HALL-CRAGGS J. (1975). — Visualizing interaction and sequential data in animal behaviour : theory and application of Cluster-analysis methods. *Behaviour* (56) : 1-43.
- MUNTZ (1975). — *Vision in fish*. Plenum.
- N'GOKAKA C. (1983). — Ethologie et hybridation des Tilapias. *Cah. Ethol. Appl.*, **3** (Suppl. 3).
- NELISSEN M. (1975). — Contribution to the ethology of *Simochromis diagramma* (Günther) (Pisces, Cichlidae). *Acta Zool. Path. Antv.* (61) : 31-46.
- NELISSEN M.H.J. (1977). — Contribution to the ethology of *Simochromis babaulti* (Pisces, Cichlidae). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **106** (2-4) : 167-175.
- NELISSEN M.H.J. (1978). — Contribution to the ethology of *Tropheus brichardi* Nelissen and Thys, 1975 (Pisces, Cichlidae). *Acta Zool. Path. Antv.* (70) : 141-147.
- RUWET J.C. & VOSS J. (1966). — L'étude des mouvements d'expression chez les *Tilapia* (Poissons, cichlidés). *Bull. Soc. Roy. Sciences Liège*, **35** (11-12) : 778-800.
- VOSS J. (1969). — Contribution à l'éthologie des poissons cichlidés : *Tilapia zillii* (Gervais 1848). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **79** (1-2) : 99-109.
- VOSS J. (1969). — Contribution à l'éthologie des poissons cichlidés : *Pelmatochromis ansorgii* (Boulanger 1901). *Acta Zool. Path. Antv.* (50) : 29-43.
- VOSS J. (1970). — Contribution à l'éthologie des poissons cichlidés : *Pelmatochromis thomasi* Boulanger 1916. *Rev. Comp. An.*, **4** : 17-29.
- VOSS J. (1976). — Contribution à l'éthologie comparée des poissons cichlidés Africains. Thèse de Doctorat, Université de Liège.
- VOSS J. & RUWET J.C. (1966). — Inventaire des mouvements d'expression chez *Tilapia guineensis* (Blks 1863) et *T. macrochir* (Blgr 1912) (Poissons Cichlidae). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **96** (2-3) : 145-188.

