

LES CLASSIQUES DE L'ETHOLOGIE :

3. L'ÉPINOCHÉ DES ÉTHOLOGISTES :

La synthèse de R.J. WOOTON<sup>(\*)</sup> sur la contribution  
des Gasterosteidae  
aux progrès de la biologie du comportement

Les épinoches constituent la petite famille des Gasterosteidae, distribuée dans les régions tempérées et subpolaires de l'hémisphère nord. Cette famille pose des problèmes intéressants à la réflexion du biologiste dans les domaines de la taxinomie, de la distribution géographique, de l'amplitude et de la plasticité écologiques des relations évolutives au sein du groupe et avec les autres Téléostéens. De plus, la biologie de la reproduction et le comportement très complexes, alliés à la rusticité de ces poissons, les désignent comme matériel de laboratoire idéal pour des recherches expérimentales sur la physiologie, l'écologie et le comportement. Dans les sciences du comportement d'ailleurs, l'épinoche des éthologistes est aujourd'hui aussi célèbre que le rat blanc des psychologues. En dépit de l'intérêt économique quasiment nul du groupe, peu de poissons ont fait l'objet d'autant d'investigations. L'ouvrage se réfère ainsi à 496 titres de 317 auteurs, la plupart en anglais, mais comportant quand même 47 titres en allemand, 27 en français (dont des travaux anciens de KOCH et HEUTS de Leuven, mais dont les publications récentes sont en anglais...), deux en russe, une en néerlandais, une en roumain.

La famille des Gasterosteidae comporte cinq genres, dont trois ne comptent qu'une seule espèce : Apeltes quadracus (épinoche à quatre pointes), Culaea inconstans, Spinachia spinachia (épinoche à quinze pointes); Les deux autres genres comptent chacun deux espèces : Gasterosteus aculeatus (épinoche à trois pointes) et Gasterosteus wheatlandi (épinoche à taches noires), Pungitius pungitius (épinoche à neuf pointes ou épinochette) et P. platygaster (épinoche d'Ukraine). La taxinomie adoptée ici est prudemment conservatrice, car le statut précis et les relations entre les taxons du groupe sont toujours controversés, et la situation est encore trop fluide, à l'estime de l'auteur, pour prendre position pour l'une ou l'autre des options actuellement en discussion. En particulier, en ce qui concerne l'épinoche à trois pointes, G. aculeatus, la mieux étudiée, on n'accorde pas le statut de sous-espèce aux trois variétés trachurus, semirarmatus et lejurus reconnaissables au nombre plus ou moins élevé de plaques osseuses le long des flancs.

---

(\*) WOOTTON, R.J.

The Biology of the Sticklebacks. 15 x 23 cm, 387 pp.  
Academic Press, London - New-York - San Francisco, 1976.

La première partie du livre, la plus substantielle, est consacrée à cette épineche à trois pointes, et spécialement à la biologie de sa reproduction. La seconde partie traite des autres espèces, et des relations évolutives au sein du groupe.

Un problème intéressant est celui du polymorphisme de Gasterosteus aculeatus. Pour BERTIN (1925), les populations européennes sont génétiquement homogènes, et les différences morphologiques, quant au nombre de plaques osseuses, sont liées aux conditions de salinité dans lesquelles les différentes populations ont évolué : trachurus, distribuée de l'Islande à la Mer noire, en passant par la Scandinavie et l'Europe centrale, possédant de nombreuses plaques, est liée aux eaux plus froides et plus salées; elle hiverne en mer; leirus, occupant l'Europe occidentale et méridionale - Irlande, Pays de Galles, France, Espagne, Italie - et possédant peu de plaques, habite des eaux plus chaudes et plus douces, pénètre davantage à l'intérieur des terres, et n'hiverne pas en mer; semiarmatus, morphologiquement intermédiaire, occupe des eaux saumâtres le long des côtes de la partie méridionale de la Mer du Nord - Angleterre, Belgique, Pays-Bas - et de la Baltique. Pour HEUTS toutefois, les différences morphologiques correspondent à des différences génotypiques. Il y aurait eu originellement deux races distinctes à l'interglaciaire Riss-Würm au Pléistocène : trachurus dans les eaux froides et salées du nord, leirus dans les eaux tièdes et plus douces du sud; au cours des oscillations climatiques du Würm, trachurus serait descendu vers le sud puis, au post-glaciaire, serait remonté vers le nord en maintenant cette population relictive autour de la Mer noire, tandis que leirus s'étendait vers le nord également; la rencontre des deux populations au niveau de la Mer du Nord et de la Baltique aurait engendré la forme intermédiaire semiarmatus. A l'appui de cette hypothèse, il faut noter qu'en ce qui concerne la variabilité morphologique quant à la distribution du nombre de plaques osseuses, les populations nordiques (trachurus) présentent une distribution unimodale et sont monomorphiques; les populations intermédiaires de Hollande et Belgique sont polymorphes et ont une distribution bimodale; les populations méridionales présentent une distribution unimodale et sont de nouveau monomorphiques. Les populations des côtes atlantiques de l'Amérique du Nord présentent le même patron général de distribution : trachurus est anadrome au nord; leirus descend davantage vers le sud, et il existe des zones de chevauchement et mélange entre les deux. Les populations des côtes américaines du Pacifique présentent une grande diversité phénotypique quant au nombre de plaques et à la coloration; il y a de plus des lacs possédant des populations sédentaires et comportant des nombres variables d'individus des différents types. Les populations asiatiques, enfin, seraient toutes du type trachurus. Trois facteurs se révèlent donc importants pour déterminer le patron de distribution géographique des épineches à trois pointes : l'Histoire au cours du Pléistocène, la tolérance plus ou moins poussée à la salinité et à la température. Trachurus et leirus sont l'une et l'autre euryhalines et eurythermes, mais leirus présente une tolérance moindre à la salinité et pénètre davantage dans les terres, et a une tolérance plus élevée à la température; la résistance à la température élevée est meilleure si l'eau est plus douce; celle à une température basse est meilleure si l'eau est plus salée. Quand la salure est élevée, la température supérieure létale est plus basse. La tolérance à l'un et à l'autre facteurs est en raison inverse. Cette relation est sujette à variations au cours du cycle annuel : en dehors de la période de reproduction, trachurus anadrome est incapable de supporter une eau dont la salure est inférieure à 5 ‰. Pendant la reproduction, trachurus supporte l'eau douce, mais à des températures s'élevant à 20°C (voir chapitres 1, 2 et 14).

L'anatomie et la morphologie, le développement et la croissance, l'alimentation et la digestion, les maladies, parasites et prédateurs - ce qui est l'occasion de développer la stratégie antiprédatrice faisant intervenir erratisme, comportement cryptique, plaques osseuses et épine dorsale - font chacun l'objet d'un chapitre. L'économie et la biologie appliquée sont traitées en quelques pages : les épinoches ne supportent aucune activité économique, pêche ou pêche sportive; elles sont même souvent accusées de détruire le frai mais, en fait, leurs populations constituent souvent les proies de poissons de sport de valeur comme les saumons et les truites. L'intérêt économique des épinoches est indirect : elles sont utilisées pour tester la résistance des poissons aux polluants, et pour détecter et classer par ordre de toxicité les ions métalliques d'éléments comme : Cu, Zn, Hg, Pb, ainsi que les taux toxiques ou létaux de l'ammoniac, de l'oxygène, le pH; l'extrapolation toutefois est malaisée, dans la mesure où les Gasterostéidés sont assez différents des poissons appartenant aux groupes économiquement importants.

C'est au titre d'animal de recherche ayant contribué aux progrès de la science que l'épinoche mérite notre intérêt. 120 pages sont consacrées aux cycles saisonniers et à la biologie de reproduction.

Un chapitre important est celui consacré à la migration et à l'osmorégulation. La variété anadrome *trachurus*, hivernant en mer et se reproduisant en eau douce, doit entreprendre des migrations printanières et automnales qui la font passer d'un milieu à un autre et qui impliquent des adaptations physiologiques portant sur des modifications des capacités d'osmorégulation, et sur la synchronisation de ces changements avec ceux de l'environnement, de façon que le poisson les subisse à la saison adéquate. En eau de mer, le sang et les fluides internes sont hypotoniques par rapport au milieu; ils sont moins concentrés en sel que l'eau de mer; le poisson a donc tendance à perdre de l'eau et à gagner des sels, au niveau des surfaces d'échange, épithélium intestinal, branchies et reins essentiellement. Le poisson contrebalance cette tendance en avalant de l'eau, en concentrant ses urines, en excréant l'excédent des sels. En eau douce au contraire, les fluides internes sont hypertoniques par rapport au milieu, sont plus concentrés que lui en sels; le poisson a donc tendance à gagner de l'eau et à perdre des sels; il contrebalance cette tendance en diluant ses urines et en économisant et en récupérant ses sels. Il s'agit de processus actifs : quand une épinoche est transférée d'un milieu à un autre, son rythme respiratoire s'accélère, sa consommation d'oxygène augmente; la régulation demande donc une dépense d'énergie; les cellules réglant la teneur en sels sont de fait riches en mitochondries. Pour passer spontanément d'un milieu à l'autre, les poissons anadromes subissent des variations saisonnières de l'aptitude à l'osmorégulation et au contrôle des concentrations en ions inorganiques de ses fluides par rapport à l'un ou l'autre milieu. Ces variations sont sous la dépendance des régulations hormonales, elles-mêmes stimulées ou freinées par les variables de l'environnement. Ainsi, au printemps, avec l'augmentation de la durée de l'éclaircissement journalier et l'élévation de la température, la réactivation de l'hypophyse antérieure entraîne d'une part la sécrétion de paralactine, l'équivalent-poisson de la prolactine des mammifères, qui augmente l'aptitude à l'osmorégulation et au contrôle de la composition ionique en eau douce (dilution des urines, économie de sels, notamment par la stimulation des cellules muqueuses qui recouvrent les branchies d'une couche protectrice), et de l'hormone thyrotrope et donc de la thyroxine, qui diminue l'aptitude à l'osmorégulation en eau de mer; il s'ensuit un changement non seulement dans

les aptitudes du poisson, mais aussi dans ses préférences pour le degré de salure de l'eau. De plus, les relais gonadaux et corticosurrénaux préparent le poisson à l'activation de son comportement reproducteur. En automne au contraire, la diminution de la durée de l'éclaircissement journalier et la chute de la température de l'eau entraînent une involution de l'hypophyse, une diminution des taux de paralactine et de thyroxine, et par conséquent une diminution de l'aptitude à l'osmorégulation en eau douce, et une augmentation de celle en eau de mer (économie d'eau, excrétion de sels). L'ensemble des travaux évoqués suggère qu'il serait des plus intéressants d'intensifier les études physiologiques et comportementales comparatives des variétés trachurus anadromes et leiu-rus sédentaires.

Le cycle sexuel et le comportement reproducteur couvrent cinq chapitres dont la lecture s'impose pour tout comportementaliste, sans dispenser pour autant de consulter les travaux originaux. Faut-il rappeler en effet que l'analyse des comportements reproducteurs de l'épinoche est à l'origine de la formulation des théories éthologiques ? La stratégie de reproduction de l'épinoche repose sur un partage strict des rôles entre la femelle et le mâle; la première investit son temps et son énergie dans la production d'un nombre relativement important d'oeufs pour un aussi petit poisson; le second investit son énergie dans un comportement territorial et parental complexe et contraignant.

Le chapitre 9, premier de cette série, traite de la femelle sous l'angle de l'ovogenèse et de sa régulation hormonale et environnementale, et sous l'angle de la production des ovules et réserves vitellines. Une femelle peut s'engager dans dix pontes successives comptant chacune une moyenne de 80 oeufs et séparées par des intervalles de récupération et maturation; elle gagne alors deux calories par heure, dérivées vers la production des oeufs, et perdues lors de la ponte. 30 % d'énergie potentielle de la nourriture ingérée servent à cette production. Une femelle de 1 gramme doit ainsi consommer l'équivalent de 5,4 grammes de nourriture pendant la saison de reproduction. L'importance de la nourriture sur la croissance de la femelle, la production des oeufs, leur quantité et qualité, examinées sous l'angle de la sélection de poissons à croissance rapide ou lente, est esquissée.

Le chapitre 10 décrit la spermatogenèse et l'apparition des caractères sexuels secondaires mâles : coloration nuptiale mais aussi élargissement des tubes rénaux pour la production accrue du mucus qui interviendra dans la construction du nid, et renforcement de la musculature des nageoires pectorales qui entreront en action lors de la ventilation des oeufs.

Les chapitres 11, 12 et 13 décrivent le comportement reproducteur mâle proprement dit, en faisant de larges emprunts à l'école de Leiden (TINBERGEN, VAN IERSEL, SERVENSTER, VAN DER ASSEN et leurs collaborateurs). Les critères de reconnaissance des rivaux et partenaires, les facteurs réglant l'agressivité territoriale et les fonctions de celle-ci, l'enchaînement et la fréquence d'apparition des actes, leurs interactions sont soigneusement décrits et discutés. Ces notions classiques de l'éthologie expérimentale sont complétées de données plus récentes sur les fluctuations cycliques de la force relative des tendances agressives, sexuelles, parentales qui se succèdent normalement dans le long et court terme, qui sont associées dans le long terme, mais sont mutuellement exclusives et inhibitrices dans le court terme. Ces chapitres aussi montrent très bien l'enchaînement maturatif et causal des phases successives du cycle de reproduction mâle : après la migration, phase de sélection de l'habitat, de délimitation et défense du territoire; phase sexuelle où les femelles sont courtisées et induites

à pondre dans les nids; phase parentale où le mâle protège et ventile les oeufs. Chaque phase assure la préparation et la maturation de la phase suivante; celle-ci, à son tour, inhibe la précédente : le comportement reproducteur dans son ensemble se construit progressivement. L'analyse causale et fonctionnelle est développée ici avec toute la subtilité et le sens critique requis.

Ces chapitres se terminent par la brève évocation de deux problèmes auxquels on accorde aujourd'hui beaucoup plus d'importance. Le premier, qui relève de la sociobiologie, est posé par les razzias que certains mâles effectuent dans les territoires voisins, où ils essaient soit de voler des matériaux de construction, soit de se substituer au mâle légitime occupé à courtiser une femelle pour fertiliser les oeufs à sa place quand la femelle est dans le nid, auquel cas l'intrus essaie, au cours de raids ultérieurs, de ramener des oeufs dont il est le père dans son propre nid, soit encore de voler des oeufs fécondés par le voisin, de les ramener dans son propre nid, auquel cas il est rare qu'il parvienne à les élever, leur sort étant alors le plus souvent d'être mangés. La fonction, et les désavantages et avantages de ces comportements, sont esquissés; ils entraînent des perturbations qui pourraient causer une chute du succès reproducteur dans son ensemble; par ailleurs, ils assurent une sorte de redistribution des oeufs produits par la population et, de ce fait, assurent une certaine synchronisation des mâles voisins quant à la nature de leur activité, ce qui entraîne une diminution de l'agressivité interterritoriale, et donc une coexistence favorable au succès reproductif de la population. Ces hypothèses n'ont toutefois pu être suffisamment testées sur des populations naturelles. La seconde, qui se rapporte à la valeur de survie et à la bioénergétique, s'interroge sur les risques - vis-à-vis des prédateurs et rivaux - et sur les coûts exprimés en temps et énergie qui y sont consacrés, de la stratégie de reproduction de l'épinoche. Cette esquisse est essentiellement spéculative. Des développements de ces deux points doivent être recherchés dans la littérature plus récente.

J.C1. RUWET

#### Bibliographie complémentaire :

En complément à l'ouvrage de WOOTTON, on consultera utilement les articles et ouvrages plus récents repris ci-dessous :

FEUTH-DE BRUIJN, E. and P. SEVENSTER, 1982

Parental reactions to young in sticklebacks (Gasterosteus aculeatus L.)  
Behaviour, 83 : 186-203.

OSAMU-OHGUCHI, 1981

Prey density and selection against oddity by three spined sticklebacks, 80 pp., 22 ill., 4 tableaux, Paul Parey, Berlin.

PEEKE, H.V.S., M.H. FIGLER and N. BLANKENSHIP, 1979

Retention and recovery of habituated territorial aggressive behavior in the three-spined stickleback (Gasterosteus aculeatus L.) : the roles of time and nest construction.  
Behaviour, 69 : 171-182.

RIDLEY, M. and C. RECHTEN, 1981

Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs.  
Behaviour, 76 : 152-161.

ROWLAND, W.J., 1982

The effects of male coloration in stickleback aggression : a reexamination.

Behaviour, 80 : 118-126.

SCHÜTZ, E., 1980

Die Wirkung von Untergrund und Nestmaterial auf des Nestbauverhalten des dreistachligen Sticklebings (Gasterosteus aculeatus).

Behaviour, 72 : 242-317.

Filmographie :

ALBRECHT, H., 1969

Gasterosteus aculeatus (Gasterosteidae) Balz und Abläichen: Farbfilm E 721, 6 1/2 min.

Nidification, parade nuptiale et fraie de l'épinoche.