

ÉTUDE COMPARÉE DES PARADES SEXUELLES DE QUELQUES
ESPÈCES DE CHÉLONIENS : PELOMEDUSA SUBRUF SUBRUF
(LACÉPÈDE), STERNOTHERUS MINOR (AGASSIZ) ET
KINIXYS BELLIANA NOGUEYI (BELL)

par Vincent BELS (1) et Roland LIBOIS (2)

ABSTRACT

Key words : Testudinidae - Courtship - Discriminant analysis - Phylogeny.

Next to a short analysis of the sexual interactions and the relative importance of the stimulation kinds performed with each behavior pattern, we analyse the observed behavioral sequences in courtship and mating behavior of three chelonian's species : Pelomedusa subrufa subrufa, Sternotherus minor and Kinixys belliana nogueyi. The study of the behavioral sequences emphasizes the great fluctuation between the exhibited behavior patterns and specifies the means leading to the female's stabilization. The sexual behaviors (known from this study or the literature) of Pelomedusa subrufa subrufa, Sternotherus minor, Kinixys belliana nogueyi, Geochelone carbonaria, Testudo graeca graeca, Emys orbicularis, Chrysemys scripta elegans, Chemmys nigricans and Meosemys grandis were submitted to a discriminant analysis to establish certain phylogenetic relations by use of behavioral criteria. We emphasize here the difficulties of the interpretation of this method. However, we establish a relative ratification of the phylogeny founded on morphological characters.

RESUME

Après une brève analyse de la nature des interactions sexuelles et de l'importance relative des stimulations associées à chaque comportement, nous analysons les séquences comportementales observées lors de la parade sexuelle de trois espèces de Chéloniens : Pelomedusa subrufa subrufa, Sternotherus minor et Kinixys belliana nogueyi. L'analyse de ces séquences met en évidence la fluctuation importante entre les différents comportements exhibés et précise chez chaque espèce les moyens mis en oeuvre pour aboutir à la stabilisation de la femelle. Les comportements sexuels (décrits dans ce travail ou repris de la bibliographie) de Pelomedusa subrufa subrufa, Sternotherus minor, Kinixys belliana nogueyi, Geochelone carbonaria, Testudo graeca graeca, Emys orbicularis, Chrysemys scripta elegans, Chemmys nigricans et Meosemys grandis ont été soumis à une analyse des correspondances afin de vérifier certaines relations phylétiques par une approche éthologique. Tout en soulignant les difficultés de l'interprétation de la méthode dans ce cas, nous établissons une relative confirmation de la phylogénèse établie par des critères morphologiques.

(1) Licencié en Zoologie, ULg 1981, Boursier de l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche dans l'Industrie et l'Agriculture IRSIA

(2) Assistant à l'Université de Liège
Laboratoire d'Ethologie et Psychologie animale (Prof. J.C. RUWET),
Institut de Zoologie de l'Université, 22, quai Van Beneden, B-4020 LIEGE

1. INTRODUCTION.

L'éthologie comparée des Reptiles a délaissé jusqu'à présent le groupe des Chéloniens et on n'a par conséquent guère utilisé les critères comportementaux comme appoint à la systématique de ce groupe. Or les relations phylogéniques au sein de l'ordre des Chéloniens ne sont pas encore établies définitivement ; de nombreux points restent à éclaircir. Ce travail tente d'apporter des éléments nouveaux à cette systématique en se basant sur l'étude des unités et séquences comportementales intervenant dans la reproduction.

Dans un premier temps, nous décrirons les comportements de trois espèces jamais étudiées sous cet angle : Pelomedusa subrufa, Sternotherus minor et Kinixys belliana nogueyi. Le choix de ces trois espèces, parmi celles dont le comportement est encore mal connu, a été dicté par des contraintes matérielles et morales : espace disponible pour accueillir convenablement les animaux d'étude, rassemblement d'un nombre suffisant d'individus de chaque espèce pour constituer des lots d'observation valables, respect de la convention de Washington sur le commerce des espèces menacées. L'acclimatation des trois espèces en terrarium a suivi les recommandations de HARLESS et MORLOCK (1980).

Dans un second temps, nous avons comparé les comportements ainsi décrits et les données disponibles dans la littérature pour six autres espèces : Geochelone carbonaria, Testudo graeca graeca, Emys orbicularis, Chrysemys scripta elegans, Clemmys nigricans et Pelusios niger. Quelques observations sur Heosemys grandis de la famille des Emydidae ont également été rapportées. Nous avons enfin tenté d'établir, par une analyse des correspondances, la proximité phylétique des trois espèces étudiées ici et des sept espèces de référence.

Notre attention s'est portée spécialement sur le comportement de cour préluant au rapprochement et à la reconnaissance entre deux individus conduisant à l'accouplement. Ces séquences de comportements sont en effet essentielles pour le succès de chaque espèce et pour son isolement par rapport aux autres espèces. Les comportements des Tortues sont soumis à des contraintes morphologiques (existence d'une carapace) et écophysiologicals (adaptation au milieu terrestre ou aquatique). Toutes ces contraintes doivent être examinées et prises en compte dans l'analyse des interactions et des signaux de stimulation réciproque des Chéloniens.

2. NATURE DES INTERACTIONS ENTRE PARTENAIRES SEXUELS.

Quatre types de stimulations sont susceptibles d'intervenir dans les rencontres entre partenaires potentiels : stimulations auditive, olfactive, visuelle et tactile.

La stimulation auditive est très peu connue. Les autres stimulations sont conditionnées et contrôlées par la morphologie particulière et le mode de vie des Chéloniens : la stimulation visuelle est limitée par l'existence d'une carapace chez les espèces terrestres (Terrapene carolina, Kinixys belliana nogueyi) mais elle est moins gênée chez les espèces aquatiques en raison de la plus grande facilité de

mouvement. Les études de la stimulation olfactive ont surtout porté sur des espèces terrestres du genre *Gopherus*, *Geochelone* et *Testudo*. Selon certaines théories (AUFFENBERG, 1965 ; BELS, 1981), l'évolution comportementale des Chéloniens aurait vu la stimulation olfactive associée à des mouvements particuliers - mouvements latéraux de la tête et mouvements buccopharyngiens - se transformer progressivement en une stimulation visuelle basée sur ces mouvements seuls. L'apparition de couleurs pendant la période de reproduction, spécialement au niveau de la gorge et des membres antérieurs, augmente encore la stimulation visuelle du partenaire (*Geochelone tranvadorica*, AUFFENBERG, 1964 ; *Geochelone carbonaria*, AUFFENBERG, 1965, ...). Chez les Tortues aquatiques, l'importance de la stimulation olfactive est difficile à mettre en évidence. CAHN (1937) assimile pourtant les mouvements buccopharyngiens de *Trionyx muticus* à des prises de contact olfactives. La stimulation tactile n'entre en jeu que lors d'un contact physique entre les deux partenaires ou individus de sexe opposé.

C'est là la phase cruciale de ce que les herpétologistes appellent la "stabilisation" de la femelle ; ce terme désigne l'ensemble de mouvements respectifs et réciproques du mâle et de la femelle qui aboutissent à l'immobilité temporaire relative de cette dernière permettant une tentative d'intromission et la réussite de la copulation. Quatre types d'intromission ont actuellement été observés :

- intromission directement réalisée après la monte (type 1) ;
- intromission tentée après un temps de monte variable pendant lequel les deux partenaires sexuels entrent en contact activement (type 2) ;
- intromission accompagnée de mouvements divers entre les museaux des deux partenaires (type 3) ;
- intromission accompagnée de tête-tête entre les deux partenaires (type 4).

Les mouvements de stimulation tactile interviennent avant la stabilisation de la femelle (*Kinixys belliana noqueyi* - poussée épiphixi ou hyohypoplastrales) ou après la stabilisation de la femelle (*Pelomedusa subrufa subrufa*, *Sternotherus minor*).

3. ANALYSE DES SEQUENCES

L'analyse des mouvements de la parade de *Pelomedusa subrufa subrufa* est basée ici sur 150 heures d'observation enregistrées sur bande magnétique puis reportées sur papier au moyen d'un enregistreur polygraphique. On établit alors les suites comportementales représentées sur la figure 1. Chaque comportement est figuré par un rectangle ou une pointe de flèche se succédant sur une ligne. Le temps est mesuré en secondes. La lecture simultanée des différentes lignes permet d'analyser les actions réciproques des partenaires.

Détaillons deux exemples :

- 1) L'approche est immédiatement suivie de la phase de monte, la phase de monte est suivie de la fuite de la femelle. Durant la phase de monte, les balancements latéraux de la tête du mâle, rapides, complets ou simplement ébauchés (balancements intentionnels) se succèdent aléatoirement. La femelle stabilisée par l'ensemble de ces mouvements, le mâle peut tenter une intromission.
- 2) Durant la phase de monte, le mâle réalise les différents mouvements

de stabilisation ; l'intromission ne se réalise pas.

L'ensemble des documents obtenus aboutit à la réalisation du diagramme de la figure 2. Ce diagramme résume (en valeurs absolues) toutes les séquences comportementales effectivement observées. Chaque cercle de la figure représente un comportement du mâle et chaque carré un comportement de la femelle. La fréquence des suites de mouvements observées indiquées par une flèche est représentée par un chiffre sur cette flèche. La fréquence de chaque comportement dans l'ensemble des observations est représentée dans chaque cercle et chaque carré.

La stabilisation de la femelle est donc chez cette espèce assurée pendant la phase de monte et par les mouvements latéraux de la tête du mâle.

L'analyse de 230 heures d'observation de Sternotherus minor par une méthode identique (figure 3) aboutit à l'établissement du diagramme de la figure 4. Chaque cercle y représente un comportement et les valeurs indiquées sont les fréquences relatives de l'apparition du comportement suivant établies à partir de l'ensemble des observations. Chez cette espèce, l'approche est suivie d'un "reniflement" de la région cloacale de la femelle par le mâle, d'un "reniflement" de la région des ponts de la carapace de la femelle par le mâle et aboutit à la monte suivie par un essai d'intromission. Des mouvements tournants du mâle vers l'avant induisent une autre série comportementale : balancement de la tête du mâle - morsure de la femelle, mouvement tournant du mâle vers l'arrière de la femelle avec reprise des deux types de "reniflements" de la femelle par le mâle.

La stabilisation de la femelle est donc précédée d'une série de mouvements et est suivie de la phase de monte et de l'essai d'intromission (figure 5).

L'analyse de 170 heures d'observations de la parade de Kinixys belliana nogueyi par une méthode identique à celle appliquée aux deux premières espèces montre (figure 6) des différences avec la parade de Pelomedusa subrufa subrufa et Sternotherus minor. Cette espèce terrestre montre des mouvements particuliers : poussée de la carapace par le mâle et morsure de la femelle par le mâle. Les types de poussée sont déterminés par la position relative des deux individus. La stabilisation de la femelle est ici obtenue par les poussées et les morsures du mâle et peut-être les "reniflements". La phase de monte est, chez cette espèce, relativement longue.

4. ANALYSE DES CORRESPONDANCES

Les comportements décrits pour les trois espèces étudiées ici et les mouvements repris de la bibliographie pour les autres espèces citées (tableau 1) sont soumis à un programme d'analyse des correspondances (MULTM cf. LEBART et al., 1977) dans le but de vérifier certaines relations phylogénétiques entre ces espèces par une approche essentiellement éthologique.

A partir des variables comportementales retenues (25), le programme crée un hypervolume à 25 dimensions dans lequel il situe ensuite les dix espèces de Chéloniens étudiées. Afin de faciliter l'interprétation de la complexité de cet espace multidimensionnel, celui-ci est projeté sur un plan qui est calculé de manière à représenter la plus

grande part possible de l'information contenue dans le nuage à 25 dimensions. Toutes les variables contribuent à construire les axes factoriels qui définissent ce plan, mais dans des proportions différentes. Dans le cas présent, les taux d'inertie extraits par les trois premiers axes sont respectivement de 24.85 %, 17.19 % et de 15.06 %. Les comportements participant le plus à l'élaboration de ces axes sont par ordre d'importance :

- pour le premier axe : N (14.5 %) ; M (11.7 %) ; X (9.4 %) ; C (7.4 %) ; J (6.9 %) ; L (6.7 %) et G (6.3 %) ;
- pour le deuxième axe : K (15.2 %) ; W (10 %) ; O (9.5 %) ; F (7.8 %) ; Y (7.6 %) ; U (6.0 %) ;
- pour le troisième axe : Q (16.6 %) ; I (13.9 %) ; I (8.8 %) ; Y (7.9 %) ; R (7.4 %).

Avant de présenter les graphiques obtenus, nous devons attirer l'attention du lecteur sur quelques points essentiels à une bonne interprétation :

- en premier lieu, il s'agit de rappeler que l'analyse ne porte que sur dix espèces, échantillon bien faible pour supporter pareil traitement statistique dans de bonnes conditions. Treize des vingt-cinq variables, en effet, n'affichent une de leurs deux modalités qu'une ou deux fois seulement (tableau 1). Il y a donc sur les graphiques de nombreux "points légers" dont la position n'a qu'une signification assez limitée.
- en outre, nous venons de voir que certaines de ces variables (F, G, K, Q, T, U, W, X et Y) participaient pour beaucoup à la construction des axes 2 et 3 notamment. Ceux-ci doivent donc être interprétés avec un maximum de prudence.
- enfin certaines variables ont un profil tout à fait semblable (A et B) ou pratiquement opposé (M et N). Au niveau du traitement elles apportent une information redondante qui peut parfois provoquer des distorsions dans les graphiques.

Pour faciliter la lecture des figures 7 et 8, nous n'avons reporté que les projections des espèces et des comportements ayant une contribution importante dans la construction des axes en éliminant toutefois les "points légers" d'interprétation trop délicate.

Une constatation s'impose d'emblée à l'examen de ces figures : la nette séparation des espèces caractérisées à droite de l'origine par la présence du comportement N et l'absence du comportement M (l'espèce 10 faisant toutefois exception) et à gauche par l'absence de N et la présence de M et de J. A l'intérieur de ce second groupe, trois espèces se distinguent par la présence du comportement L : Kinixys belliana (4); Testudo graeca (5) et Geochelone carbonaria (6), espèces terrestres de la famille des Testudinidae. Il est vraisemblable que le mode de vie terrestre de ces espèces influence dans un même sens les modalités de stimulation et l'apparition de certains comportements. Le rapprochement de ces trois espèces repose sur l'existence d'une grande similitude entre les comportements de prise de contact entre partenaires sexuels. Bien que la systématique classique n'ait jusqu'à présent pas considéré le rapprochement de Geochelone et de Kinixys, il semble bien que les stimulations et le type de relations sociales intervenant lors de la période de reproduction soient identiques chez ces deux espèces (voir AUFFENBERG, 1965 et 1966 pour Geochelone et BELS, 1981 pour

Tableau 1.

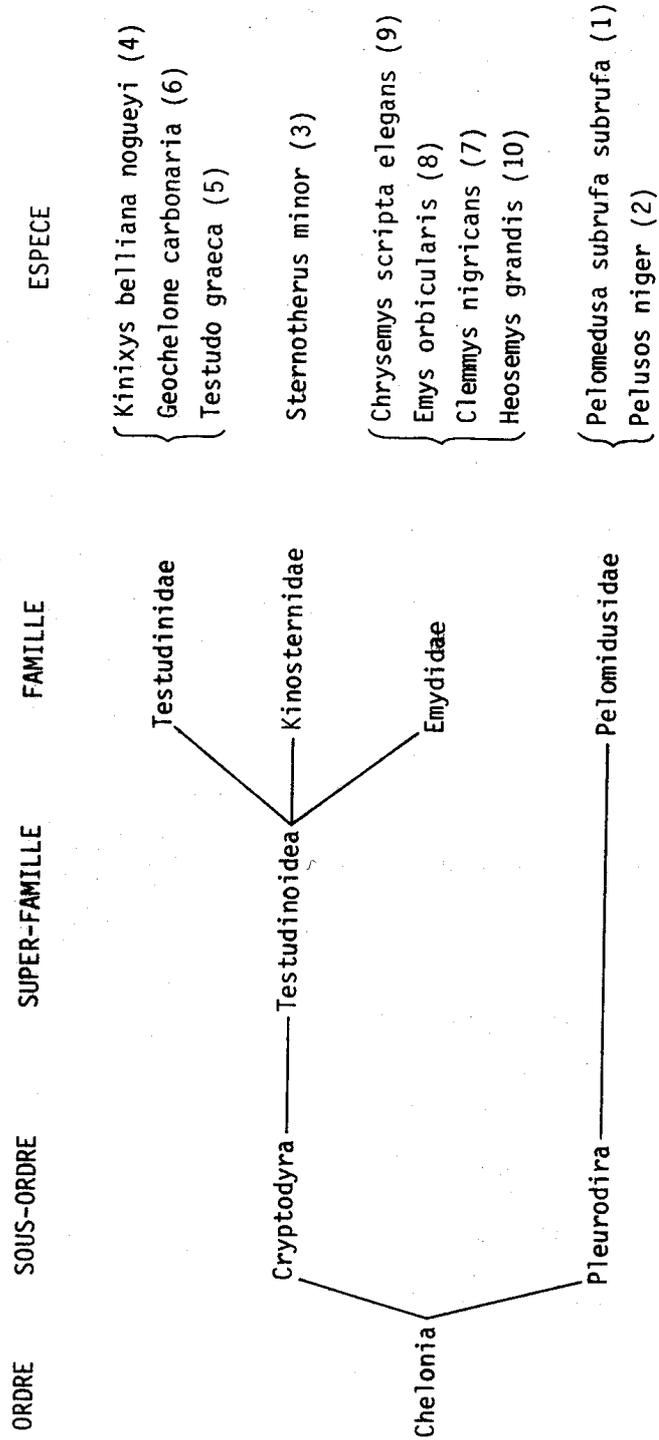
Espèces	Comportements																									
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	
1. <i>Pelomedusa subrufa</i> (Lacépède)	-	-	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-	+	+	-	+	+	+	
2. <i>Pelusios niger</i> (Dumeril et Bibron)	-	-	+	-	+	-	-	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	+	-	+	-	+	+	-	+	
3. <i>Sternotherus minor</i> (Agassiz)	-	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	
4. <i>Kinixys belliana</i> nogueyi Bell	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	
5. <i>Testudo graeca</i> <i>graeca</i> (Linnaeus)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	
6. <i>Geochelone carbonaria</i> (Williams)	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
7. <i>Clemmys nigricans</i> (Gray)	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	
8. <i>Emys orbicularis</i> (Linnaeus)	-	-	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	
9. <i>Chrysemys scripta</i> <i>elegans</i> (Wied)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	
10. <i>Heosemys grandis</i> (Gray)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Tableau 1 : Liste des comportements répertoriés (+ = présence ;
- = absence) chez les 10 espèces de Chéloniens étudiées.

- A : face à face entre les deux sexes (BELS, 1981)
- B : posture tournante intérieure du mâle (JACKSON et DAVIS, 1972)
- C : approche frontale de la femelle par le mâle (JACKSON et DAVIS, 1972 ; AUFFENBERG, 1977)
- D : mouvement d'ensemble de la femelle et du mâle (AUFFENBERG, 1977)
- E : balancement latéral de la tête du mâle (BELS, 1981)
- F : emprise du cou de la femelle par le mâle (HARLESS et MORLOCK, 1980)
- G : balancement latéral de la tête du mâle en position de monte (BELS, 1981)
- H : morsure de la carapace de la femelle par le mâle (MAHMOUD, 1967)
- I : mouvement tournant du mâle vers l'avant (BELS, 1981)
- J : arrêt-mouvement (AUFFENBERG, 1978)
- K : reniflement de la région cloacale de la femelle par le mâle (COX, NOWACK et MARION, 1980 ; HARLESS et MORLOCK, 1980)
- L : monte directe de la femelle par le mâle (BELS, 1981)
- M : intromission de type 1 (suivant directement la monte) (BELS, 1981)
- N : intromission de type 2 (après une monte de durée variable) (COX, NOWACK et MARION, 1980 ; BELS, 1981)
- O : morsure du mâle par la femelle en mouvement (rôle d'induction sur le comportement du mâle possible) (BELS, 1981)
- P : morsure du mâle par la femelle au repos (aucun rôle d'induction sur le comportement du mâle possible) (BELS, 1981)
- Q : jeu de queues (MAHMOUD, 1967)
- R : déplacement du mâle autour de la femelle (BELS, 1981)
- S : titillation de la tête de la femelle par le mâle (JACKSON et DAVIS, 1972)
- T : simple balancement des museaux des deux partenaires (BELS, 1981)
- U : mouvement de caresse entre mâle et femelle (BELS, 1981)
- V : nage du mâle sous la femelle (BELS, 1981)
- W : reniflement des ponts de la carapace de la femelle par le mâle (MAHMOUD, 1967 ; COX, NOWACK et MARION, 1980 ; BELS, 1981)
- X : intromission de type 3 (mouvements divers entre les museaux des deux partenaires) (BELS, 1981)
- Y : intromission de type 4 (tête-tête entre les partenaires) (MAHMOUD, 1967 ; BELS, 1981)

Tableau 2 : Systématique actuelle des espèces étudiées au cours de ce travail.

Les nombres indiquent la position respective de ces espèces dans le tableau 1.



Kinixys). La Tortue grecque se distingue des deux autres espèces par le type d'approche frontale entre les partenaires (comportement C). Chez Testudo en effet, il ne s'agit que d'un simple déplacement du mâle vers la femelle alors que chez Kinixys et Geochelone, il semble que cette approche comporte des stimulations visuelles ou olfactives importantes dans la stabilisation de la femelle. L'étude image par image des films "super 8" réalisés à l'occasion de nos séances d'observation a d'ailleurs clairement montré cette différence.

On serait tenté d'effectuer un rapprochement entre les espèces 2,3 et 9 ; elles se singularisent en effet par l'absence du comportement L mais leur dispersion le long de l'axe 3 interdit pareil regroupement. Par contre, il s'avère que Sternotherus minor présente de nombreuses similitudes comportementales avec les Testudinidae. Cette espèce ne diffère en effet des représentants de cette famille que par trois traits : présence de T, de P et absence de L.

Pelomedusa s. subrufa (1) et Pelusios niger occupent l'une par rapport à l'autre une position tout à fait singulière. Ces espèces s'opposent en effet le long du premier axe factoriel mais leurs projections respectives sur les deux autres axes sont très proches. Si l'on s'en réfère au tableau 1 on verra qu'elles ont pour les comportements définissant le premier axe (N, M, X, C, L et G) un profil contraire tandis qu'il est le même pour K, W, O, F, Y, Q, I, T et R qui interviennent dans la construction des axes 2 et 3.

L'isolement de Pelomedusa sur l'axe 1 s'explique par le fait que la stabilisation de la femelle par le mâle est réalisée au cours de la phase de monte alors que chez les autres espèces ces mouvements précèdent la monte : seuls les mouvements d'intromission interviennent au cours de cette phase.

Les quatre dernières espèces se regroupent différemment suivant le système d'axes considéré : Clemmys nigricans (7) et Emys orbicularis (8) dans le plan 1-2 ; Clemmys et Heosemys grandis dans le plan 1-3 ; E. orbicularis et Chrysemys scripta elegans (9) dans le plan 2-3. Le long de l'axe 1, cette dernière s'oppose aux trois autres (comportements N, M, J et L) tandis que c'est H. grandis qui le long de l'axe 2 se sépare des autres (comportements K, W et O). Enfin, l'axe 3 oppose E. orbicularis et G. scripta à C. nigricans et à H. grandis. Nous ne pouvons tirer aucune conclusion de cette situation qui manque de clarté : une meilleure connaissance des comportements de parade de ces espèces (notamment H. grandis) nous paraît indispensable.

Néanmoins, l'utilisation de critères comportementaux nous a permis de confirmer certains points de la systématique classique (tabl. 2) :

- homogénéité de la famille des Testudinidae ;
- rapprochement de Sternotherus minor (Kinosternidae) et des Testudinidae ;
- relatif isolement des Cryptodira ;

d'apporter certains éléments neufs : rapprochement Kinixys belliana - Geochelone carbonaria ; relatif isolement de Chrysemys au sein des Emidydae. Cependant, certains problèmes restent actuellement sans solution : position de H. grandis ; dispersion des Emidydae.

L'apparente homogénéité du groupe des tortues terrestres n'est-elle pas due plus à des phénomènes de convergence (les comportements de parade ont lieu en milieu terrestre où certains mouvements

sont impossibles...) plutôt qu'à une réelle homologie comportementale ? Des observations plus fines et plus complètes sur certaines espèces seraient nécessaires pour progresser. En outre, un travail portant sur des espèces sympatriques et proches parentes (p. ex. Mauremys caspica et E. orbicularis, Testudo graeca, T. hermanni et T. marginata) serait sans doute plus riche d'enseignements dans la mesure où il permettrait de définir certains critères comportementaux-clés notamment ceux qui constituent d'éventuelles barrières éthologiques entre ces espèces.

LEGENDES DES FIGURES.

Fig. 1. Exemple de suites comportementales observées lors de la parade sexuelle de Pelomedusa subrufa subrufa (Lacépède)

- Légende :
- 1 : approche du mâle
 - 2 : museau-museau
 - 3 : monte de la femelle par le mâle
 - 4 : balancement intentionnel de la tête du mâle
 - 5 : balancement latéral rapide de la tête du mâle
 - 6 : balancement latéral simple ou complet de la tête du mâle
 - 7 : morsure de la femelle sur le mâle
 - 8 : intromission
 - 9 : fuite de la femelle

Fig. 2. Représentation graphique des suites comportementales de la parade sexuelle de Pelomedusa subrufa subrufa (Lacépède). Chaque cercle représente un comportement du mâle et chaque carré un comportement de la femelle. La fréquence de chaque mouvement est indiquée dans les cercles et les carrés. La fréquence des suites comportementales est représentée sur chaque flèche.

- Légende :
- ap : approche de la femelle par le mâle
 - mt : monte de la femelle par le mâle
 - bl. cp. : balancement intentionnel de la tête du mâle
 - bl. rp. : balancement latéral rapide de la tête du mâle
 - bl. si. : balancement latéral simple ou complet de la tête du mâle
 - in. : intromission
 - fu. : fuite de la femelle
 - mo. : mouvement rapide de la femelle
 - mr. : morsure du mâle par la femelle
 - mrs. : morsure de la femelle par le mâle
 - mu. : museau-museau avec contact
 - mu. sc. : museau-museau sans contact
 - pu. bu. : pulsion buccopharyngienne
 - te. mt. : tête-tête entre les individus pendant la monte
 - te. te. : tête-tête entre les individus des deux sexes

Fig. 3. Exemple d'une séquence comportementale de la parade de Sternotherus minor (Agassiz) réalisée sur une période échantillon de 23 minutes (n = 230 h. d'observation)

- 1 : approche ou poursuite de la femelle par le mâle
 - 2 : mouvement tournant du mâle vers l'avant
 - 3 : museau-museau
 - 4 : morsure du mâle par la femelle
 - 5 : mouvement tournant du mâle vers l'arrière
 - 6 : mouvement de monte de la femelle par le mâle
 - 7 : reniflement de la région du cloaque de la femelle par le mâle
 - 8 : reniflement des ponts de la carapace de la femelle par le mâle
 - 9 : fuite de la femelle
- ⌞ : 60 secondes

Fig. 4. Diagramme des pourcentages des suites comportementales observées lors de la parade de Sternotherus minor (Agassiz).

- Légende :
- A : approche du mâle
 - B : reniflement de la région du cloaque de la femelle par le mâle
 - C : reniflement des ponts de la carapace de la femelle par le mâle avec contact
 - D : reniflement des ponts de la carapace de la femelle par le mâle sans contact
 - E : monte et intromission
 - F : arrêt de la parade du mâle
 - G : fuite de la femelle
 - H : mouvement tournant du mâle vers l'avant
 - I : balancement de la tête du mâle et morsure du mâle par la femelle
 - J : mouvement tournant du mâle vers l'arrière
 - K : abandon de la parade par le mâle
 - L : "variation" spatiale de la position de la femelle
 - M : mouvement-arrêt des deux partenaires sexuels

Fig. 5. Graphe kinématique de la parade sexuelle de Sternotherus minor (Agassiz).

Fig. 6. Graphe kinématique de la parade sexuelle de Kinixys belliana nogueyi Bell.

Fig. 7. Représentation graphique de la position des espèces étudiées par rapport à deux axes factoriels (axe 1 et 2) obtenus lors du calcul de l'analyse des correspondances.
La numérotation des espèces est identique à celle du tableau 1 et les comportements sont désignés par les mêmes lettres que celles du tableau 1.

Fig. 8. Représentation graphique de la position des espèces étudiées par rapport à deux axes factoriels (axe 1 et 3) obtenus lors du calcul de l'analyse des correspondances.
La numérotation des espèces est identique à celle du tableau 1 et les comportements sont désignés par les mêmes lettres que celles du tableau 1.

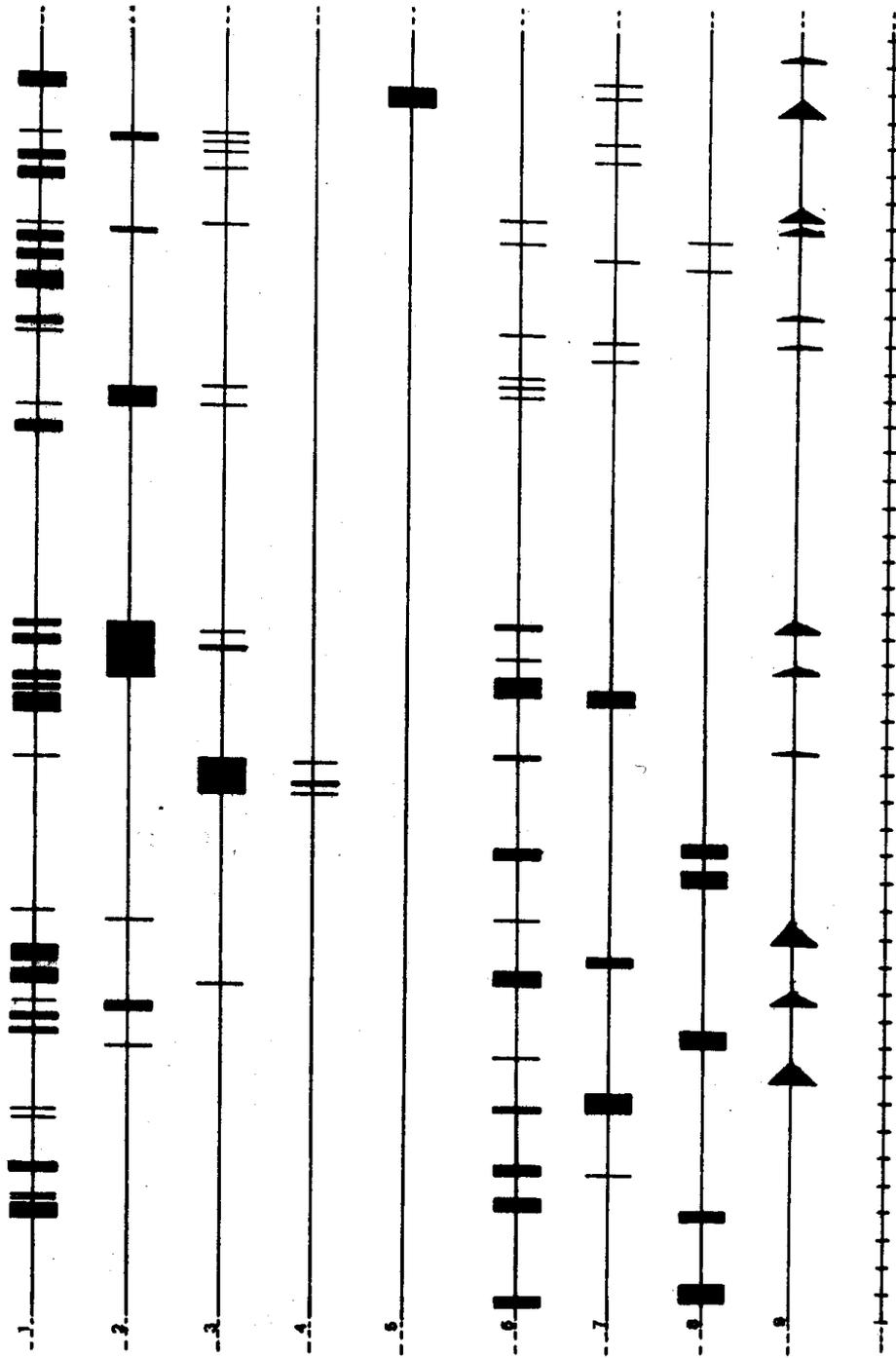


Fig. 3

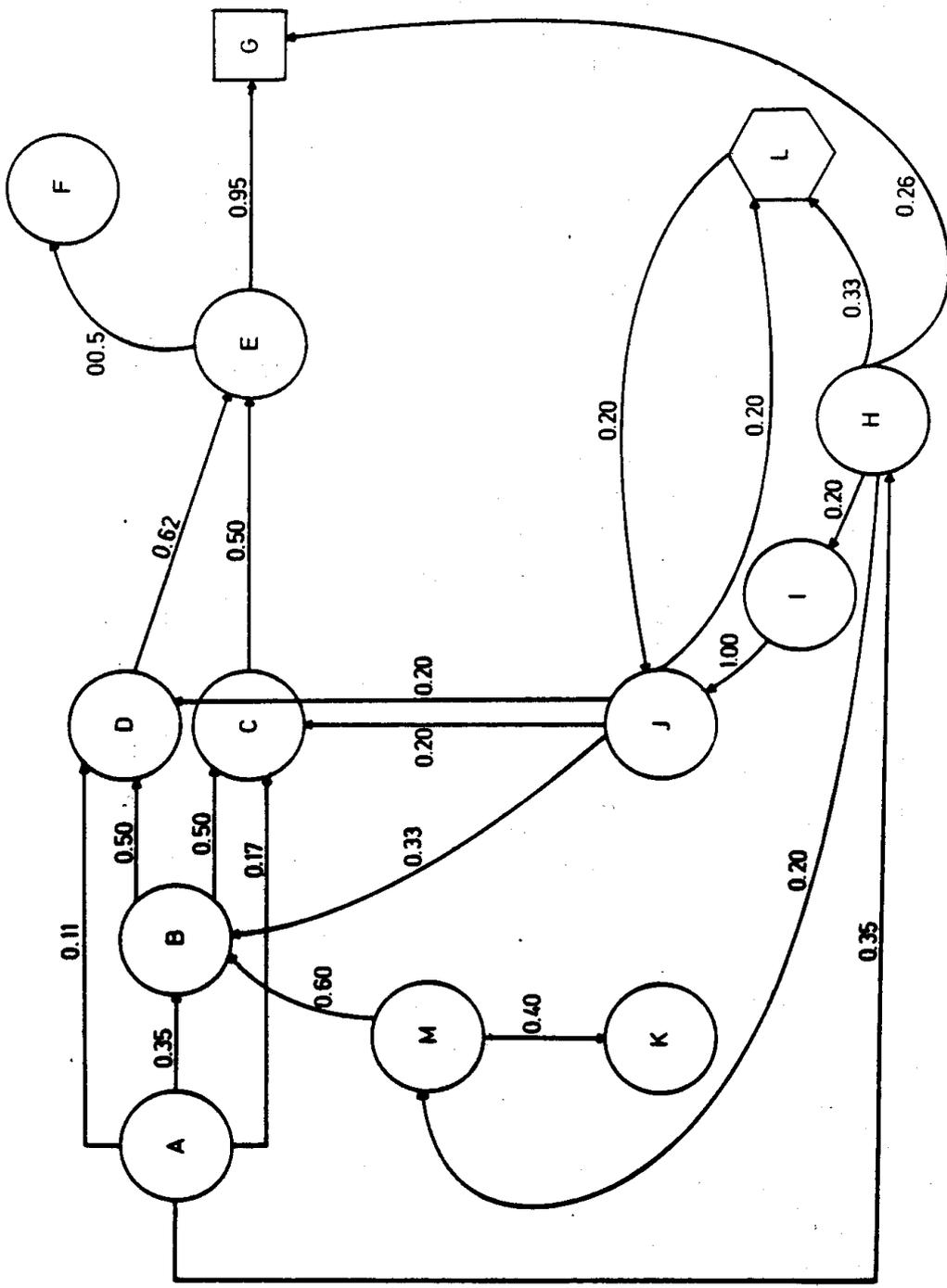


Fig. 4

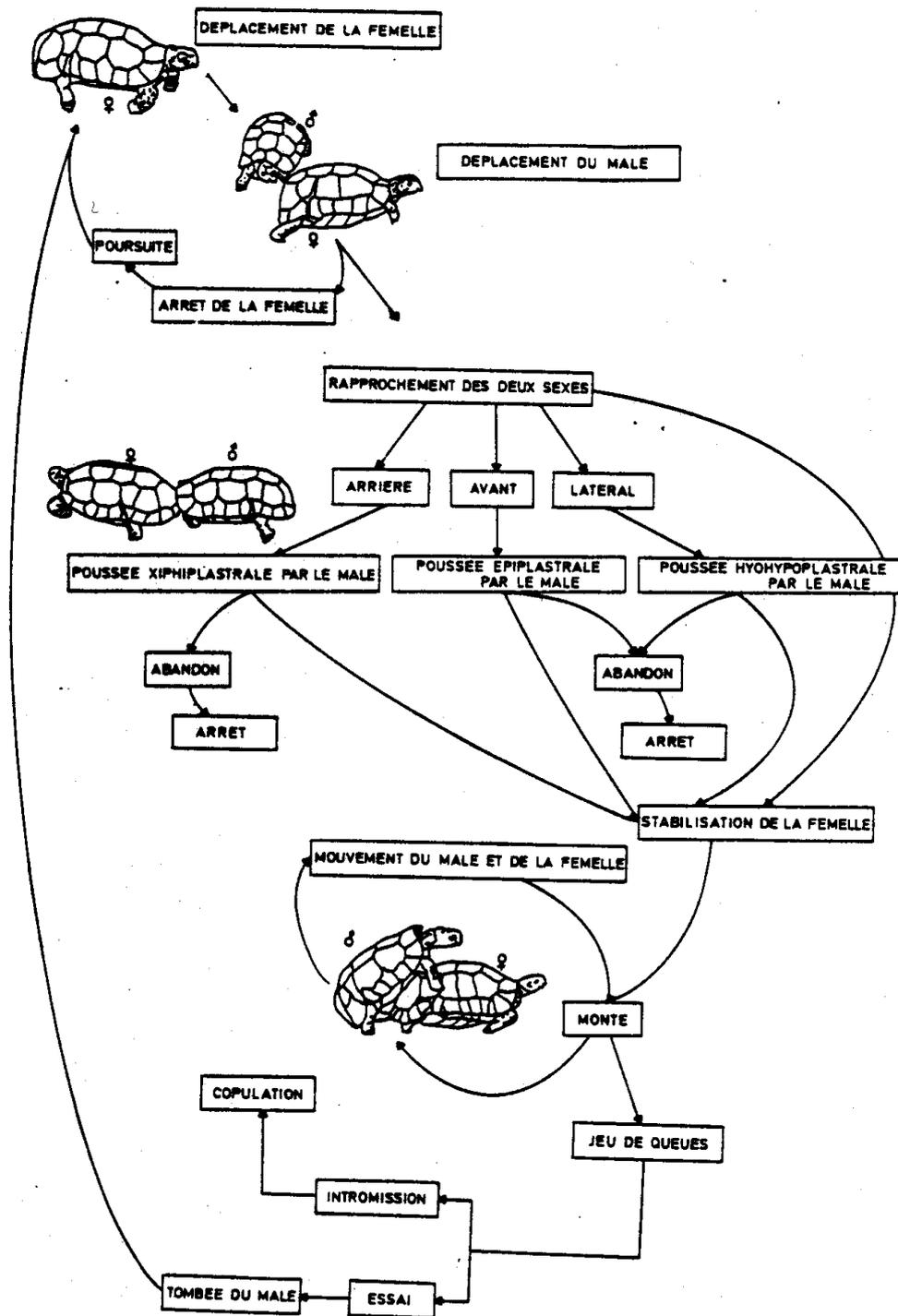


Fig. 6

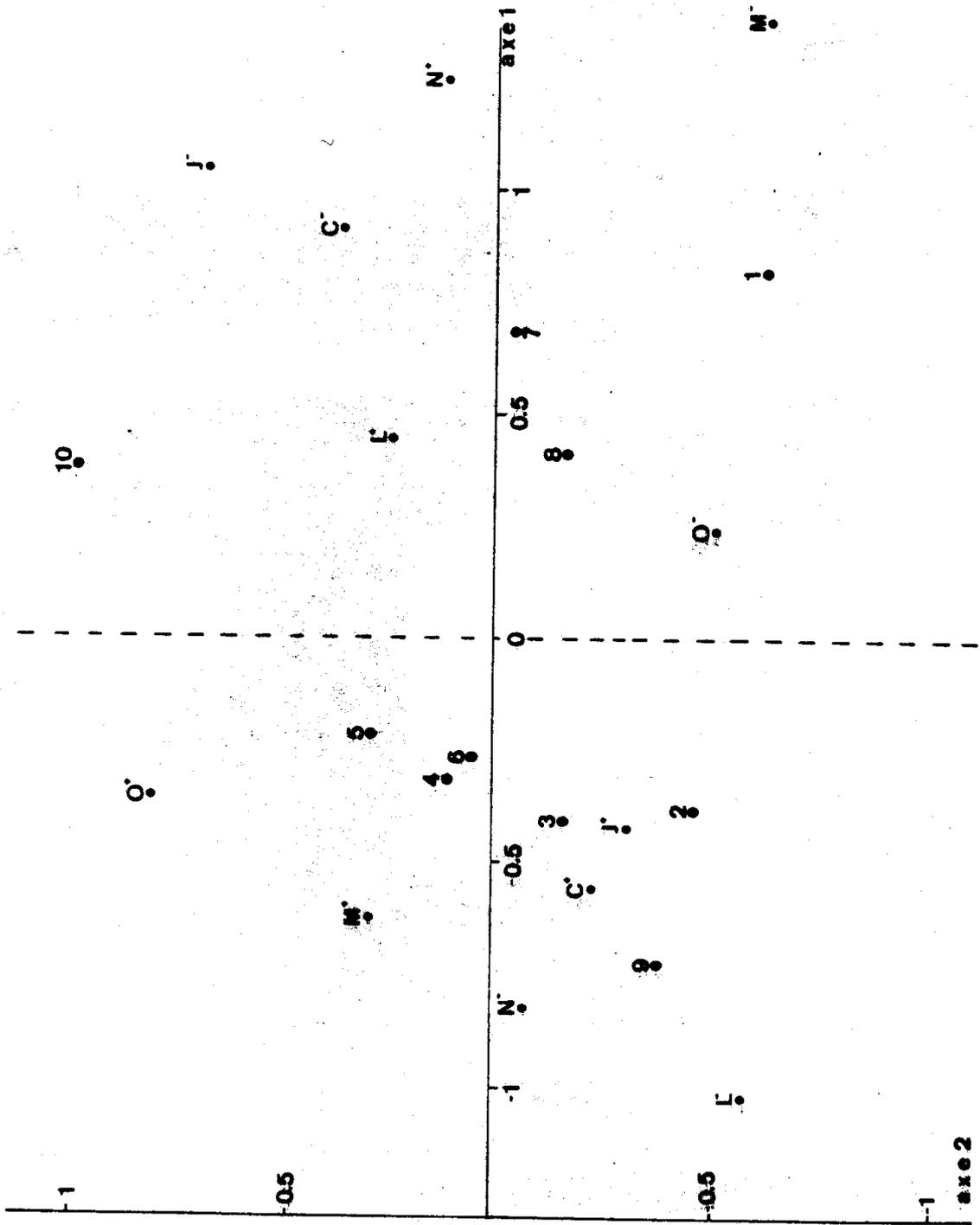


Fig. 7

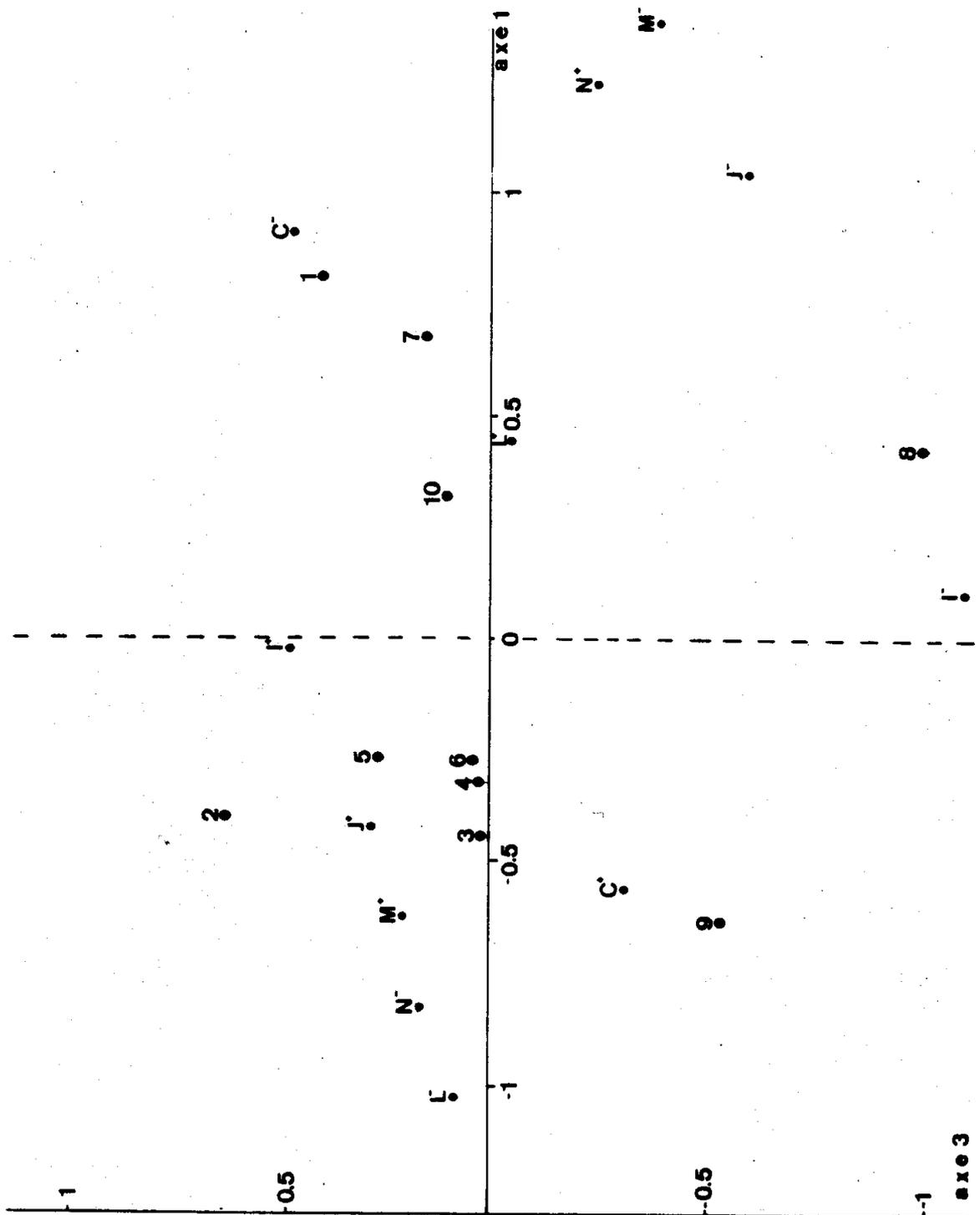


Fig. 8

REMERCIEMENTS

Nous remercions Monsieur le Professeur J.C. RUWET qui nous a accueilli dans son service et a corrigé notre manuscrit. Nous remercions aussi l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture IRSIA, dont V. BELS est boursier depuis 1981. Nous remercions enfin la Société Royale de Zoologie d'Anvers et en particulier Monsieur Paul VAN DEN SANDE, curateur des Reptiles et de l'Aquarium du Zoo d'Anvers sans qui ce travail n'aurait pu être mené à bien.

BIBLIOGRAPHIE

- AUFFENBERG, W., 1964
A first record of breeding colour changes in a Tortoise.
J. Bombay Nat. Hist. Soc., 61 : 191-192.
- AUFFENBERG, W., 1966
Sex and species discrimination in two sympatric South American Tortoises.
Copeia 1965 : 335-342.
- AUFFENBERG, W., 1966
On the courtship of Gopherus polyphemus.
Herpetologica, 22 : 113-117.
- AUFFENBERG, W., 1977
Display behavior in Tortoises.
An. Zool., 17 : 241-250.
- AUFFENBERG, W., 1978
Courtship and breeding behavior in Geochelone radiata (Testudines : Testudinidae).
Herpetologica, 34 : 277-287.
- BELS, V., 1981
Ethologie comparée des Chéloniens.
Mém. Lic. en Sc. zool. U. Lg. : 70 pp ; annexe : 47 pp.
- CAHN, A.R., 1937
The turtles of Illinois.
Ill. Biol. Monogr., 16 (1-2) : 1-218.
- COX, W.A., NOWACK, M.C. and MARION, K.R., 1980
Observations on courtship and mating behavior in the musk Turtle, Sternotherus minor.
J. Herpetol., 14 (2) : 200-204.
- HARLESS, M. and MORLOCK, H., 1980
Turtles Perspectives and Research.
Wiley-Interscience Publication. Wiley J. and Sons, New-York : 695 pp.
- JACKSON, C.G. and DAVIS, J.D.
A quantitative study of the courtship display of the red-cared Turtle, Chrysemys scripta elegans (Wied).
Herpetologica, 28 : 58-64.
- LEBART, L., MORINEAU, A. et TABART, N., 1977
Technique de la description statistique.
Dunod, Paris : 632 pp.
- MAHMOUD, I.Y., 1967
Courtship behavior and sexual maturity in four species of kinosternid turtles.
Copeia 1967 : 314-319.