

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	5
SUMMARY	6
INTRODUCTION GÉNÉRALE	7
IMAGERIE NUMÉRIQUE ET COMPORTEMENT ANIMAL : UNE BRÈVE SYNTHÈSE	7
INTRODUCTION GÉNÉRALE	9
<i>1.- Introduction</i>	9
1.1.- Le concept de comportement en éthologie	9
1.2.- Unités comportementales, états, événements	10
1.2.1. Unités comportementales.....	10
1.2.2. Etats, événements comportementaux.....	12
1.3.- Mesure des phénomènes comportementaux (éthométrie).....	13
1.3.1. Echelles nominales (basse résolution de mesure)	13
1.3.2. Echelles ordinales (moyenne résolution de mesure).....	14
1.3.3. Echelles d'intervalles (haute résolution de mesure).....	14
1.3.4. Echelles de rapports (très haute résolution de mesure).....	15
1.4.- Observation directe, manipulation expérimentale, étude <i>in situ</i> ou en laboratoire : un continuum.....	16
<i>2.- Principales méthodes classiques éthométriques</i>	17
2.1.- Techniques d'échantillonnage pour l'observation directe du comportement, <i>in situ</i> ou en milieu confiné.....	18
2.1.1. Echantillonnage ad libitum ou non structuré	18
2.1.2. Echantillonnage complet et continu	19
2.1.3. Echantillonnage par focalisation.....	19
2.1.4. Echantillonnage par balayage instantané	20
2.1.5. Echantillonnage par présence ou absence	20
2.1.6. Echantillonnage en séquence	21
2.1.7. Echantillonnage « par complément de matrice »	21
2.2.- Techniques de mesure basées sur le conditionnement pavlovien (classique) ou le conditionnement opérant (instrumental)	22
2.3.- Techniques de mesure des comportements locomoteurs au moyen d'actographes de laboratoire	24
<i>3.- Apports des techniques d'imagerie numérique dans l'étude du comportement animal</i>	26
3.1.- La technologie de l'imagerie numérique	26
3.2.- Principes de base de l'Imagerie Numérique (I.N.)	27
3.2.1. Premier niveau de l'I.N.....	27
3.2.2. Deuxième niveau de l'I.N.....	27
3.2.3. Troisième niveau de l'I.N.	27

4.- Modélisation numérique d'habitats aquatiques	28
4.1.- Un concept de base : le modèle numérique de terrain (M.N.T.)	28
4.2.- Modélisation numérique d'habitats aquatiques de poissons.....	29
4.3.- Outils de modélisation numérique des microhabitats.....	31
5.- Traitement informatisé d'images numérisées	32
5.1.- Acquisition de données sur une image numérisée.....	32
5.2.- Application de la vision par ordinateur dans les neurosciences	33
5.2.1. La visionique et les systèmes de vision par ordinateur.....	33
5.2.2. Analyse automatique des déplacements d'un animal captif.....	34
5.2.3. Analyse automatique des interactions sociales.....	36
5.2.4. Vers une reconnaissance automatique des comportements	37
5.3.- Utilisation des systèmes de vision automatique chez des poissons évoluant librement en aquarium	38
6.- Conclusions et Objectifs des recherches réalisées au cours du doctorat	40
6.1.- Conclusions.....	40
6.2.- Objectifs et problématiques de la thèse.....	41
PREMIÈRE PARTIE	45
CARACTÉRISATION DES PROFILS COMPORTEMENTAUX PAR DES TECHNIQUES DE MODÉLISATION NUMÉRIQUE DE TERRAIN (M.N.T.)	45
CARACTÉRISATION DE L'OCCUPATION DE L'ESPACE ET DU TEMPS PENDANT LA REPRODUCTION CHEZ <i>SYMPHODUS OCELLATUS</i> (FORSSKÅL, 1775), LABRIDÉ MÉDITERRANÉEN	47
1.- Introduction	47
1.1.- Stratégies de reproduction, labridés tropicaux et européens	47
1.2.- Les labridés européens : aspects biologiques	49
1.2.1. Caractéristiques générales	49
1.2.2. Rappel concernant la reproduction des poissons ovipares.....	51
1.2.2.a.- Types de pontes	51
1.2.2.b.- Inversions sexuelles et gonochorisme	53
1.2.3. Patrons de coloration des labridés	55
1.2.4. Structures sociales des mâles chez les labridés européens	56
1.3.- Apport des M.N.T. dans l'étude de la dynamique de nidification.....	60
2.- Matériel et Méthodes	61
2.1.- Situation et caractéristiques générales du site d'étude	61
2.2.- Matériel biologique : <i>Symphodus ocellatus</i> (Forsskål, 1775).....	62
2.2.1. Position systématique	62
2.2.2. Morphologie	62
2.2.3. Distribution géographique et biotope	63
2.2.4. Principales caractéristiques de la reproduction de l'espèce.....	63
2.3.- Méthodes générales.....	64
2.3.1. Plongée autonome	64
2.3.2. Zone de travail.....	66
2.3.3. Enregistrement des données	66

2.3.4. Mesures de température, profondeur, visibilité et orientation.....	67
2.4.- Méthode des M.N.T. appliquée au « Rocher Ocellatus »	68
2.4.1. Principe général	68
2.4.2. Réalisation technique	69
3.- Résultats	76
3.1.- Répartition spatiale des nids construits en 1997, 1998 et 2000	76
3.1.1. Répartition dans le plan horizontal	76
3.1.2. Répartition dans la colonne d'eau	81
3.2.- Distribution dans le temps des nids construits au cours des saisons de reproduction 1997, 1998, 2000	84
3.2.1. Evolution du nombre de nids sur la zone d'étude	84
3.2.2. Distribution des nids en fonction de la température de l'eau	88
3.2.3. Distribution bathymétrique des nids au cours de la saison : exemple de l'année 97	90
3.2.4. Durée des cycles de nidification au cours de la saison de reproduction chez <i>S. ocellatus</i>	91
4.- Discussion	94
DEUXIÈME PARTIE	99
CARACTÉRISATION DES PROFILS COMPORTEMENTAUX PAR LES MÉTHODES D'OBSERVATION DIRECTE ET VIA LE SYSTÈME INFORMATISÉ DE VISION AUTOMATIQUE ETHOVISION® COLOR-PRO	99
ETUDE DE L'INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA PHOTOPÉRIODE SUR LES PROFILS COMPORTEMENTAUX CHEZ <i>SYMPHODUS OCELLATUS</i>	101
1.-Introduction	101
2.- Matériel et Méthodes	103
2.1.- Etude descriptive	103
2.2.- Etude expérimentale	105
3.- Résultats	107
3.1.- Approche descriptive.....	107
3.1.1. Identification des individus et des territoires	107
3.1.2. Identification et description des comportements d'intérêt	108
3.2.- Approche expérimentale.....	111
3.2.1. Influence de la température couplée à la photopériode.....	111
3.2.1.1. Nage	112
3.2.1.2. Mouvement brusque.....	112
3.2.1.3. Poursuite / Attaque.....	113
3.2.1.4. Inspection.....	114
3.2.1.5. Fouille avec la bouche	114
3.2.1.6. Immobile / Nage sur place	115
3.2.1.7. Combat de bouches	115
3.2.1.8. Nage en groupe	116
3.2.2. Variations de l'activité en fonction du moment de la journée	117
3.2.2.1. Nage.....	117
3.2.2.2. Mouvement brusque.....	118
3.2.2.3. Poursuite / Attaque.....	118
3.2.2.4. Inspection.....	119
3.2.2.5. Fouille avec la bouche	120
3.2.2.6. Immobile / Nage sur place	121

3.2.2.7. Combat de bouches.....	121
3.2.2.8. Nage en groupe.....	121
4.- Discussion et conclusions	122
ADAPTATION ET VALIDATION DU SYSTÈME DE VISION AUTOMATIQUE ETHOVISION® COLOR-PRO (V.1.96/DOS) POUR LA CARACTÉRISATION DES COMPORTEMENTS CHEZ LES POISSONS.....	125
A.- Limites d'utilisation des systèmes de vision automatique	125
B.- Measuring effects of water temperature and fish density on spontaneous swimming activity in groups of Mediterranean damselfish <i>Chromis chromis</i> Linné, 1758, with the EthoVision® Color-Pro computerised video tracking system	127
ABSTRACT.....	127
1.- INTRODUCTION	128
2.- MATERIALS AND METHODS	130
2.1.- Fish.....	130
2.2.- Experimental apparatus	130
2.3.- The computerised colour video tracking system	131
2.3.1. Hardware	131
2.3.2. Software.....	131
2.4.- Experimental procedure	132
2.4.1. Colour marking of fish	132
2.4.2. Experiments.....	132
2.4.3. Statistics.....	134
3.- RESULTS	134
3.1.- Experiment 1	134
3.2.- Experiment 2	135
3.3.- Experiment 3	136
4.- DISCUSSION-CONCLUSIONS	138
DISCUSSION GÉNÉRALE : CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	139
<i>L'imagerie numérique, une technologie au service des sciences du comportement et de l'environnement</i>	143
1.- Conclusions.....	143
2.- Perspectives.....	144
2.1.- La méthode MNT et les S.I.G.	144
2.2.- Validation et exploitation d'une nouvelle technique éthométrique basée sur l'imagerie numérique pour caractériser les effets toxiques (et toxicomanogènes) de xénobiotiques	145
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	151
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	153

Résumé

Dans de nombreux secteurs axés sur les recherches comportementales, l'imagerie numérique (*I.N.*) apparaît aujourd'hui comme un outil dont la précision descriptive, les capacités à appréhender, à analyser et à quantifier des paramètres comportementaux échappant aux méthodes éthométriques classiques ouvrent des perspectives originales et très prometteuses. En effet, par la puissance de calcul offerte par ces nouvelles techniques, les sciences du comportement et de l'environnement peuvent profiter de systèmes permettant de prendre en compte un grand nombre de variables qui habituellement ne peuvent être mesurées par les méthodes d'observation directe.

Les travaux de recherche présentés dans cette thèse, exploitant de nouvelles techniques éthométriques basées sur l'*I.N.*, ont porté sur plusieurs problématiques ayant comme fil conducteur l'influence des facteurs environnementaux sur les profils comportementaux chez les poissons. Nous avons ainsi, au cours de ces travaux de terrain et de laboratoire, adapté, validé et exploité des techniques complémentaires d'*I.N.*

Outre une large **introduction générale** consacrée aux développements et aux apports des techniques d'*I.N.* dans l'étude du comportement animal, cette thèse est composée de deux parties principales reprenant :

- 1.- Les études de terrain réalisées avec l'aide des **techniques de modélisation numérique de terrain (MNT)** et des **méthodes classiques d'observation directe du comportement des poissons, en plongée sous-marine** ;
- 2.- Les travaux réalisés en laboratoire ayant exploité les **méthodes classiques d'observation directe** et les techniques de la visionique via le **système informatisé de vision automatique ETHOVISION® Color-Pro**.

La **première partie** expose les recherches consacrées à :

Chapitre 1 - la Caractérisation au moyen de la modélisation numérique d'habitats aquatiques naturels de l'occupation de l'espace et du temps pendant la reproduction chez *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775), labridé méditerranéen.

La **deuxième partie** expose les recherches consacrées à :

Chapitre 2 - l'Etude de l'influence de la température de l'eau et de la photopériode (facteurs abiotiques) sur le déclenchement des profils comportementaux reproducteurs chez des crénilabres ocellés (*Symphodus ocellatus*) acclimatés dans un aquarium de grande taille (mésocosme de 5 M³) reproduisant un biotope méditerranéen ;

Chapitre 3 - l'Adaptation et la validation du système de vision automatique *ETHOVISION® Color-Pro* pour la caractérisation des profils comportementaux chez des poissons évoluant librement en aquarium. Etude de l'influence de la température (facteur abiotique) et de la densité de congénères (facteur biotique) sur les comportements naturels de nage chez *Chromis chromis* Linné, 1758, pomacentridé méditerranéen.

Une **discussion générale** axée principalement sur les nouvelles perspectives d'applications des techniques d'imagerie numérique aux domaines des sciences du comportement et de l'environnement clôture cette dissertation de doctorat.

Summary

In many fields dedicated to behavioural research, digital imaging techniques (*D.I.T.*) now allow the conceptualisation of tools and systems from which the descriptive precision, the capabilities to detect, to analyse and to quantify behavioural parameters open original and very promising prospects. By the computing power offered by these new techniques, behavioural scientists have the possibility to quantify a large number of variables, which generally cannot be measured by usual methods of direct observation.

The research works presented in this thesis, using new ethometric techniques based on *D.I.T.*, concerned several questions relating to the study of effects of environmental factors on behavioural patterns in fish. By this way, we adjusted, experienced and operated complementary *D.I.T.* through field and lab researches.

After a extensive **general introduction** devoted to *D.I.T.* developments and to its contributions in the study of animal behaviour, we present our works in two major parts. These two parts concern:

- 1.- Field studies conducted with the use of **Digital Elevation Modelling (DEM) techniques** and using **classical methods of SCUBA diving direct observation of fish behaviour**;
- 2.- Lab works using **classical methods of direct observation** and the techniques of computerised vision systems via the **ETHOVISION® Color-Pro computerised video tracking system**.

The **first part** exposes research devoted to:

Chapter 1 – the Use of DEM of natural aquatic habitats to characterised space and time utilisation modes during reproduction in the Mediterranean wrasse *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775).

The **second part** exposes research devoted to:

Chapter 2 – the Study of effects of water temperatures and photoperiod (abiotic variables) on the display of reproductive behavioural patterns in the ocellated wrasse (*Symphodus ocellatus*) acclimated in large tank (5 M³ mesocosm) replicating a Mediterranean biotope;

Chapter 3 – the Adjustment and the validation of the **ETHOVISION® Color-Pro** computerised video tracking system to the characterisation of behavioural patterns in aquarium swimming freely fishes. Study of effects of water temperature (abiotic variable) and congeners density (biotic variable) on spontaneous swimming behaviour in the Mediterranean damselfish *Chromis chromis* Linné, 1758.

A **general discussion** mainly centred on new potential applications of digital imaging techniques to the fields of behavioural and environmental sciences, concludes this PhD dissertation.

Introduction générale

**Imagerie numérique et
comportement animal : une
brève synthèse**

Introduction générale

1.- INTRODUCTION

1.1.- Le concept de comportement en éthologie

La caractérisation et la mesure de profils comportementaux par des méthodes classiques ou via des technologies modernes comme l'imagerie numérique supposent que l'on définisse d'abord, précisément, le concept de comportement au sein du règne animal. Celui-ci recouvrirait toute activité d'un organisme vivant, pluricellulaire, animal, possédant un système nerveux individuel, qui entraîne des modifications spatio-temporelles observables (Beaugrand, 1988b).

Le concept de comportement, ainsi défini au sens strict, exclut toutes activités non observables directement. Celles-ci seraient les processus non manifestes de nature mentale, instinctive, cognitive, émotionnelle, voire même informationnelle (langage, pensée ou conscience humaine) lorsque l'on se réfère à la « théorie skinnérienne » de l'analyse expérimentale du comportement (Skinner, 1971). Si aujourd'hui la plupart des secteurs des sciences comportementales emploient le terme de comportement pour désigner l'ensemble des processus « psycho-comportementaux »¹, on considérera pour notre propos (en éthologie) que les comportements seront tous les états ou événements directement observables chez un organisme.

Dans cette perspective éthologique ou « bio-psychologique », la gamme des comportements rassemblera plusieurs niveaux d'organisation : (a) les comportements moteurs ou locomoteurs, unités globales composées elles-mêmes de plusieurs sous-unités ou composantes motrices déclenchées en séquences ; (b) les comportements individuels, qui sont des coordinations motrices produites par l'enchaînement de plusieurs composants moteurs spécifiques et plus ou moins stéréotypés (par exemple, les parades sexuelles) ; (c) les échanges individuels avec l'environnement abiotique ou biotique ; (d) les interactions sociales entre deux ou plusieurs individus ; (e) le comportement de groupes entiers, comme par exemple l'organisation au sein d'un banc de poissons pélagiques ; (f) les comportements de populations entières ou d'espèces (par exemple, la migration chez les oiseaux ou les stratégies de reproduction chez les poissons labridés) ; (g) enfin, le comportement de groupes d'espèces, de familles ou de genres comme l'organisation de la reproduction chez les insectes sociaux.

¹ Processus observables directement (avec ou sans l'aide d'instruments traduisant de manière physique les événements) ou non observables directement via l'inférence ; celle-ci s'appuie généralement sur les conduites observables, considérées alors comme des indicateurs des états mentaux.

Les niveaux (a) à (e) se prêteront à des études causales portant sur les mécanismes et l'ontogenèse de ces gammes de comportements. Les deux derniers niveaux (f-g) seront plutôt appréhendés via la méthode hypothético-déductive, puisqu'ils ont davantage trait à la mise à l'épreuve *a posteriori*, par l'observation ou l'expérimentation, d'hypothèses générales concernant la valeur sélective (adaptative) et la phylogenèse des comportements au sein d'une ou plusieurs espèces. Une description objective et une définition précise des comportements ciblés par l'étude devront cependant précéder la production des données.

1.2.- Unités comportementales, états, événements

Un animal en interaction constante avec son environnement constitue un système très complexe d'événements au sens large. Caractériser un comportement passe d'abord par l'étape de reconnaissance de similitudes et de différences entre les différentes activités comportementales de l'organisme. Dans un premier temps, l'observation directe permet l'inclusion et l'exclusion de telle ou telle activité, fournissant ainsi une base de classification. Dans un second temps, l'application systématique de ces critères aux comportements observés assurera d'en faire l'identification et l'assignation à des catégories. Il importe à ce stade d'identifier et de définir les critères pertinents sur lesquels s'appuie la reconnaissance des régularités d'une activité, régularité permettant de distinguer ce que l'on appellera des unités comportementales (Beaugrand, 1988b ; Lehner, 1996).

1.2.1. Unités comportementales

La description des unités comportementales peut se faire sur base de critères descriptifs ou concrets. Elle peut également se baser sur des critères abstraits (interprétatifs) lorsque les bases de la classification ne sont pas elles-mêmes observables (Beaugrand, 1988b).

Les critères descriptifs concernent les propriétés structurales, formelles, topologiques ou cinétiques des comportements. Un acte ou une posture peut être ainsi reconnu et assigné à une catégorie comportementale à partir de contractions musculaires, de positions ou de mouvements dans l'espace de certains membres ou parties du corps. Remarquons que l'utilisation de tels critères peut s'avérer laborieuse si le comportement est complexe et rapide. En outre, la description très fine d'une activité est souvent inutile, puisqu'elle doit conduire à la construction d'unités comportementales plus globales et plus facilement discernables.

Les critères concrets portent sur les effets physiques que peuvent avoir les comportements sur l'environnement biotique ou abiotique. Des comportements auront des effets spatio-temporels directs. Ceux-ci auront une action de nature mécanique, chimique ou autre sur l'environnement : déplacement, déformation, absorption, destruction ou encore construction. Les critères évoqués ici sont plus synthétiques que les précédents. Ils ont de plus l'avantage d'utiliser un seul terme pour désigner plusieurs types d'activités motrices, pouvant elles-mêmes être décrites à partir de leurs conséquences. Le revers de la médaille est la perte d'information et le gommage des détails par rapport aux critères structuraux. De

plus, le risque d'interprétation excessive n'est pas négligeable ; il importe donc d'être vigilant lors de la description des conséquences d'un comportement, de ne pas y intégrer une composante adaptative.

Les critères abstraits sont des interprétations de certains indices concrets à l'aide de postulats, d'hypothèses ou même de théories. Ces critères débouchent généralement, en éthologie, sur des classifications causales ou fonctionnelles.

La classification selon les causes consiste à regrouper sous la même étiquette les comportements ayant les mêmes causes, donc résultant de facteurs identiques. Ceux-ci sont de nature physiologique, neurologique, hormonale, environnementale, etc. Ainsi, les comportements dont la fréquence et l'intensité varient en fonction des niveaux hormonaux de type sexuel seront regroupés par exemple dans la catégorie des comportements sexuels, tandis que ceux déclenchés par la présence de proies seront regroupés dans la catégorie des comportements alimentaires, de capture, de chasse en fonction de l'espèce étudiée.

La classification selon la fonction consiste à classer les comportements suivant le rôle qu'ils tiennent dans l'économie (coûts/bénéfices) et le succès de l'individu. Par exemple, les comportements conduisant à l'établissement de relations de dominance et de soumission hiérarchiques seront classés dans les comportements agonistiques.

En outre, Beaugrand (1988b) signale qu'en pratique, au sein d'une même espèce animale, les classifications causales et fonctionnelles se chevauchent considérablement. C'est ainsi que certaines catégories causales, comme celles des comportements sexuels, désignent en plus des catégories fonctionnelles.

Par ailleurs, le choix des unités comportementales conduira à ce que les comportements appartenant à une même unité (catégorie) partagent certaines propriétés qui les distinguent très nettement de ceux appartenant à d'autres unités. Les unités sont alors discrètes et mutuellement exclusives, n'apparaissant pas simultanément lors de l'encodage des données.

Définir un comportement comme étant exclusif est cependant, plus une option méthodologique qu'un vrai reflet de la réalité comportementale de l'animal. En effet, même si certains types de comportement ne peuvent survenir en même temps, tous les animaux sont probablement capables de déployer simultanément tels ou tels comportements (Lehner, 1996).

Enfin, certains comportements ont tendance à se produire de manière continue, concentrée ou répétée. Doit-on alors coder une seule apparition de l'unité comportementale ou autant d'apparitions différentes ? Ici intervient l'importante distinction entre les activités ayant une certaine durée (*états*) et celles qui se produisent ponctuellement, instantanément (*événements*) dans le temps.

1.2.2. États, événements comportementaux

Il est souvent difficile de déterminer le début et surtout la fin d'une activité comportementale. Néanmoins, après quelques courtes sessions d'observation directe d'un animal, il est généralement possible de diviser les différentes unités comportementales en deux groupes fondés sur les durées relatives des comportements (Altmann, 1974).

- On parlera d'états (comportementaux) pour les activités ayant une durée significative (généralement plus de deux secondes), c'est-à-dire des comportements dans lesquels un individu est engagé ;
- Le terme d'événement (comportemental) désignera les activités dont les durées sont si brèves qu'il est juste possible de compter leur occurrence ou leur fréquence d'apparition.

Ainsi, pour répondre aux questions concernant la proportion de temps passé à une activité, on s'intéressera aux comportements en tant qu'états. Par essence, certains comportements seront naturellement traités comme états. Nager, voler, galoper sont des états dans lesquels un animal est engagé pour une période plus ou moins longue, alors que mordre, chasser un intrus ou se cabrer sont des événements instantanés, ayant une durée ponctuelle.

Cependant, les durées des unités comportementales n'intéressent pas toujours l'éthologiste. Des états peuvent alors être considérés et traités comme des événements ponctuels. Par exemple, les comportements de nage pourront être quantifiés par l'enregistrement des occurrences ou des fréquences des événements « nage » (nombre de moments où le poisson nage). Remarquons néanmoins que si les états comportementaux peuvent toujours être transformés en événements sans durée au moment de l'analyse, l'inverse n'est pas possible. L'encodage, en tant qu'événement, d'un comportement conduira à la perte irrémédiable de l'information concernant sa durée. Des analyses distinctes doivent donc être réalisées selon qu'il s'agit d'états ou d'événements (Beaugrand, 1988b). Gardons évidemment à l'esprit que la vie animale est un cycle continu (une succession) à travers états et événements (Lehner, 1996).

Ainsi observées, décrites et définies, les unités comportementales pourront compléter le catalogue de tel ou tel type de comportements : alimentaires, reproducteurs, etc. Un catalogue ne représente qu'une portion de l'ensemble des comportements que l'animal est capable de déployer, ensemble qui constitue son répertoire comportemental. Un catalogue comportemental deviendra l'éthogramme de l'espèce lorsque l'ensemble ou la quasi totalité du répertoire comportemental de l'animal aura été décrit (Lehner, 1996). Ce type d'approche qualitative, basée principalement sur la description des phénomènes, est le support qui doit permettre une approche quantitative s'appuyant sur la mesure des phénomènes comportementaux.

1.3.- Mesure des phénomènes comportementaux (éthométrie)

L'éthométrie, comme le terme l'indique, consiste principalement en une approche quantitative du comportement. Cette quantification se réfère à la notion générale de mesure des phénomènes, action qui consiste à faire correspondre certaines propriétés des objets étudiés avec certaines propriétés des nombres (Bélangier, 1998). Cette correspondance s'ancre sur le concept clé d'isomorphisme entre phénomènes et système logiques, notion relative à l'existence de relations (concordances) plus ou moins étroites entre le « monde des observables » et le « monde mathématique² ». La structure de la nature présente donc des propriétés suffisamment parallèles avec la structure des systèmes mathématiques pour autoriser l'attribution de valeurs numériques à des objets ou à des phénomènes, constatation non démentie dans les sciences empiriques actuelles.

Ainsi en éthométrie, une mesure est une propriété (catégorie ou quantité) de la variable dépendante (ici, l'unité comportementale) assignée à une observation. Plusieurs propriétés ou mesures peuvent être assignées à une même unité comportementale (Lehner, 1996). Comme nous le verrons par la suite, le comportement de nage d'un poisson, par exemple, pourra être quantifié par différents paramètres : fréquences des événements « nage », durées ou latences des états « nage » (en secondes par exemple), distances parcourues (en mètres, en kilomètres) ou encore vitesses de nage (cm/sec., m/min., etc.). Ces types de mesure varient donc en fonction des variables étudiées, mais aussi en fonction des méthodes, techniques et instruments utilisés pour réaliser les mesures.

Les différents types de mesure, (quelle que soit la discipline scientifique dans laquelle elles s'inscrivent), peuvent être classés dans quatre niveaux ou échelles de mesure. Bien que l'importance attribuée à ces échelles varie considérablement d'un auteur à l'autre (Howell, 1998), il nous semble utile de rappeler brièvement en quoi elles consistent en éthométrie. En effet, le type de procédures statistiques appropriées à telle ou telle mesure dépendra du niveau de mesure de la variable étudiée. Les quatre échelles s'étalent sur un même continuum : du premier niveau à basse résolution de précision au quatrième niveau à très haute résolution de précision de mesure (Lehner, 1996).

1.3.1. Echelles nominales (basse résolution de mesure)

Les nombres sont utilisés ici arbitrairement, uniquement pour désigner des catégories. Les mesures (observations comportementales) sont classées dans différentes catégories qualitatives prédéterminées par l'observateur : nage, fouille buccale, poursuite, combat de bouches, chez les poissons par exemple. On peut ainsi interchanger à volonté les nombres désignant les catégories sans rien changer au classement. On pourrait d'ailleurs tout aussi bien utiliser les lettres de l'alphabet. Les échelles nominales ne sont donc pas de vraies échelles de mesure :

² Sur le vieux débat concernant l'existence ou non des objets mathématiques, existence indépendante de l'activité cérébrale de ceux qui les découvrent ou alors, produits de construction des mathématiciens, on consultera l'ouvrage stimulant (écrit sous forme de dialogues) du neurobiologiste « matérialiste » J.-P. Changeux et du mathématicien « platonicien » A. Connes (1989).

elles ne classent pas les comportements selon une dimension mais leur collent plutôt une étiquette.

Du point de vue statistique, on pourra compter le nombre de cas se situant dans chaque catégorie (occurrences, fréquences, effectifs) ou encore établir des tableaux à double entrée ou à entrées multiples. On comparera alors les effectifs de chacune des cases du tableau ainsi formé.

1.3.2. Echelles ordinales (moyenne résolution de mesure)

Les nombres possèdent ici la propriété d'ordre total ; ils représentent des rangs. Ils classent les catégories comportementales le long d'un continuum en respectant des propriétés qualitatives ou quantitatives. On pourra par exemple attribuer, via un jugement visuel, quatre scores de 0 à 3 pour différents niveaux d'activités de nage : immobile (0), nage lente (1), nage normale (2), nage rapide (3). Plus le nombre d'échelons utilisés pour décrire le comportement observé sera élevé, plus la résolution de la mesure sera haute et permettra des analyses statistiques plus puissantes. Bien entendu, ce type d'échelle peut être aussi utilisé pour ordonner les valeurs d'une variable indépendante comme par exemple le niveau de coloration (intensité, saturation, etc.) de la livrée chez un poisson, variable pouvant jouer un rôle déterminant dans les comportements de communication optique. Un autre exemple de relation d'ordre total est la classification des mesures réalisée ici même. Suivant les propriétés des différentes échelles, nous aurons des échelles ayant des résolutions de mesure différentes.

Les statistiques qui s'appliquent aux échelles nominales sont valables évidemment pour les échelles ordinales. On peut cependant aller plus loin et calculer d'autres types de statistiques : valeurs médianes, quantiles, coefficients de corrélation basés sur les rangs, etc. Toutefois, ne servant qu'à ordonner, les nombres utilisés sur une telle échelle ordinale ne possèdent pas toutes les propriétés d'une vraie mesure. Les échelles ordinales sont donc les plus simples parmi les trois vraies échelles de mesure.

1.3.3. Echelles d'intervalles (haute résolution de mesure)

Lorsqu'il est possible d'apprécier directement le caractère égal des intervalles entre les différents niveaux (échelons) d'une échelle ordinale, on peut utiliser l'échelon comme unité de distance (mesure) pour attribuer une valeur aux objets, proportionnelle aux différents niveaux de l'échelle. Ainsi, la distance entre deux nombres reflète la distance séparant les valeurs de la variable étudiée. Les échelles de température Celsius ou Fahrenheit, régulièrement utilisées en ichthyoéthologie, constituent les meilleurs exemples d'échelles d'intervalles. Une différence de 10°C a la même signification sur toute l'échelle. La différence de température entre 5°C et 15°C est la même que la différence entre 25°C et 35°C. Cependant, ici, la valeur zéro est définie arbitrairement. La quantité définie par le point zéro n'est donc pas la limite la plus basse où la propriété disparaîtrait. Zéro degré Celsius, par exemple, n'est pas la valeur qui est définie par l'absence de

mouvement moléculaire ; elle a été en effet définie comme la valeur à laquelle l'eau distillée se solidifie (glace).

Les échelles d'intervalles sont peu fréquentes dans les recherches éthologiques classiques, sauf lorsque l'on mesure des caractéristiques spatiales ou temporelles comme la taille des individus ou l'heure à laquelle un comportement se produit. Sur ces échelles d'intervalles, les distances possèdent la propriété d'additivité. Bon nombre de procédures statistiques peuvent ainsi être appliquées, de la moyenne à l'écart-type jusqu'aux tests paramétriques complexes telles que les analyses de variances multivariées (MANOVA).

1.3.4. Echelles de rapports (très haute résolution de mesure)

L'échelle précédente ne permettait pas de parler utilement de rapports. Une température de 25°C n'est pas cinq fois plus élevée qu'une température de 5°C³. Par contre, on pourra parler d'échelle de rapport pour les températures absolues exprimées en Kelvins, échelle de mesure comprenant un point zéro absolu (point où les mouvements moléculaires sont quasi absents). En éthologie, les échelles de rapports sont représentées par des variables comportementales continues possédant un vrai point zéro, c'est-à-dire correspondant à l'absence de chose mesurée. Les distances parcourues (m, km, etc.), les vitesses de déplacement (m/min., km/h., etc.) ou encore les unités de temps décrivant une activité (nombre de minutes passées dans une zone d'une arène expérimentale) en sont de bons exemples.

Ici, toutes les procédures statistiques précédemment citées sont applicables puisque, on l'aura constaté, chaque niveau inclut les propriétés du niveau précédent et ajoute ses caractéristiques propres. En outre, toutes les opérations mathématiques fondamentales sont possibles.

On peut dire que le rôle des échelles de mesure réside essentiellement par le fait que les tests statistiques qui utilisent les nombres issus des mesures ne tiennent pas compte des objets ou des événements auxquels ces nombres renvoient. On peut ainsi effectuer n'importe quelle opération mathématique standard (addition, multiplication, etc.) quelle que soit la nature de l'échelle sous-jacente. Pourtant, par leurs fondements logiques et mathématiques, les tests statistiques paramétriques ne devraient être utilisés qu'avec des données d'intervalles ou de rapports. Les tests statistiques non paramétriques peuvent par contre convenir pour tous les types de mesures (Harris, 1995 ; Lehner, 1996). Quoiqu'il en soit, l'interprétation des résultats des tests statistiques réalisés requiert toujours un certain bon sens (Howell, 1998).

En conclusion, retenons que l'essentiel, lorsque l'on élabore des techniques de mesures comportementales (éthométrie), est d'impérativement distinguer les nombres qu'on rassemble, des objets, événements ou états auxquels ils se réfèrent.

³ Remarquons d'ailleurs le caractère arbitraire des rapports dans les échelles d'intervalles, illustré par la conversion de l'échelle Celsius à l'échelle Fahrenheit. Ainsi, le rapport entre 5°C et 25°C n'est pas égal au rapport entre 41°F et 77°F, même si ces mesures renvoient à des températures analogues.

L'approche adoptée, descriptive ou expérimentale, sera en outre un facteur essentiel, déterminant les types de mesure envisagés ou réalisables pour aborder une problématique comportementale.

1.4.- Observation directe, manipulation expérimentale, étude *in situ* ou en laboratoire : un continuum

Les recherches sur le comportement animal sont traditionnellement regroupées en deux catégories : les études descriptives menées sur le terrain (milieu naturel) et les études expérimentales réalisées en laboratoire (milieu artificiel) (Martin & Bateson, 1993 ; Lehner, 1996). Les observations directes permettant la description du répertoire comportemental spontané (normal) sont ainsi souvent réalisées au sein de l'environnement habituel de l'animal, démarche assurant des résultats ayant une validité externe (écologique) élevée : les individus sont dans de bonnes conditions (naturelles) et ils ne sont pas manipulés (comportements spontanés). Par contre, tester une variable (indépendante) qui semble avoir une influence sur les profils comportementaux observés (température, photopériode, densité de congénères) implique sa manipulation systématique. Aussi, le contrôle des conditions environnementales permettant de comparer différents échantillons de mesures ne peut généralement être possible que sur un habitat restreint et donc plus artificiel (laboratoire). Ces recherches en milieu confiné auront une validité externe moins évidente (valeur des résultats en dehors des conditions particulières de la réalisation de la recherche plus faible). La possibilité de cibler la meilleure méthode et les meilleures techniques pour pénétrer le problème, et donc de tester le plus justement l'hypothèse posée (validité interne), constituera cependant un avantage indéniable.

Milieu naturel et laboratoire visent donc des objectifs différents. Utilement, on gagne cependant à les concevoir comme complémentaires que comme rivaux. Plus, pour Lehner (1996), classer les recherches éthologiques en étude descriptive et en étude expérimentale serait préférable (plus claire, plus utile) que cette dichotomie « étude de terrain (*in situ*) », « étude de laboratoire » proposée. Dans le même ordre d'idées, Beaugrand (1988a), en citant Claude Bernard (1885), parle de la méthode d'observation invoquée, rencontrée dans les disciplines descriptives (astronomie classique, « éthologie descriptive ») et de la méthode d'observation provoquée utilisée dans des disciplines ayant surtout recours à l'expérimentation (physique, « éthologie expérimentale »).

Ainsi, au-delà de l'acquisition de connaissances générales sur le comportement d'un animal évoluant dans son milieu au moyen de sessions d'observations de terrain, l'approche descriptive sera utilisée dans un but exploratoire, afin de susciter des hypothèses pouvant quelques fois être vérifiées par une approche expérimentale sur le terrain. Lors de notre première étude *in situ* sur les labridés méditerranéens, par exemple, recherche portant sur la « dynamique de défense du nid par le mâle territorial face aux agressions interspécifiques chez *Symphodus ocellatus* » (Ylieff, 1995), nous avons manipulé certaines variables biotiques, expériences permettant de répondre aux questions posées au départ.

Dans ce travail, une "phase exploratoire" nous a permis de constater et de décrire une série de faits se rapportant aux interactions agonistiques interspécifiques entre le mâle territorial nidificateur et d'autres espèces (vertébrés et invertébrés aquatiques). Pour tenter de mieux comprendre l'aspect dynamique de cette défense du nid, nous sommes passés à une "phase expérimentale". Nous cherchions à appréhender deux types d'interactions agonistiques. Nous avons ainsi utilisé avec succès, en plongée, deux techniques expérimentales différentes. L'une (*méthode des rencontres provoquées*) pour étudier les comportements agonistiques entre le mâle territorial nidificateur et cinq autres espèces de labridés (Ylieff *et al.*, 1997a); l'autre (*méthode des leurres colorés*) pour caractériser les comportements agressifs du mâle territorial nidificateur envers des mollusques gastéropodes (Ylieff *et al.*, 1998a).

Par ailleurs, décrire les phénomènes est le fondement de toutes les sciences empiriques. Que l'on fasse de la recherche de terrain ou de la recherche de laboratoire suppose toujours, avant toute manipulation expérimentale, une description objective et précise des variables en jeu.

En conclusion, si les études descriptives de terrain et les expérimentations de laboratoire représentent des extrêmes (entre lesquels on trouvera les études réalisées en mésocosme) le long d'une des trois dimensions conceptuelles de la recherche en éthologie (Lehner, 1996), en pratique, les deux approches se complètent. D'ailleurs, la plupart des programmes de recherches à long terme passent d'une méthode à l'autre pour tenter d'appréhender au mieux le comportement animal dans toute sa complexité.

Par ailleurs, la dimension temporelle et fluctuante du comportement rend la tâche plus difficile encore. En effet, à la différence, par exemple, des caractéristiques morphologiques relativement stables dans le temps, les différentes unités comportementales, caractérisées par leurs formes transitoires, nécessitent, pour être objectivement collectées, la mise en place de méthodes d'observations et d'expérimentations spécifiques, plus ou moins élaborées.

2.- PRINCIPALES MÉTHODES CLASSIQUES ÉTHOMÉTRIQUES

Que l'on envisage les comportements animaux (ou même humains) dans une perspective de recherche de leurs causalités ou que l'on s'interroge sur leurs conséquences et le rôle qu'ils tiennent dans l'économie et le succès des groupes et des populations, l'étude qualitative ou quantitative du comportement suppose le développement de méthodes particulières pour la collecte des données (échantillonnage). Ces techniques ou ces instruments sont souvent adaptés aux mesures souhaitées (voir les différentes échelles de mesure, *cf.* § 1.3).

Ainsi, après une introduction au concept de comportement en éthologie et ses implications en éthométrie (aspects qui reviendront tout au long de ce travail), nous présentons brièvement ici les techniques et les instruments classiques de mesure utilisés sur le terrain ou en laboratoire dans les sciences du comportement.

Par ailleurs, les chapitres suivants de cette introduction générale seront consacrés aux nouvelles méthodes de mesure du comportement basées sur les techniques d'imagerie numérique.

2.1.- Techniques d'échantillonnage pour l'observation directe du comportement, *in situ* ou en milieu confiné

L'observation directe des comportements spontanés des animaux, *in situ* ou en milieu confiné, s'appuie généralement sur des procédés d'échantillonnage (comportements, animaux, périodes) car il est souvent impossible d'enregistrer toutes les activités de tous les individus en continu. Ces procédés seront adaptés à la problématique explorée, au plan de recherche, au nombre et aux types de comportements (états et/ou événements) sélectionnés, à l'échelle de mesure choisie, à l'équipement d'encodage des unités comportementales, et à bien d'autres considérations pratiques particulières à chaque situation d'étude (Lehner, 1996). Ainsi, en utilisant une technique d'échantillonnage adéquate, on augmentera la validité interne par un meilleur contrôle de certains facteurs, comme par exemple la détermination d'un rythme d'échantillonnage réaliste ou la détermination d'un nombre de sujets ou d'unités comportementales adapté (Altmann, 1974).

Nous présenterons brièvement ici les caractéristiques des principales techniques d'échantillonnage décrites dans la littérature. Ainsi, la classification utilisée correspond à celle rencontrée chez Altmann (1974), Beaugrand (1988b) et Lehner (1996). Ces techniques d'échantillonnage sont au nombre de sept.

2.1.1. Echantillonnage *ad libitum* ou non structuré

Cette technique (*Ad libitum sampling, unplanned focalization*) n'est pas à proprement parler une méthode d'échantillonnage. En effet, elle n'impose aucune contrainte concernant les sujets, l'ordre et les moments des observations. On dénombre et on note ici les comportements les plus prégnants, les plus faciles, les plus intéressants à observer, ou encore les comportements rares, exceptionnels. On obtient ainsi des notes de terrain prises sur le vif, informations utiles et préalables à tout travail descriptif (établissement d'un éthogramme, par exemple) ou toute observation systématique.

Cette technique exploratoire (de reconnaissance) permet donc, d'une part, de se familiariser avec l'espèce et les conditions d'observation et d'autre part, d'identifier les unités comportementales concrètes, desquelles découlent les principales questions et hypothèses, plus objectivement et systématiquement étudiées par la suite. Signalons, cependant, que cette technique, plus naturaliste que strictement scientifique, n'autorise évidemment aucune analyse quantitative rigoureuse qui serait basée sur des tests statistiques.

2.1.2. Echantillonnage complet et continu

Cette technique (*all occurrences and continuous recording sampling*) permet l'enregistrement détaillé et continu de tous les comportements choisis pour l'étude. On encode ainsi l'identité de l'acteur, la nature du comportement, son moment d'apparition et sa durée, si c'est un état. On obtient alors les occurrences, les durées et les séquences des unités comportementales mesurées. Cette technique d'enregistrement est la plus riche en informations, particulièrement si la durée échantillonnée est suffisamment longue et si les moments d'apparition sont tous notés. Elle permet d'étudier des transitions dans des séquences individuelles, de connaître les ventilations et l'importance relative, pour chaque individu, de certains comportements (fréquences, durées). En outre, l'échantillonnage complet et continu autorise l'étude des transitions, des interactions et des synchronismes entre les individus. De plus, tous les autres échantillonnages peuvent être dérivés de cette méthode d'enregistrement.

Malheureusement, l'observation manuelle, complète et continue n'est possible, en pratique, que pour de courtes périodes (30 minutes d'observation directe continue semble être un maximum, tenant compte des erreurs d'encodage inhérentes à la fatigue cumulée de l'observateur humain). En outre, elle n'est applicable que lorsque le nombre d'animaux est réduit et les unités comportementales bien définies et peu nombreuses. Des possibilités tactiques et techniques existent cependant pour dépasser ces contraintes : plusieurs observateurs ayant un niveau d'entraînement à l'observation (expertise) identique, décodages différés (enregistrements audio, vidéo), systèmes de mesure et d'observation automatique (*cf.* § 2.2, 2.3 et **sections 3, 4, 5** de cette Introduction).

2.1.3. Echantillonnage par focalisation

Cette technique (*focal-animal sampling*) fournit un enregistrement continu pendant une période limitée au cours de laquelle l'observateur est centré sur un individu ou un groupe d'animaux. Il s'agit ici d'observer, pendant une durée prédéterminée, tous les comportements pertinents émis ou reçus par l'individu choisi. On encode ainsi la nature des comportements, leurs moments d'apparition ou uniquement leurs ordres d'apparition ou de transition ainsi qu'éventuellement leurs durées. Tous les individus du groupe ou certains d'entre eux, sont successivement observés de la même façon et pendant la même durée. Cette technique permet d'étudier des transitions dans des séquences individuelles, de connaître les ventilations et l'importance relative, pour chaque individu, de certains comportements (fréquences, durées).

L'échantillonnage par focalisation est très utile dans les travaux de terrain, surtout si l'identité des individus n'est pas critique et s'il est difficile de les observer tous simultanément, ne serait-ce que parce qu'ils ne sont pas tous visibles. En effet, l'échantillonnage au hasard des individus, à observer successivement, permet une distribution régulière (normale) des caractéristiques différentielles : sexe, statut social, expériences liées à l'histoire individuelle, etc. Il en découle que cette technique d'échantillonnage est moins contraignante, mais

aussi efficace que l'observation complète et continue, moyennant des choix pertinents concernant les unités comportementales et surtout concernant la durée des périodes d'observation (périodes de centration suffisamment longues), variant suivant l'espèce et la problématique abordée. La technique d'échantillonnage par focalisation est, selon Altmann (1974), la méthode la plus efficace et la plus rentable.

2.1.4. *Echantillonnage par balayage instantané*

Cette technique (*instantaneous and scan sampling, point sampling*) se base sur des périodes d'échantillonnage momentanées, en principe sans durée. Pendant ces périodes, l'observateur note ce que fait l'animal à un instant donné : événement comportemental effectué choisi parmi ceux prédéfinis ou état identifiable dans lequel se trouve l'individu (nager, fouiller, manger, etc.). Si plusieurs individus sont observés, ils sont successivement l'objet d'un balayage visuel : on note donc dans quel état chacun d'entre eux se trouve ou dans quelle activité il est momentanément engagé. Remarquons que cette technique est préférable pour l'encodage d'états que pour l'encodage d'événements. Ces derniers étant des activités dont les durées sont si brèves (instantanées) qu'il est assez peu probable de les observer pendant l'échantillon (période) lui aussi instantané (Lehner, 1996). En outre, il peut être préférable, dans certaines circonstances, d'observer des espaces plutôt que des individus, et de noter quels sont les individus qui y transitent lors du balayage visuel.

Paradoxalement, l'insuffisance de l'instantanéité de l'échantillonnage constitue le principal problème et désavantage de cette méthode. En effet, plus l'observateur s'attarde sur un même individu, plus les autres sont susceptibles de changer d'état, de position ou de lieu. Les résultats tendront à ressembler à ceux d'une série d'échantillons, de durées non constantes, centrés successivement sur les différents sujets (Beaugrand, 1988b). La technique d'échantillonnage par balayage instantané est cependant très efficace pour déterminer l'importance relative que chaque individu ou groupe d'individus accorde à certaines activités, information permettant d'établir un budget d'activités (*time budgets*).

2.1.5. *Echantillonnage par présence ou absence*

Cette technique (*one-zero sampling, time sampling*) consiste simplement à noter si une unité comportementale est présente (1) ou absente (0) chez un ou plusieurs individus pendant de très courtes, mais nombreuses périodes (15 à 30 secondes). Durant ces périodes, l'observateur note si l'individu effectue au moins une fois le ou les événements comportementaux choisis, ou plus généralement, si l'animal se trouve au moins une fois dans un état identifiable.

Bien que cette technique soit surtout utilisée pour mesurer des états comportementaux, aucune mesure de durée, ni même de fréquence n'est ici encodée. Son seul avantage conceptuel réside dans la possibilité de déterminer l'importance relative (occurrences) des états dans le répertoire comportemental. Les autres avantages pratiques (facilité d'encodage nécessitant peu de

concentration et autorisant de longues sessions d'observation ; encodage clair, sans ambiguïté assurant une fidélité intra-observateur haute ; technique à la portée de l'observateur novice) sont insuffisants pour recommander cette technique. Les informations collectées par cette dernière pourront en effet être dégagées *a posteriori*, à partir d'enregistrements complets et continus, ou même à partir de données obtenues par la technique d'échantillonnage par balayage instantané (Beaugrand, 1988b).

2.1.6. Echantillonnage en séquence

Cette technique (*sampling sequence*) est particulièrement adéquate pour étudier les transitions dans les séquences de comportement (chaînes régulières de comportements). L'échantillonnage est réalisé sur un nombre restreint d'individus et commence généralement au début de la chaîne comportementale étudiée. Il se termine avec la fin de la séquence. Technique utilisée pour des descriptions comportementales très fines, elle ne nécessite pas, cependant, l'encodage du moment d'apparition des événements de la chaîne. L'enregistrement de leur ordre d'apparition est en effet suffisant pour l'objectif recherché.

L'utilisation de l'échantillonnage en séquence est donc réservée à des applications limitées comme la description précise des parades de reproduction ou des comportements agonistiques ritualisés. Par ses exigences (détail et précision), cette technique est rarement utilisée sur le vif et l'éthologiste aura souvent ici recours à l'enregistrement sonore, vidéo, cinématographique ou encore utilisera des caméras à haute vitesse (jusqu'à 2000 images par seconde).

2.1.7. Echantillonnage « par complément de matrice »

Cette technique (*sociometric matrix completion*) est très spécifique et ne s'applique que lorsque l'enregistrement porte davantage sur les relations entre les individus que sur les unités comportementales individuelles. Nous ne rentrerons pas ici dans les détails de cette méthode que nous n'avons pas utilisée dans la présente étude. Retenons qu'elle constitue plutôt une manière de déterminer et de placer dans un tableau (matrice) des relations d'asymétrie qu'une vraie méthode d'échantillonnage. Elle permet de déterminer l'existence d'asymétries comportementales dans les couples chez les animaux et d'établir ainsi des matrices de dominances, de proximités, de préférences.

Cinq des techniques présentées ici ont été employées pour réaliser plusieurs des recherches (de terrain ou de laboratoire) exposées dans ce travail. Il s'agit des techniques d'échantillonnage *ad libitum*, complet et continu, par focalisation, par balayage instantané et en séquence. Par la suite, nous nous contenterons de citer, pour chaque étude exposée, la ou les techniques d'échantillonnage utilisées.

Enfin, si aujourd'hui l'échantillonnage (collecte) des observations comportementales se fait encore au moyen d'un crayon et de papier (ou d'ardoises sous-marines), les ordinateurs équipent, depuis quelques années déjà, les laboratoires et les centres de recherches sur le comportement (Noldus *et al.*,

1989). Ceux-ci, munis d'une horloge interne précise, présentent le grand avantage d'enregistrer automatiquement les éléments temporels d'une unité comportementale (moment d'apparition, durée, latence, intervalle).

Ces ordinateurs peuvent être des instruments de terrain de petite taille résistant aux chocs et à l'humidité, dédiés uniquement à l'encodage et à l'enregistrement comportemental (ordinateur « de poche » du type *Psion* par exemple). Plus puissants et plus complets sont les systèmes constitués d'un ordinateur personnel (PC) et d'un logiciel spécialisé tel que « *The Observer*[®] » (Noldus information technology) (Noldus, 1991 ; Noldus *et al.*, 2000). Un tel système intégré permet en effet l'encodage, l'enregistrement, l'analyse, la présentation et la gestion des données comportementales. Ce système exige cependant une quantification manuelle (observation directe ou différée), méthode qui demande au chercheur de consacrer énormément de son temps à l'étape de la collecte des données. Comme nous allons le voir, l'alternative à ces méthodes manuelles consiste à recourir aux méthodes automatiques de mesures comportementales.

2.2.- Techniques de mesure basées sur le conditionnement pavlovien (classique) ou le conditionnement opérant (instrumental)

Au 20^{ème} siècle, le développement de la psychologie expérimentale a débouché sur la mise en évidence du mécanisme fondamental général de l'apprentissage conditionné⁴ au sein du règne animal. Cette découverte a fourni à l'éthologie et à la psychologie animale comparée une méthode pour résoudre des questions impossibles à appréhender autrement.

Ainsi, si dans les sciences du comportement, le *behaviorisme* radical ne constitue plus le paradigme dominant aujourd'hui, ses techniques de conditionnement (pavlovien et opérant) sont encore utilisées en biologie du comportement pour explorer des problèmes d'analyse de comportements spécifiques. Nombre de variantes de ces techniques, principalement le conditionnement opérant à renforcement positif (méthode de mesure puissante et très précise), sont exploitées pour évaluer l'impact de certaines variables (manipulées) sur le comportement.

Par ailleurs, si dans les premières expériences rigoureuses de conditionnement opérant, Skinner (1938) insistait sur le caractère arbitraire de la réponse (appui sur un levier chez le rat) ou des stimuli discriminatifs (voyant lumineux), les recherches ont, depuis, montré qu'il est néanmoins possible pour l'expérimentateur de placer sous contrôle opérant telle réponse ou telle chaîne de réactions faisant partie du répertoire comportemental naturel de l'espèce (Richelle,

⁴ Pour rappel, le *conditionnement pavlovien* (ou *classique*) et le *conditionnement opérant* (ou *instrumental*) représentent deux types d'apprentissage associatif. Dans le conditionnement pavlovien, un animal apprend qu'un événement (stimulus inconditionnel) en suit un autre (stimulus conditionnel), alors que dans le conditionnement opérant, il apprend qu'une réponse entraîne une conséquence particulière. Les conséquences peuvent s'avérer, pour l'animal, agréables (renforcement positif, par exemple recevoir de la nourriture) ou désagréables (renforcement négatif, recevoir un choc électrique ou tout autre stimulus aversif). Ce sont ces conséquences qui déterminent les réponses et modulent leur intensité.

1993). La manière dont les contingences environnementales influencent l'apparition, le maintien et l'extinction de la réponse conditionnée peuvent alors être appréhendées.

Ainsi, qu'il veuille mesurer et comparer les limites de l'adaptation aux courtes durées chez l'animal (Lejeune & Richelle, 1982 ; Lejeune, 1989), établir la courbe psychophysique audiométrique de l'éléphant (Heffner & Heffner, 1982), tester les capacités de « rotations mentales » chez le pigeon (Hollard & Delius, 1982) ou encore, mettre en évidence une tolérance à un psychotrope chez l'animal (Tirelli & Jodogne, 1988 ; Richelle, 1991), le chercheur dispose d'un outil irremplaçable.

Au-delà, les techniques de conditionnement sont également couramment utilisées en ichtyoéthologie. Yan et Popper (1991) ont, par exemple, mesuré la sensibilité acoustique du poisson rouge (*Carassius auratus*) par le paradigme de conditionnement opérant à renforcement positif. Ils ont développé un dispositif original pour déterminer l'audiogramme des poissons (**fig.I.1**) à différentes fréquences (200, 500, 1000, 1500, 2000 Hz). Leurs résultats donnent des seuils de détection aux différentes fréquences, comparables à ceux obtenus chez la même espèce par des techniques de conditionnement avec stimuli aversifs, plus stressantes pour l'animal. Ainsi, se basant sur les réponses cardiaques (intensité des battements du cœur) et de ventilation des branchies, conditionnées à un son associé à un choc électrique, Fay (1969) a appliqué la procédure pavlovienne avec succès. La technique du choc électrique a fait également ses preuves dans une procédure opérante à renforcement négatif (Jacobs & Tavolga, 1967).

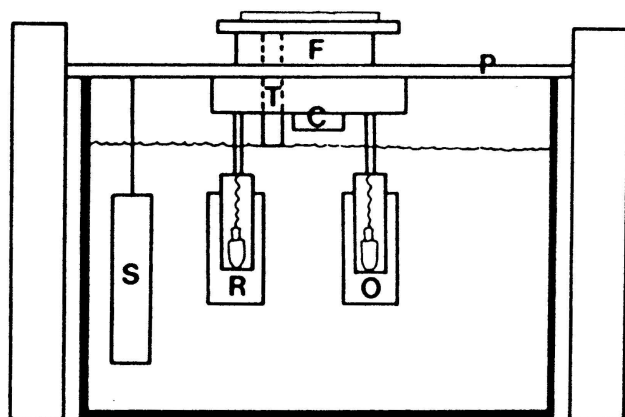


Fig.I.1. Schéma de l'aquarium expérimental (vue grand angle de face) montrant le dispositif permettant de mesurer les seuils auditifs chez *Carassius auratus*. **F** = nourrisseur automatique ; **P** = plate-forme en Plexiglas ; **T** = tube délivrant la nourriture (pellettes) ; **C** = plafonnier ; **O** = palette (levier) « d'observation » ; **R** = palette de « signalement » ; **S** = haut-parleur sous-marin (d'après Yan & Popper, 1991).

Diagram of the experimental tank (fish-eye view) showing the apparatus for measuring hearing thresholds in Carassius auratus. F = automatic feeder; P = Plexiglas platform; T = pellet delivery tube; C = ceiling light; O = observation paddle; R = report paddle; S = underwater speaker (from Yan & Popper, 1991).

Plusieurs études d'éthologie marine ont même démontré l'intérêt de l'utilisation du conditionnement pavlovien en milieu naturel. Zhuykov (1990) a étudié, en Mer Noire, le développement des réponses alimentaires conditionnées chez onze poissons dont *Symphodus ocellatus* (espèce principale du présent

travail). La procédure consistait à présenter un stimulus sonore conditionnel d'une minute. Un stimulus conditionnel identique était ensuite présenté pendant 15 minutes en même temps que le stimulus inconditionnel (chaire de moules). Les résultats établissent que les réflexes conditionnés ont été appris et mémorisés tout au long de l'expérience (26 jours) par les différentes espèces. Ces recherches ont depuis été appliquées, avec réussite, comme technique pour rassembler, dans des zones idéales pour leur capture, des poissons évoluant habituellement dans les zones peu accessibles d'un récif artificiel (Zhuykov & Panyushkin, 1991).

Enfin, appliquées en aquaculture via la méthode moderne « d'auto-nourrissage » (en libre-service), les techniques operantes améliorent les conditions d'élevage (meilleures performances de croissance, de survie, etc.) et le « bien-être des poissons » à haute valeur commerciale comme le tilapia, la daurade ou le bar (Anthouard *et al.*, 1994). Le passage à une modalité de présentation de la nourriture en libre-service implique que les poissons explorent initialement la partie immergée du dispositif de réponse (levier) pour apprendre progressivement la liaison spécifique réponse-renforcement. La rapidité de cet apprentissage, facteur important en élevage intensif commercial, varie suivant les espèces. Par exemple, les espèces à mœurs fouisseuses et les brouteurs d'algues découvriront rapidement le levier et manifesteront très vite un comportement explorateur à son égard. Le renforcement étant immédiatement présenté, le conditionnement s'installera rapidement. Ainsi, la rapidité d'apprentissage varie de 2 heures pour la daurade à 15 jours pour le bar. Par ailleurs, chez les espèces « exploratrices », il y a un risque d'utilisation outrancière des dispositifs, utilisation inadéquate que les poissons peuvent manifester en fonction de leur mode d'approche du levier ou même en dehors de toute motivation alimentaire. Elle peut survenir à la suite de conduites ludiques ou est parfois produite par l'agitation des poissons provoquée aux abords du levier, au moment de la distribution de la nourriture. L'informatique a néanmoins permis de pallier ces inconvénients, par un contrôle et une régulation des distributions adaptés à l'espèce mise en élevage (Anthouard *et al.*, 1986).

On le constate, les techniques pavloviennes et operantes ont encore de beaux jours devant elles. Elles sont d'ailleurs à tel point indiscutées aujourd'hui, qu'elles passeraient presque inaperçues ! Dans les recherches portant sur les comportements locomoteurs, d'autres techniques automatiques comme celle de l'actographe sont néanmoins généralement moins contraignantes que les méthodes de conditionnement pour lesquelles le temps consacré à la phase de façonnage (*Shaping*) de la réponse conditionnée est important.

2.3.- Techniques de mesure des comportements locomoteurs au moyen d'actographes de laboratoire

Dans les domaines où la locomotion est considérée comme un des aspects les plus incidents de l'activité comportementale, l'utilisation d'appareillages tel que les actographes s'avère très adaptée pour les études en laboratoire. Ils permettent de mesurer, avec une précision moyenne mais très fiable, l'effet de modifications environnementales ou endogènes sur les comportements locomoteurs d'un rongeur (rat, souris), d'un amphibien ou de tout autre organisme supportant le confinement.

L'actographe est un instrument conçu pour la détection, la localisation, la mesure et l'enregistrement automatique de toute activité comportementale ayant une composante locomotrice importante. Le plus souvent, les actographes sont basés sur des procédés d'enregistrement électromagnétique ou photoélectrique. Quand l'enregistrement privilégie la mesure des déplacements, on parle plus volontiers d'activomètre et d'activométrie.

Les activomètres de base, utilisés en psychopharmacologie expérimentale, sont généralement des boîtes (arènes expérimentales) en *Plexiglas* de tailles moyennes (par exemple, 42L x 42l x 30,5H cm) ou plus petites (30L x 10l x 12H cm) munies de minimum deux couples « cellules photoélectriques – diodes » disposées aux extrémités latérales (**fig.I.2**). Ces cellules, qui peuvent être multipliées par dix pour obtenir une plus haute résolution de mesure, sont reliées à un ordinateur (*PC*) qui comptabilise chaque coupure de faisceau via un programme adapté (Robles, 1990). On place généralement un seul animal (rat, souris) par arène, le système étant incapable de reconnaître les individus (il détecte uniquement les mouvements via les coupures de faisceau) (Fontana *et al.*, 1993).

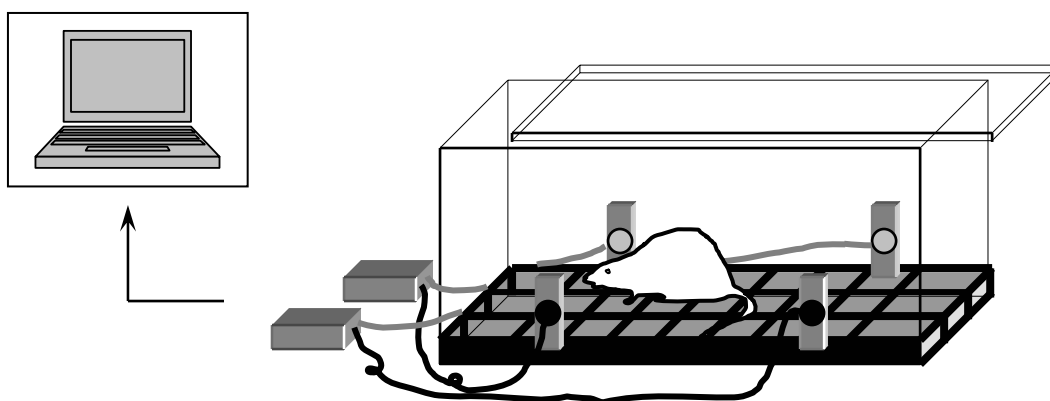


Fig.I.2. Activomètre en Plexiglas (30Lx10lx12H cm), équipé de 2 cellules photoélectriques et de 2 diodes (LED's). A chaque passage de l'animal (rat) devant une cellule photoélectrique, la lumière émise par la diode est interrompue. Une impulsion électrique est alors envoyée à l'ordinateur qui comptabilise une « coupure ».

Plexiglas actometer (30Lx10wx12H cm), equipped of 2 photocell detectors and of 2 light-emitting diodes (LED's). At each animal's travel (rat) in front of a photocell detector, the LED beam is interrupted. Then, an electric pulse is sent to the computer that counts a "cut".

Dans ces systèmes, deux types de variables métriques sont disponibles : les « coupures » et les « trajets ». L'unité des coupures est égale à un passage devant une cellule photoélectrique. Un nombre élevé de coupures correspond à une activité locomotrice élevée, l'hypothèse étant que plus le sujet est actif au niveau de la locomotion, plus il coupera le faisceau. L'unité des trajets est égale au passage successif d'une cellule photoélectrique à l'autre. Cette variable est une mesure plus fidèle de l'activité locomotrice que la précédente, puisqu'elle représente réellement un espace parcouru. Elle ne peut être contaminée par d'autres manifestations comportementales telles que les rotations, activités de toilettage, stéréotypies, etc. (Robinson & Becker, 1986).

L'actographe et l'activomètre sont donc des instruments de base robustes, peu coûteux, autorisant des mesures comportementales chez l'animal assez fiables, fidèles et objectives. Ils sont utilisés avec succès en éthologie et en psychologie comparée (Kirkpatrick *et al.*, 1991), en psychopharmacologie (Weiss *et al.*, 1989) ou encore en chronobiologie, notamment pour l'étude des rythmes biologiques d'invertébrés comme l'écrevisse rouge de Louisiane (Fernández de Miguel & Aréchiga, 1994). Ces instruments sont cependant de plus en plus souvent remplacés, nous le verrons dans le chapitre suivant, par des méthodes et des instruments récents basés sur l'imagerie numérique, technique plus complète et plus précise, couplant vidéo et informatique (*computerized video tracking system*).

3.- APPORTS DES TECHNIQUES D'IMAGERIE NUMÉRIQUE DANS L'ÉTUDE DU COMPORTEMENT ANIMAL

3.1.- La technologie de l'imagerie numérique

Dans de nombreux secteurs axés sur les recherches comportementales, l'imagerie numérique apparaît aujourd'hui comme un outil dont la précision descriptive, les capacités à appréhender, à analyser et à quantifier des paramètres comportementaux échappant aux méthodes éthométriques classiques ouvrent des perspectives originales et très prometteuses. Technologie née grâce aux récents progrès de l'informatique et des sciences de l'ordinateur, l'imagerie numérique a permis la conceptualisation de nouveaux outils de pointe, utilisés dans des disciplines comme la physiologie animale appliquée (Gute *et al.*, 1996), la neurobiologie cognitive (Witelson *et al.*, 1992), les neurosciences comportementales (Clarke, 1992 ; Rusakov *et al.*, 1995) ou encore la neuropharmacologie clinique (Goulding *et al.*, 1990).

Par ailleurs, par la puissance de calcul des ordinateurs qui, tous les mois, ne cesse d'augmenter⁵ (Patterson, 1995), les possibilités offertes par les nouvelles technologies de l'imagerie numérique s'étendent, comme nous allons le voir, à de nombreux domaines. Des disciplines telles que l'éthologie, la psychologie animale, la psychologie biologique, la psychopharmacologie ou encore l'écotoxicologie comportementale ont exploité avec beaucoup de réussites les potentialités de l'imagerie numérique. Dans ces disciplines qui étudient notamment les « interactions organisme environnement » telles que les influences des facteurs biotiques, abiotiques ou xénobiotiques sur l'animal au travers d'indicateurs comportementaux, ces nouvelles techniques d'imagerie numérique offrent une puissance de calcul sans précédent. Principalement basées sur le traitement informatisé de séquences vidéos numérisées, ces techniques permettent

⁵ Contrairement à de nombreuses techniques qui ont fait rêver avant de sombrer dans l'oubli, l'ordinateur a bouleversé notre société, et il continuera certainement à le faire au cours des prochaines décennies. Ses performances ont été multipliées par plus de 25 000 depuis son invention, il y a seulement 30 ans. En effet, la vitesse des microprocesseurs double au minimum tous les 18 mois. Selon David Patterson (1995), titulaire d'une chaire d'informatique à l'Université de Berkeley (Californie), dans moins de 25 ans, un seul ordinateur sera aussi puissant que l'ensemble des ordinateurs actuels de la région parisienne !

d'extraire un très grand nombre de paramètres comportementaux ayant une composante locomotrice. De plus, ces paramètres ne peuvent habituellement pas être mesurés par des méthodes d'observation directe du comportement (Budenberg, 1994). Cette paramétrisation autorise alors des tentatives de modélisation ou de simulation de séquences ou de profils comportementaux suivant les situations environnementales auxquelles les animaux sont exposés (Spratt, 1994).

3.2.- Principes de base de l'Imagerie Numérique (I.N.)

On peut considérer que les deux principales utilisations (ou techniques) de l'imagerie numérique concernent la création d'images numériques (par exemple les modèles numériques de terrain 3-D) à partir de bases de données modifiables à l'envi. A l'inverse, la numérisation d'images analogiques permet, après analyse informatique, la reconnaissance d'objets caractéristiques (animaux en mouvement par exemple) par rapport à un modèle de référence. Les principes de base de l'imagerie numérique s'appuient cependant sur trois niveaux d'analyse plus ou moins complexe.

3.2.1. Premier niveau de l'I.N.

Dans une première phase, le système informatique réalise la description et l'analyse numériques de la composition et de la structure d'un objet ou d'un environnement grâce à la numérisation d'images photographiques ou vidéos. Ainsi, à partir de ce traitement numérique de l'image, on peut, si l'on dispose d'un logiciel spécialisé et adapté, quantifier très précisément par exemple la densité numérique de certains neurones lors d'autopsies de patients atteints de la maladie d'Alzheimer (Bugiani *et al.*, 1991). D'autres programmes permettront des classifications comme celles réalisées par Pilowsky et Katsikitis (1994) à propos des six expressions "fondamentales" de l'émotion chez l'homme.

3.2.2. Deuxième niveau de l'I.N.

Dans une deuxième phase, la transformation des mesures, récoltées à l'aide d'outils informatiques appropriés de traitement ou de visualisation de données, permet la traduction visuelle des relations chiffrées entre les composantes qui s'avèrent être pertinentes pour expliquer la dynamique du système étudié. Cette technique s'applique dans des domaines aussi différents que la psychologie cognitive de la perception visuelle (Giddon *et al.*, 1996) et l'éco-éthologie dulcicole (Le Coarer & Dumont, 1995).

3.2.3. Troisième niveau de l'I.N.

Dans une ultime phase, les possibilités de modélisation et de simulation des systèmes complètement décrits s'avèrent très séduisantes. Ainsi, l'imagerie offre l'opportunité de modifier certaines données numériques, ce qui modifie l'image et fournit une mesure chiffrée de l'effet de ces modifications de certaines

composantes sur la structure et le fonctionnement de l'ensemble (Delacoste *et al.*, 1995). On peut apprécier ainsi sa stabilité ou ses distorsions, son état à des échéances choisies; on est à même de prévoir des correctifs (Leclerc *et al.*, 1994).

Ces trois niveaux de traitement de l'image ont été exploités dans un certain nombre de recherches en psychologie, éthologie, écologie comportementale et écologie animale. Voici un aperçu de quelques thèmes abordés par ces disciplines au moyen des deux principales techniques d'imagerie numérique, à savoir :

- les techniques de modélisation numérique d'habitats aquatiques ;
- les techniques de traitement informatisé d'images numérisées.

4.- MODÉLISATION NUMÉRIQUE D'HABITATS AQUATIQUES

4.1.- Un concept de base : le modèle numérique de terrain (M.N.T.)

La technique de modélisation numérique de terrain est développée et utilisée généralement par les secteurs de la Géomatique (sciences géographiques) pour présenter des cartes numérisées en relief. Un modèle numérique de terrain (M.N.T. ou *D.E.M.* pour *Digital Elevation Model*) est donc une représentation numérique des altitudes d'une surface. Il correspond à une grille régulière de points, localisés par leurs coordonnées géographiques (longitudes X et latitudes Y), dont les altitudes (mesures altimétriques ou bathymétriques Z) ont été interpolées au départ de points côtés (courbes de niveau, photogrammétrie, nivellement).

Le relief étant une surface continue, il est constitué d'une infinité de points. Pour le représenter le plus objectivement possible, on procède à un sondage de points en coordonnées X, Y, Z sur l'ensemble du territoire. Le modèle de la surface sera généralement construit à partir de ceux-ci suivant une triangulation ou un quadrillage adéquat. Le M.N.T. brute obtenu (sans réajustement de l'interpolation) donne une impression de relief aplati. Une exagération de celui-ci (via le coefficient appliqué à Z) dans le modèle est pratiquement toujours nécessaire pour que la représentation tridimensionnelle soit plus réaliste. Remarquons enfin que le M.N.T., en Géomatique, n'est pas une réelle représentation en trois dimensions (3-D). En effet, comme chaque point du modèle n'est pas défini par des coordonnées X, Y, Z mais par ses seules coordonnées planimétriques (X-Y), l'altitude étant portée en attribut de X, Y, un M.N.T. est plutôt qualifié de représentation 2.5-D.

L'établissement d'un modèle numérique de terrain peut se faire à partir de données topographiques mesurées sur le terrain manuellement (comme on pourra le voir dans la partie suivante de ce travail), à partir de photographies aériennes ou encore à partir d'images radar réalisées d'un satellite en orbite autour de la Terre. ENVISAT, par exemple, tout nouveau satellite européen, dédié à l'étude de l'environnement, mis sur orbite par le lanceur ARIANE-5 début mars 2002, est équipé d'un radar ASAR, nouvelle génération de radar haute résolution à synthèse

d'ouverture (*Advanced Synthetic Aperture Radar*) permettant l'établissement de Modèles Numériques de Terrain (**fig.I.3**).

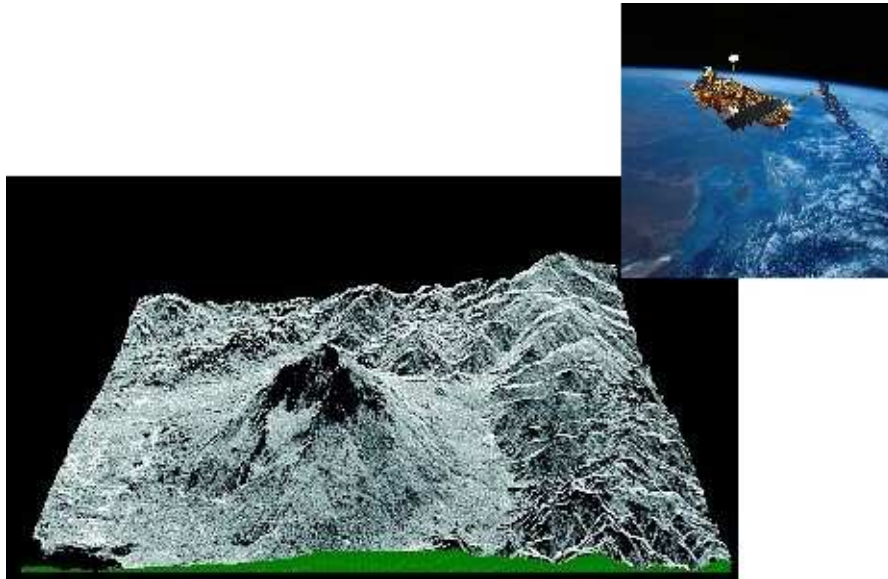


Fig.I.3. Le satellite ENVISAT (image du haut) est équipé d'un radar haute résolution qui permet la construction de Modèles Numériques de Terrain tel que celui de l'Etna, présenté ici (image du bas). La technique d'Interférométrie utilisée par le radar ASAR permet d'obtenir une faible marge d'erreur allant de 5 à 20 m suivant la topographie du terrain (d'après Envisat, 2001).

The ENVISAT satellite (image above) is equipped of high-resolution radar that provides Digital Elevation Models such as the one of the Etna volcano, shown here (image below). The technique of Interferometry used by the ASAR radar gives a maximum error in the order of 5 to 20 m, depending on the terrain topography (from Envisat, 2001).

4.2.- Modélisation numérique d'habitats aquatiques de poissons

L'hydrodynamique des cours d'eau constitue le cadre physique au sein duquel se produisent les processus biologiques et s'organise le monde vivant aquatique. Les conditions physiques de l'habitat déterminent la structure des peuplements de poissons. Les critères physiques (largeur, pente, température, distance aux sources du cours d'eau, etc.) qui permettent de déterminer correctement l'organisation qualitative longitudinale de ces peuplements, sont déjà bien connus.

Cependant, des méthodes de mesure très efficaces, permettant une approche quantitative de l'ichtyofaune en fonction de la dynamique des conditions du milieu, sont seulement à l'aube de leurs développements (Souchon, 1994; Pouilly & Souchon, 1995). Cette approche quantitative s'appuie sur deux notions clés : la notion de profil écologique, utile pour transcrire les exigences spatiales des poissons ; et la notion de capacité potentielle d'accueil physique, pour une ou plusieurs espèces, d'un cours d'eau.

La construction des profils écologiques d'habitat part du postulat que l'habitat aquatique peut être défini par la combinaison de paramètres

essentiellement physiques qui déterminent les espaces de vie des poissons en chaque point des cours d'eau. L'originalité de ces derniers est d'être composés d'une partie fixe, le substrat, structuré par la dynamique fluviale et d'une partie mobile, l'écoulement, décrit par la vitesse du courant et par la hauteur d'eau. S'y ajoutent des éléments de complexification comme la végétation aquatique ou les débris ligneux. La mise en relation chiffrée de ces différentes variables physiques du milieu avec les densités d'individus observés permet de construire des courbes dites de "préférence d'habitat", données autorisant la définition de profils écologiques d'habitat pour telle ou telle espèce.

Le cheminement adopté pour estimer la capacité potentielle d'accueil physique d'un cours d'eau, consiste à simuler le fonctionnement physique de tronçons homogènes de celui-ci en choisissant des stations représentatives dont l'hydrodynamique a été étudiée finement. A l'aide des profils écologiques obtenus préalablement, chaque portion discrète d'espace aquatique fait alors l'objet d'une analyse de confort potentiel par espèce et par stade de développement.

Cette méthode, connue sous l'appellation de méthode des microhabitats, est directement dérivée de l'IFIM (*Instream Flow Incremental Methodology*) de "l'US Fish & Wildlife Service" (Johnson *et al.*, 1995). C'est la collaboration entre biologistes et hydrauliciens qui a permis d'échafauder ce type d'approche (Baras, 1992; Pouilly *et al.*, 1995).

Le principe de base de la méthode des microhabitats consiste à coupler :

- D'une part, les composantes de la structure physique d'habitat. Les variables morphodynamiques retenues sont la hauteur d'eau, la vitesse du courant et la granulométrie du substrat. Elles sont reconstituées, pour différents débits, au moyen d'un modèle hydraulique renseigné à partir de données hydrauliques et d'un relevé topographique de la station étudiée.
- D'autre part, un modèle biologique traduisant les relations entre la densité relative des différents stades de développement des espèces de poissons et les valeurs des variables prises en compte dans le modèle hydraulique. Les relations habitats-poissons sont traduites en courbes de préférence (Pouilly *et al.*, 1995).

Comme toute méthode de modélisation, la méthode des microhabitats nécessite la prise en compte d'un nombre de variables qui augmentent au fur et à mesure que le modèle s'affine. De plus, très souvent, la plupart de ces variables interviennent de manière combinée dans la sélection de l'habitat par les poissons, ce qui complexifie encore le traitement des données. Les outils informatiques de modélisation numérique de terrain (M.N.T.) et de visualisation spatiale de données tels que les Systèmes d'Information Géographique (S.I.G. ou *G.I.S.* pour *Geographic Information System*) deviennent alors indispensables.

4.3.- Outils de modélisation numérique des microhabitats

Des outils informatiques se sont donc développés pour aider le chercheur à aborder les données mesurées de façon plus conviviale et avec plus de souplesse. EVHA par exemple (Ginot, 1995), est un logiciel sous *WINDOWS*[®] destiné à l'évaluation de la capacité physique d'accueil des rivières vis-à-vis de certaines espèces de poissons cibles. Son approche est essentiellement graphique : après avoir dépouillé les données topographiques et « calé » le modèle hydraulique, l'utilisateur analyse sa station d'observation selon les quatre représentations proposées par le logiciel. Il peut visualiser la station dans les trois dimensions de l'espace (vues en plan, profils en long ou en travers) ainsi que les courbes de capacité d'accueil fonction du débit de la rivière. En outre, la bibliothèque de courbes de préférences fournie selon les espèces peut s'enrichir des courbes produites par l'utilisateur, validées pour le type de cours d'eau qu'il étudie.

Nous le montrerons lors de la présentation de notre recherche de terrain en Méditerranée, d'autres programmes informatiques (logiciel *SURFER*[®] 32) permettent la reconstruction tridimensionnelle (3-D) d'une fraction (plusieurs centaines de m²) d'une zone côtière rocheuse. Ces logiciels sont encore plus axés sur l'imagerie numérique et les M.N.T. Ainsi, après un calcul d'interpolations (méthode du *Kriging* par exemple) des coordonnées X-Y-Z relevées lors du quadrillage de la zone de travail, le système informatique extrait une image de synthèse à partir des données interpolées. On obtient alors une représentation infographique tridimensionnelle en couleur, représentation spatiale pouvant être manipulée et déformée à l'infini (Ylieff *et al.*, 1997b ; Ylieff *et al.*, 1998b).

Par ailleurs, Le Coarer et Dumont (1995) ont adapté des techniques de topographie électronique pour le repérage spatial des éléments morphodynamiques de rivière et pour la localisation des données biologiques. Ils ont ensuite utilisé un traitement numérique des données faisant appel à des techniques de repérage curviligne d'interpolation et de maillage en prismes droits à bases triangulaires. Un travail informatique, proche de la constitution d'un Système d'Information Géographique (S.I.G.) permet alors de référencer dans l'espace toutes les mesures locales (ponctuelles), comme la profondeur ou la vitesse du courant.

La modélisation de type M.N.T. offre aussi la possibilité, en suivant la méthode des microhabitats, de calculer et de visualiser par exemple, des valeurs permettant de mesurer l'impact des variations importantes de débit d'eau (cas des régimes d'exploitation de pointe de certaines centrales hydroélectriques) sur la position dans la rivière de l'habitat de jeunes saumons atlantiques (Leclerc *et al.*, 1994). Les M.N.T. ont également permis de prédire l'habitat de reproduction de la truite commune (Delacoste *et al.*, 1995).

Les M.N.T. et la méthode des microhabitats, appliquée judicieusement, constituent donc un bon outil d'analyse dynamique de la sensibilité physique d'un cours d'eau ou d'une zone côtière. Si en plus les tests biologiques sont suffisamment avancés et probants, une capacité potentielle physique d'accueil peut alors être estimée avec une certaine sécurité.

5.- TRAITEMENT INFORMATISÉ D'IMAGES NUMÉRISÉES

5.1.- Acquisition de données sur une image numérisée

Cette technique s'appuie sur un système informatique constitué d'un ordinateur équipé d'une carte de capture d'images statiques (photographies) ou d'images animées (vidéos) permettant à la machine leur numérisation. Ce système intégré a l'avantage de pouvoir donner de nombreuses mesures très précises dans des domaines allant de la morphométrie des poissons de pisciculture (Sagnes, 1995) à l'écologie des plaines abyssales des océans (Smith *et al.*, 1993), en passant par le comptage (Le Bihan *et al.*, 1994) et l'évaluation des stocks en aquaculture (Ruff *et al.*, 1994).

Des outils informatiques de prise de données morphométriques sur une photographie numérisée sont utiles en pisciculture pour les études de croissance individuelle, la distinction entre plusieurs sous-populations ou variétés, l'écomorphologie, etc. Ici, la première préoccupation des biologistes est la précision des résultats. Si une précision de 0,1 mm est satisfaisante dans la majorité des travaux relatifs aux poissons, certaines études portant sur de petits objets comme les œufs, les alevins ou encore des mesures anatomiques internes exigent une précision supérieure. Les mesures de longueurs et de surfaces s'effectuent, à l'aide de logiciels spécialisés, respectivement en cliquant simplement deux points ou en traçant des contours avec l'aide de la souris (Sagnes, 1995). Ces programmes sont de plus très polyvalents, relativement souples et conviviaux.

D'autres systèmes (vidéos) se sont développés pour des applications aquacoles spécifiques. Ainsi, des mesures tridimensionnelles (en continu et sans contact) ont été réalisées sur des saumons dans leur environnement d'élevage pour contrôler leur taille et estimer les distributions de celle-ci, la biomasse et la croissance journalière des animaux (Ruff *et al.*, 1994). Une évaluation automatique du stock est également réalisable grâce au traitement numérique d'images. Pour améliorer la gestion technique et commerciale des élevages de bars, Le Bihan *et al.* (1994) ont mis au point une méthode qui permet de compter les larves par lots de 2000 environ, le traitement de l'image d'un lot durant moins de 40 secondes. Cette méthode de comptage proposée a l'avantage, outre sa rapidité (40.000 individus/heure) et sa précision très acceptable, de ne pas nécessiter, pour un dénombrement visuel manuel, l'attention prolongée de plusieurs personnes simultanément.

En outre, le traitement numérique a été appliqué avec succès pour le contrôle des passes à poissons installées dans certains cours d'eau (Travade & Larinier, 1992). L'analyse des images recueillies par procédé vidéo permet ici le comptage, voire la reconnaissance automatique des espèces qui migrent. Des recherches se poursuivent actuellement pour améliorer l'outil, notamment pour que le comptage et la reconnaissance puissent se faire en temps réel, c'est-à-dire sans devoir passer par une phase préalable d'enregistrement sur un support vidéo.

L'écologie marine animale de la zone néritique (jusqu'à 1000 m) et océanique (4000 m en moyenne) a aussi profité des avancées de l'imagerie numérique. L'installation pendant plusieurs jours, voire plusieurs mois, de caméras (avec mise en marche automatique à des intervalles réguliers prédéfinis) sur le fond d'une zone océanique intéressante, a rendu possible des études concernant, par exemple, la biomasse, la densité et l'activité locomotrice d'invertébrés benthiques comme des ophiuroïdés dans une baie (480 m) au Japon (Fujita & Ohta, 1990) ou encore des holothuroïdés dans le Pacifique Nord abyssal (4100 m) aux Etats-Unis (Smith *et al.*, 1993).

Une variante consiste à réaliser des transects au moyen d'une caméra vidéo, pour ensuite traiter les prises de vues. Parker *et al.* (1994) ont utilisé cette méthode pour quantifier et estimer l'abondance et la variété des espèces de poissons ainsi que leur utilisation de l'habitat dans des récifs en Géorgie (Etats-Unis).

5.2.- Application de la vision par ordinateur dans les neurosciences

Un domaine bien différent d'application de l'imagerie numérique est celui des sciences axées sur l'étude des relations entre comportement et système nerveux. Ces neurosciences comportementales regroupent diverses disciplines⁶ qui ont pour point commun la volonté d'appréhender le fonctionnement d'un organisme dans sa globalité et toute sa complexité. Il est dès lors très intéressant de pouvoir observer, enregistrer, analyser et quantifier un grand nombre de variables comportementales rapidement et avec objectivité. C'est ici qu'interviennent les nouvelles techniques développées sur base des principes de la visionique, néologisme pour désigner la technique de vision par ordinateur. Avant d'aborder concrètement les recherches qui profitent de ces systèmes de vision artificielle, définissons brièvement ce que recouvre réellement la visionique.

5.2.1. La visionique et les systèmes de vision par ordinateur

Le système visuel des vertébrés supérieurs a bien évidemment servi de modèle pour développer les systèmes de vision artificielle. Très schématiquement, l'œil a souvent été comparé à une chambre noire d'appareil photographique, dont la plaque sensible serait formée par la rétine. Ainsi, un système de vision par ordinateur comprend : (a) un ou plusieurs capteurs de lumière (caméras) qui fixent des objets ou des scènes comme l'œil des vertébrés ; (b) des processeurs et des programmes de traitement, correspondant aux zones du cerveau dédiées à la vision ; (c) enfin, à l'instar du nerf optique, un système de sélection, de numérisation et de transmission des données qui relie a à b. Remarquons que l'analogie avec l'œil est très approximative, car les systèmes de vision artificielle sont loin d'atteindre la complexité de la nature.

⁶ neuroéthologie, neuroendocrinologie comportementale, psychologie animale comparée, psychologie biologique, psychologie physiologique, psychopharmacologie, psychophysologie et neuropsychologie humaines, notamment.

Ainsi, une nouvelle technique, la visionique, était née. Ce terme désigne « l'ensemble des techniques et méthodes qui participent à la formation, à l'acquisition et au traitement des images en vue de prendre une décision de façon automatique » (Rémy, 1994). Ces techniques sont généralement implémentées sur ordinateur ; aussi parle-t-on de systèmes de vision par ordinateur (*computer vision systems*) ou de systèmes de vision automatique.

L'objectif de la vision artificielle n'est cependant pas le même que celui de la vision biologique : l'homme, par exemple, appréciera d'un coup d'œil une image, mais il sera incapable de l'exploiter systématiquement. C'est donc cette exploitation exhaustive que tentent les systèmes de vision artificielle qui réalisent le traitement et l'analyse d'images numérisées. Le domaine d'application de la visionique s'étend de la bureautique, avec la lecture automatique de textes, jusqu'à la robotique industrielle, en passant par le contrôle de qualité et l'interprétation d'images météorologiques ou biomédicales (Rémy, 1994). Les neurosciences et les sciences du comportement ont également su profiter de cette nouvelle technologie via les systèmes d'observations comportementales automatiques.

5.2.2. Analyse automatique des déplacements d'un animal captif

Des systèmes de vision automatique intégrant un appareillage spécialisé et des logiciels créés pour l'observation et la quantification automatiques d'activités comportementales ciblées existent depuis presque vingt ans (Kaufmann, 1983 ; Spruijt & Gispen, 1983 ; Olivo & Thompson, 1988 ; Jouen & Lepecq, 1989) . Très spécialisés et peu flexibles, ces systèmes pionniers de *tracking* vidéo n'ont cessé de se développer (Spratt, 1994 ; Litvak & Hansell, 1995 ; Santucci, 1995 ; Klapdor *et al.*, 1996 ; Cools & Heeren, 1998 ; Mukhina *et al.*, 2001). Certains de ces systèmes sont actuellement commercialisés par des sociétés spécialisées.

Ainsi, *BEHAVIOQUANT*[®] (Lorenz *et al.*, 1995) ou plus encore, *ETHOVISION*[®] (dont la première version commerciale, sous DOS, est sortie sur le marché en novembre 1993) (Noldus *et al.*, 2001) sont des systèmes de vision automatique intégrés qui détectent, enregistrent, analysent et quantifient les comportements simples d'objets (animaux) en mouvement, pour autant, bien évidemment, que ces objets soient dans l'angle de vision de la caméra. Dans de tels systèmes, le principe de base de détection des animaux consiste à comparer l'image de référence (environnement sans les animaux) avec les images acquises durant l'expérimentation. Chaque image acquise pendant la session d'observation est comparée en temps réel avec l'image de référence. Ce procédé permet de localiser précisément l'animal se trouvant dans l'arène expérimentale (coordonnées X et Y).

Ainsi *ETHOVISION*[®] par exemple (**fig.I.4**), offre la possibilité d'appréhender et de quantifier des paramètres tels que les vitesses de déplacement ou les distances exactes parcourues par les organismes (Tegelenbosch *et al.*, 2000 ; Noldus *et al.*, 2001). Ces mesures sont pratiquement impossibles à collecter par des méthodes d'observation directe. De plus, on gagne un temps considérable dans l'acquisition des données comportementales puisque 8 à 16 arènes expérimentales peuvent être observées et traitées simultanément pendant de longues périodes.

Bien évidemment, on augmente également la fidélité, la précision et l'objectivité des paramètres analysés puisque les algorithmes de l'ordinateur travaillent toujours de la même manière, sans erreur, ne connaissant ni la fatigue, ni les attentes du chercheur.

Fig.I.4. Schéma d'une configuration *EthoVision*. Une caméra vidéo CCD, placée au-dessus ou en face de l'arène expérimentale (cage rectangulaire, aquarium, labyrinthe aquatique circulaire, etc.) capte la scène. Le signal vidéo analogique est alors envoyé à la carte de capture d'images implémentée dans l'ordinateur doté du logiciel *EthoVision*. Ce logiciel, capable de traiter jusqu'à 30 images numériques par seconde, les stocke dans sa mémoire pour en extraire les traits pertinents (objets animés). Les coordonnées X-Y des objets sont enregistrées sur le disque dur, prêtes pour l'affichage des *tracking* et le calcul des paramètres comportementaux (fig. adaptée, d'après Noldus *et al.*, 2001).

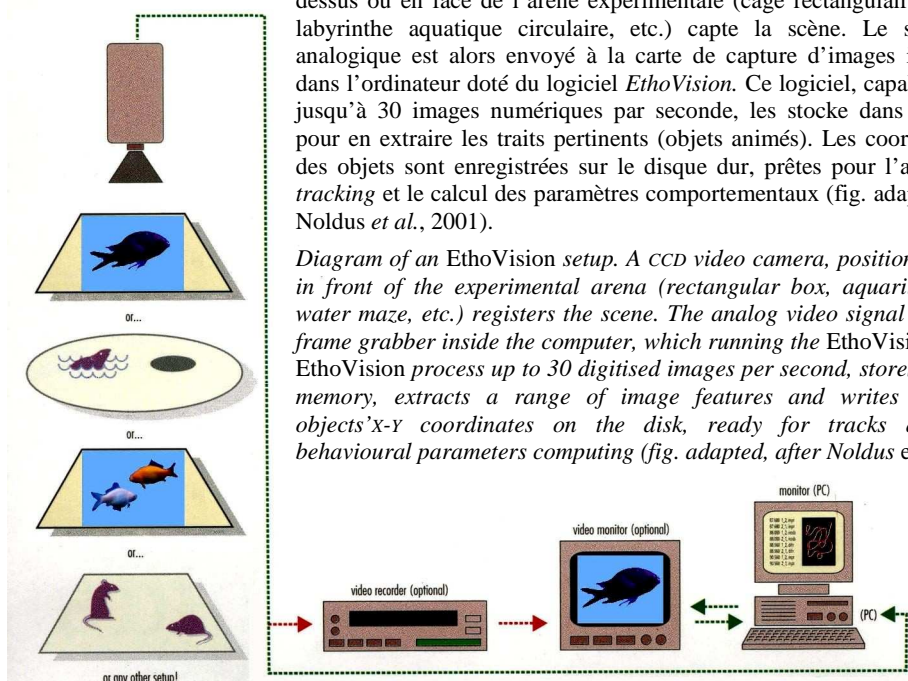


Diagram of an EthoVision setup. A CCD video camera, positioned above or in front of the experimental arena (rectangular box, aquarium, circular water maze, etc.) registers the scene. The analog video signal is fed into a frame grabber inside the computer, which running the EthoVision software. EthoVision process up to 30 digitised images per second, stores them in the memory, extracts a range of image features and writes the moving objects'x-y coordinates on the disk, ready for tracks display and behavioural parameters computing (fig. adapted, after Noldus et al., 2001).

Les recherches en psychopharmacologie portant sur des rongeurs (rats ou souris de laboratoire) ont de plus en plus recours à ces systèmes de vision automatique (Sams-Dodd, 1995 ; Klapdor & van der Staay, 1996 ; Miczek *et al.*, 1999). En effet, l'action des molécules neuropharmacologiques testées sur l'animal engendrent très souvent des troubles moteurs. Parmi ceux-ci, la locomotion (augmentation ou diminution) est un très bon indicateur de l'action d'une drogue sur tel récepteur neuronal ou de l'interaction de celle-ci avec tel neurotransmetteur (agoniste, antagoniste).

Il est important de signaler que certaines versions du système *ETHOVISION*[®] permettent de suivre dans une même arène plusieurs animaux simultanément reconnus individuellement (Ylief *et al.*, 2000) ou non (Buma *et al.*, 1996, Buma *et al.*, 1998). Lorsque l'on songe que toutes ces mesures tiennent compte de la temporalité et de l'aspect séquentiel des événements, il est raisonnable de penser qu'il n'y a qu'un pas à faire pour élargir en psychopharmacologie expérimentale, la gamme des modèles animaux pertinents plus fiables (Spruijt & Rousseau, 1996). En outre, les possibilités d'intégrer ces systèmes dans des recherches à caractère plus éthologique sont à l'étude (Tang *et al.*, 1998). Ces recherches concernent notamment les tests de préférence (Sigling *et al.*, 1996) et la caractérisation des facteurs de "bien être" chez des animaux captifs (Hoogervorst *et al.*, 1996 ; Xin *et al.*, 1998 ; Sustr *et al.*, 2000 ; Sustr *et al.*, 2001).

Enfin, des systèmes plus sophistiqués de vision en trois dimensions ont vu le jour (Pear *et al.*, 1989). Actuellement surtout utilisés par des entomologistes

(Sugiura *et al.*, 1994 ; Takken *et al.*, 1996), les systèmes 3-D qui nécessitent un appareillage traditionnel (une caméra) ou doublé (deux caméras pour *ETHOVISION 3-D*[®]) ont été adaptés (prototypes) à d'autres animaux : étude des poissons en aquarium (Pereira & Oliveira, 1994 ; Derry & Elliot, 1997) ou encore observation automatique sur le terrain d'animaux aquatiques (Weinstein, 1995).

5.2.3. Analyse automatique des interactions sociales

Si l'enregistrement et l'analyse automatique des déplacements dans l'espace de plusieurs individus simultanément constituent une innovation technique en soi, la capacité des systèmes à prendre en compte les interactions sociales entre les animaux (approche, évitement, contact sexuel ou agressif) est une nécessité pour les travaux axés sur des modèles animaux tenant compte des aspects sociaux (van den Berg *et al.*, 1996) ou pour les études davantage préoccupées par les comportements naturels des animaux et leurs corrélats physiologiques (Koolhaas *et al.*, 1996). Bien entendu, pour de telles mesures, l'appareil de vision doit être en mesure d'identifier les animaux traqués pour attribuer des mesures de contacts sociaux à chaque individu (Spruijt *et al.*, 1992).

Les versions du système *ETHOVISION*[®] utilisant des techniques de traitement d'images pour suivre plusieurs animaux identifiés individuellement peuvent être subdivisées en deux catégories (Noldus Information Technology, 1998). Une des approches consiste à réduire la taille apparente d'un des objets qui est traqué par l'ordinateur (par exemple, en colorant la moitié du rongeur dans la même teinte que l'arène). En utilisant ce critère de taille, le programme informatique identifie chaque individu. Cependant, cette technique ne permet d'identifier que deux individus dans une même arène.

Une approche alternative, utilisant des marqueurs colorés, permet d'identifier jusqu'à huit animaux (van Lochem & Buma, 1998), voire seize individus, par arène, pour la dernière version d' *ETHOVISION*[®] *COLOR-PRO* (Spink *et al.*, 2000, Noldus Information Technology, 2002). Les animaux portent alors sur le corps des marques de petite taille (2 x 2 cm pour une arène de 4 m²) de couleurs différentes qui tranchent suffisamment avec les colorations de l'environnement physique : marques fluorescentes, perles de couleur, etc. (Ylief *et al.*, 2000 ; Ylief, 2002).

Ainsi, il est possible, grâce au critère couleur de disposer des coordonnées spatiales représentant la position de chaque individu et de tester toute une série de plans expérimentaux (Cools & Heeren, 1996). Dans cette version couleur du système de vision, trois types d'informations basées sur l'analyse automatique des données peuvent être obtenus : les paramètres individuels (distances parcourues, vitesses, etc.), les paramètres sociaux, relatifs aux relations d'un individu avec chaque autre membre de la colonie (approche, évitement, distances moyennes entre les individus, etc.) et enfin les paramètres qui rendent compte des localisations des animaux en fonction de leur environnement (Rousseau *et al.*, 1996).

5.2.4. Vers une reconnaissance automatique des comportements

Une étape supplémentaire dans le raffinement des traitements numériques est la reconnaissance automatique des comportements (Spruijt *et al.*, 1998). De nouvelles méthodes basées sur l'analyse des variations de forme de l'objet traqué (Smit *et al.*, 1996) permettent actuellement la reconnaissance et la classification de certains patrons comportementaux simples chez des animaux évoluant dans deux dimensions de l'espace : un rongeur qui se cabre (*rearing*), qui tourne autour d'un point (cercle) ou sur lui-même (rotation) (Schwartzing, 1996). Les systèmes de vision artificielle commercialisés ne sont cependant pas capables de détecter automatiquement d'autres patrons comportementaux ou postures corporelles (Noldus *et al.*, 2001).

Néanmoins, plusieurs recherches prometteuses concernant la classification de postures corporelles et d'activités comportementales ciblées sur des séquences vidéos numérisées avec *ETHOVISION*[®] sont en cours. Différentes approches mathématiques et logiques conduisent à des algorithmes de classification automatique des comportements.

Par exemple, van Lochem *et al.* (1998) ont investigué l'approche classificatoire statistique. Cette méthode de classification comportementale se base sur deux prérequis : les dommages subis quand un objet est classifié incorrectement peuvent être quantifiés comme étant un *coût* ; l'évaluation anticipée de ce coût (ou *risque*) est le critère d'optimisation choisi. En outre, avant toute classification réelle de comportements, l'algorithme de classification doit être entraîné. Ainsi, les informations concernant la distribution des traits pertinents pour différentes classes comportementales sont calculées, comme le ferait un observateur humain. Le système est alors prêt pour la classification comportementale de nouvelles observations. Les comportements reconnus ici automatiquement chez les rongeurs de laboratoire sont l'inclinaison et le redressement de la tête (*head dip, head rise*), les comportements d'étirement (*stretched attend*), le cabrage (*rearing*) ainsi que les comportements de toilettage (*grooming*) et « d'accroupissement » (*crouching*).

Une autre approche fait appel à la logique floue (Heeren & Cools, 2000a-b) et aux théories connexionnistes (Spruijt *et al.*, 1998). Ainsi, le paradigme des réseaux de neurones informatiques, concepts issus des recherches en intelligence artificielle (IA), a été choisi comme méthode classificatoire pour sa capacité à classer des données complexes et floues (confuses). Par ailleurs, par rapport à la méthode précédente, aucune présupposition sous-tendant la structure des classes contenant les données comportementales n'est nécessaire (Rousseau *et al.*, 1998 et 2000). Ces systèmes de vision artificielle, dotés d'un logiciel construit sur base de réseaux de neurones, sont capables, après une phase d'apprentissage, de reconnaître les mêmes comportements que ceux évoqués dans la méthode de classification statistique. En outre, des équipes s'occupent actuellement d'affiner ces méthodes (Heeren & Cools, 2000a ; Twining *et al.*, 2001).

Enfin, si la majorité des recherches utilisant des systèmes d'observation automatique des comportements est réalisée actuellement sur des rongeurs de

laboratoire, quelques travaux abordant l'analyse fine et quantitative des mouvements de certaines parties du corps d'un individu ont su tirer parti de ces techniques étonnantes. Chez l'homme (Poizner & Kritchevsky, 1991), chez le singe macaque (Brinkman & Cook, 1996), chez le cochon (Sustr *et al.*, 2000 ; Sustr *et al.*, 2001), chez le lézard *Agama stellio* (Herrel *et al.*, 1996) ou même chez des larves d'huîtres (Tamburri *et al.*, 1992), des données inédites ont pu être recueillies. La quantification de mouvements involontaires pathologiques (homme), l'organisation d'un déficit moteur des mains (singe), les comportements ludiques (cochon), la biomécanique du nourrissage et de la mastication (lézard) ou encore la nage des larves d'huîtres ne sont que quelques exemples d'application des techniques d'imagerie numérique dans toutes sortes de domaines.

5.3.- Utilisation des systèmes de vision automatique chez des poissons évoluant librement en aquarium

En ichtyologie, les thèmes de recherches sont nombreux et ont le grand intérêt de fournir très souvent des données directement exploitables par les fermes d'élevage aquacole ou par des organismes chargés de la gestion et de la protection de l'environnement aquatique. Par exemple, la chronobiologie, c'est-à-dire l'étude des rythmes biologiques et comportementaux journaliers et saisonniers, est une discipline qui permet des applications très diverses, notamment dans le domaine de la pisciculture (Parker, 1984). De même, la connaissance des mécanismes de la territorialité et des interactions sociales chez des familles de poissons, comme les salmonidés (truites, ombres, saumons) ou les cichlidés africains, constitue une étape essentielle à des opérations de repeuplement en rivière ou au développement d'élevages qui posent certains problèmes biologiques (influences de la surdensité, de la compétition alimentaire, des manipulations génétiques). N'oublions pas les travaux sur les comportements de reproduction et les stratégies d'appariement, comportements par lesquels passent la survie et le maintien d'une espèce dans son milieu.

Si ces questions ont été abordées par les méthodes descriptives en milieu naturel (Skaala *et al.*, 1993) ou par des moyens cinématographiques et vidéos en aquarium (Poncin & Ruwet, 1994) et sur le terrain (Batty *et al.*, 1998), très peu de recherches chez les poissons ont eu recours aux techniques d'imagerie numérique. Le milieu aquatique, à cause des phénomènes de réflexion et de réfraction de la lumière, ne facilite évidemment pas l'opération de traitement de l'image numérisée. De plus, les observations doivent se faire sur un environnement dans lequel les animaux évoluent dans les 3 dimensions de l'espace. Par ailleurs, le bassin doit être fermé et avoir une superficie pouvant entrer entièrement dans le champ de vision de la caméra qui doit rester fixe. Celle-ci peut cependant être placée au-dessus de l'aquarium (vue aérienne), ou en face de celui-ci (vue frontale ou latérale). Quelques recherches d'éthologie, de neuroéthologie et d'écotoxicologie comportementale chez des poissons ont donné des résultats encourageants.

Ainsi, en se basant sur le critère locomoteur, Nilsson *et al.* (1993) ont réussi à quantifier chez le carassin (poisson rouge) *Carassius carassius* une chute de la vitesse de nage et une diminution des déplacements engendrées expérimentalement

par une forte diminution de l'oxygène dans l'eau. Les poissons testés, de petite taille (+/- 10 cm), réduisaient de près de 50% les distances parcourues dans des conditions optimales d'oxygénation, stratégie leur permettant d'économiser l'énergie fabriquée par l'organisme. Cette haute tolérance aux environnements anoxiques était bien connue au niveau cellulaire. Elle a ainsi été mieux comprise au niveau comportemental par l'utilisation d'un système du type *ETHOVISION*[®], méthode éthométrique moderne.

Pareillement, cette méthode automatique a permis de quantifier les activités spontanées de nage chez la morue (*Gadus morhua*). Différents gradients d'oxygène (niveaux d'hypoxie) ont été testés chez ces poissons soumis à trois conditions de température (5, 10 et 15°C). Dans ces expériences, Schurmann et Steffensen (1994) ont mis en évidence, comme chez le carassin, une réduction significative de l'activité de nage proportionnelle à la diminution du taux d'oxygène dans l'eau. Par contre, la variable température n'a eu aucun effet sur les distances parcourues et ce, très significativement dans la condition normale d'oxygénation.

Par ailleurs, Winberg *et al.* (1993) ont démontré les relations existant entre la sérotonine (5-HT) dans le cerveau et l'activité locomotrice spontanée chez l'omble chevalier *Salvelinus alpinus*. Leur étude sur des petits individus de deux ans a mis en évidence l'effet inhibiteur de la sérotonine sur la locomotion, activité mesurée par un prototype d'*ETHOVISION*[®]. Des mesures de préférences olfactives ont été réalisées avec un système de vision automatique similaire chez des juvéniles de la même espèce de salmonidé (Olsén & Winberg, 1996 ; Olsén *et al.*, 1998). De même, des études de neuroendocrinologie comportementale ont mesuré, par une approche comparable, les réponses comportementales chez des mâles spermiant de *Carassius auratus* (Bjerselius *et al.*, 1995a) et des mâles de *Carassius carassius* (Bjerselius *et al.*, 1995b) soumis à des flux d'eau contenant des phéromones sexuelles du type $17\alpha,20\beta$ -dihydroxy-4-pregnen-3-one.

Enfin, en écotoxicologie comportementale, des études du même type ont permis de mesurer l'impact de certains toxiques comme l'atrazine (Lorenz *et al.*, 1995 ; Steinberg *et al.*, 1995) ou de cyanotoxines sur les comportements spontanés des poissons exposés (Spieser *et al.*, 1996). Des doses sublétales de ces toxiques entraînent ainsi des perturbations importantes du comportement locomoteur. Ce n'est donc que très récemment, grâce au développement des systèmes automatiques de vision informatisée, que la quantification précise et objective de l'effet de ces xénobiotiques sur le comportement a pu être envisagée.

Tous ces travaux ont en commun d'analyser uniquement les comportements locomoteurs chez un seul animal, isolé dans un aquarium de petite taille. Nous le montrerons, moyennant des adaptations techniques, il est possible d'observer individuellement plusieurs poissons nageant librement dans un bassin de plus grande taille, au sein d'un environnement moins artificiel que ceux utilisés dans les études précitées (Sanchez, 1999 ; Yliff *et al.*, 2000). L'influence des facteurs biotiques, abiotiques, xénobiotiques, les rythmes biologiques et comportementaux, la territorialité et les interactions sociales, peuvent être alors abordés d'un autre

angle, en incluant les mesures de paramètres décrivant des comportements sociaux : approche, évitement, distances moyennes entre les individus, etc.

Ainsi, le but ultime des efforts technologiques et méthodologiques, réalisés par les différentes entreprises et centres de recherches pour développer les outils numériques de vision automatique, est la conception d'un système capable de reconnaître un panel de comportements aussi vaste que ne pourrait le faire un observateur humain, avec en plus la quantification exacte et objective des conduites d'un animal en situation sociale (Seeley & Brozoski, 1989). Cette objectivité pourrait d'ailleurs conduire les éthologistes à reconsidérer la validité des éthogrammes qui sont basés en grande partie sur une interprétation intuitive des comportements (Kruk, 1996). Si le chemin semble encore long, les progrès réalisés à l'image de l'informatique moderne peuvent être mesurés presque de semaines en semaines.

6.- CONCLUSIONS ET OBJECTIFS DES RECHERCHES RÉALISÉES AU COURS DU DOCTORAT

6.1.- Conclusions

Nous venons d'en avoir un bref aperçu, les possibilités d'applications des techniques des deux pôles de l'imagerie numérique (création d'images numériques et M.N.T., traitement informatisé d'images numérisées pour l'acquisition de données) aux domaines des sciences du comportement et de l'environnement sont innombrables. S'il faut s'en réjouir, la généralisation de ces techniques paraît de toute manière inévitable. En effet, presque sans exception les procédés et les produits de la fin du 20^{ième} siècle ont été transformés par la révolution de l'information par le biais des outils informatiques et des systèmes numériques.

Les modèles numériques de terrain et les S.I.G. se révèlent être des outils de visualisations et d'analyses particulièrement efficaces en écologie comportementale et en écologie animale. Il ne faut cependant pas perdre de vue que les modélisations numériques et conceptuelles sont des modèles explicatifs généraux, par nature, réductionnistes. Ainsi dans les « modèles poisson-habitat », il est important de veiller à bien maintenir un équilibre entre les approches hydrodynamiques et biologiques. C'est seulement à ce prix qu'il sera possible de mieux comprendre les relations entre la biodiversité fonctionnelle et la diversité des écosystèmes.

Le secteur de l'aquaculture est par ailleurs lui aussi largement concerné par la technologie de l'imagerie numérique. Les systèmes de contrôle et d'analyse de la production piscicole sont maintenant plus rapides, plus puissants, plus sensibles, plus efficaces et *a contrario* moins onéreux (Muir & Bostock, 1994). Ces systèmes de pointe (instruments d'acquisition de données morphométriques, systèmes de vision par ordinateur, détecteurs de pollution, sondes physiologiques, etc.) semblent d'ailleurs indispensables pour satisfaire le législateur, exigeant au

niveau sanitaire, et le consommateur qui demande un produit fini de qualité (Sévila *et al.*, 1994).

6.2.- Objectifs et problématiques de la thèse

Le principe de base de notre programme de recherches (de terrain et de laboratoire) qui a débuté concrètement en mai 1997 à la Station de Recherches Sous-marines et Océanographiques de Calvi (Corse, France) peut se résumer en trois points :

- Premièrement, définir de manière numérique l'habitat naturel (côte rocheuse méditerranéenne), semi-naturelle (aquarium de grande capacité ou mésocosme) ou artificiel (aquariums expérimentaux de petites tailles) des poissons étudiés : variables environnementales physiques, chimiques, biologiques et sociales (variables indépendantes) ;
- Deuxièmement, décrire qualitativement puis quantitativement les profils comportementaux des poissons choisis, selon la nature, l'intensité et la répartition temporelle des activités ciblées : territorialité, construction de nids, comportements sexuels, compétition et agressivité, déplacements, vitesses de nage, interactions sociales (variables dépendantes) ;
- Troisièmement, mettre en relation les variables des deux premières phases, c'est-à-dire celles des profils comportementaux et celles de l'environnement, par le biais de techniques de modélisations numériques et d'outils statistiques et graphiques.

Ainsi, en mesurant sur le terrain ou en manipulant en laboratoire des variables environnementales abiotiques et biotiques, il est possible d'extraire, via le paradigme de l'imagerie numérique, les conditions idéales d'environnement dans lequel l'animal (ici les poissons) trouve son ou ses équilibre(s) psychophysiological(s). On est alors en mesure de pouvoir déterminer ses limites de tolérance à des perturbations de son milieu : densités excessives entraînant le stress, uniformisation de l'habitat, pollution, etc.

Menées de mai 1997 à janvier 2002, nos recherches *in situ* et en laboratoire ont ainsi porté sur plusieurs problématiques ayant comme fil conducteur l'influence des facteurs environnementaux sur les profils comportementaux chez les poissons. Nous avons, au cours de ces travaux, adapté, validé et exploité des techniques basées sur les deux pôles de l'imagerie numérique.

NOUS AVONS DONC CHOISI DE PRÉSENTER CETTE THÈSE EN DEUX PARTIES :

- Une première partie exposant les études de terrain réalisées avec l'aide des **techniques de modélisations numériques de terrain** (logiciels *SURFER*[®]) et des méthodes classiques d'**observation directe en plongée sous-marine**;
- Une seconde partie exposant les travaux réalisés en laboratoire ayant exploité les **méthodes d'observation directe** et les techniques de la visionique via le **système de vision automatique** *ETHOVISION*[®] *Color-Pro* (versions 1.96 pour DOS et 2.2 pour *Windows*).

La **PREMIÈRE PARTIE** exposera les recherches consacrées à :

Chapitre 1 - la Caractérisation au moyen de la modélisation numérique d'habitats aquatiques naturels de l'occupation de l'espace et du temps pendant la reproduction chez *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775), labridé méditerranéen.

La **DEUXIÈME PARTIE** exposera les recherches consacrées à :

Chapitre 2 - l'Etude de l'influence de la température de l'eau et de la photopériode (facteurs abiotiques) sur le déclenchement des profils comportementaux reproducteurs chez des crénilabres ocellés (*Symphodus ocellatus*) maintenus en captivité dans un aquarium de grande taille (mésocosme de 5 M³) reproduisant un biotope méditerranéen ;

Chapitre 3 - l'Adaptation et la validation du système de vision automatique *ETHOVISION*[®] *Color-Pro* pour la caractérisation en aquarium des profils comportementaux chez les poissons. Etude de l'influence de la température (facteur abiotique) et de la densité de congénères (facteur biotique) chez *Chromis chromis* Linné, 1758, pomacentridé méditerranéen.

Une **discussion générale** axée principalement sur les nouvelles possibilités d'applications des techniques d'imagerie numérique aux domaines des sciences du comportement et de l'environnement clôturera cette dissertation de doctorat.

Pour avoir une vue générale des travaux présentés dans cette thèse, on consultera l'organigramme (**Fig.I.5**) exposant en détail le plan des recherches réalisées depuis 1997. L'intégralité de ces recherches ne sera cependant pas présentée dans cette thèse. Certains volets sont en effet en cours de développement (intégration des échantillonnages comportementaux réalisés en milieu naturel dans le Système d'Information Géographique *Idrisi*[®]) ou en cours de traitement et d'analyse (« Tracking-vidéo » chez *Carassius auratus* via *ETHOVISION*[®] *Color-Pro*, version 2.3 pour *Windows*).

Première partie

**Caractérisation des profils
comportementaux par des
techniques de modélisation
numérique de terrain (M.N.T.)**

Chapitre 1

Caractérisation de l'occupation de l'espace et du temps pendant la reproduction chez *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775), labridé méditerranéen

1.- INTRODUCTION⁷

1.1.- Stratégies de reproduction, labridés tropicaux et européens

Comme les autres membres du règne animal, les poissons développent des stratégies comportementales qui leur permettent de satisfaire leurs besoins essentiels (nutrition, défense, reproduction). L'ichtyo-éthologiste tente de préciser quelles stratégies comportementales telle ou telle espèce (ou telle ou telle catégorie sociale d'une espèce) a développé pour répondre avec plus ou moins de succès aux modifications de l'environnement.

L'étude des stratégies de reproduction suppose que l'on s'interroge sur le rôle et l'influence des comportements reproducteurs dans l'économie et le succès des groupes et des populations animales. Ainsi, parallèlement à la recherche des facteurs de causalité ou de la «Question du comment» (*proximate causes*) qui font que l'animal se comporte de telle manière à tel moment, on recherchera l'évolution, la valeur adaptative et la signification biologique ou la «Question du pourquoi» (*ultimate causes*) des comportements reproducteurs. On parlera alors volontiers d'écologie comportementale (Krebs & Davies, 1987 ; Alcock, 1993). Les buts poursuivis par cette approche particulière et située à un second niveau d'analyse sont une meilleure connaissance des voies et des modalités spécifiques de réponse d'un animal pour se reproduire. La variété des réponses comportementales face aux sollicitations de l'environnement sont bien entendu fonction des potentialités morphologiques, physiologiques et biochimiques de l'animal.

⁷ Cette introduction reprend presque intégralement le texte des deux premières parties d'un article (synthèse) publié dans les Cahiers d'Ethologie et intitulé « Les stratégies de reproduction chez les poissons labridés méditerranéens » (Yliff, 2000, pp. 114-129 : *Cah. Ethol.*, 20 (1)).

Une meilleure compréhension des mécanismes qui sous-tendent les adaptations comportementales au niveau de la reproduction chez les poissons implique que les recherches soient menées pour une large part en milieu naturel, afin d'éviter les artefacts liés aux manipulations et aux conditions plus ou moins artificielles des observations réalisées en captivité (aquariums). Grâce aux techniques modernes d'incursion sous-marine, il devient possible de séjourner suffisamment longtemps sous la surface pour approcher et observer les animaux étudiés sans les déranger, et pour programmer des interventions expérimentales, dictées par la situation.

Peu farouches, permettant une «observation rapprochée» en milieu naturel, les labridés constituent un sujet idéal pour la recherche scientifique. Spécialiste des labridés tropicaux, mais ayant étudié les labridés méditerranéens, R.R. Warner illustre de façon fort imagée la situation lorsqu'il écrit que «Réaliser un travail de recherche sur les labridés est comparable à l'étude d'oiseaux au plumage brillamment coloré, mais dans ce cas, les oiseaux ne se cacheraient pas et l'observateur pourrait voler» (Warner, *préface*, 1987 in Michel *et al.*, 1987).

Famille de poissons bien représentée dans les eaux marines tropicales (plus de 500 espèces), il est particulièrement intéressant de comparer les stratégies comportementales des labridés tropicaux avec celles des labridés des eaux tempérées (24 espèces). En effet, les conditions environnementales plus ou moins stables des zones coralliennes (température de l'eau variant peu au cours de l'année, ressources alimentaires constantes, substrats très variés des récifs coralliens) offrent des conditions idéales, pour la reproduction par exemple, presque tout au long de l'année. La plupart des espèces de labridés tropicaux sont donc actives la majeure partie de l'année. Par contre, les conditions environnementales fluctuantes et variant suivant les saisons dans les zones tempérées ont contraint les labridés européens à adapter leur répertoire comportemental, notamment en adoptant d'autres modes et stratégies de reproduction, rares en milieu tropical : périodes de reproduction courtes, pontes démersales (sur substrat), construction de nids, soins parentaux.

Des études pionnières (Fiedler, 1964 ; Quignard, 1966) ont apporté une connaissance descriptive de la biologie et des comportements des labridés européens. Par la suite, des approches de terrain plus expérimentales ont permis, au travers du « modèle labridé », d'explorer des questions fondamentales sur le comportement animal : stratégies de reproduction alternatives, stratégies d'appariement, soins parentaux, etc.

Ainsi, depuis près de vingt-cinq ans, bon nombre de travaux sur les labridés européens et plus particulièrement méditerranéens ont été consacrés à des recherches portant sur des thèmes comportementaux très variés : structures sociales, modes et stratégies de reproduction, relations entre écologie et éthologie (Lejeune, 1985 ; Michel *et al.*, 1987) ; systèmes d'appariement et succès reproducteurs (Wernerus *et al.*, 1987 ; van den Berghe *et al.*, 1989 ; Wernerus, 1989 ; Wernerus *et al.*, 1989) ; moyens de communication intraspécifiques, essentiellement optiques chez ces poissons (Michel *et al.*, 1984 ; Michel *et al.*,

1987 ; Michel & Voss, 1988 a-b ; Michel, 2000) ; ou encore rôle de la nidification, défense du nid (Ylieff *et al.*, 1997a ; Ylieff *et al.*, 1998a) et signification du comportement parental des mâles territoriaux nidificateurs (van den Berghe, 1990, 1992). Ces travaux ont la particularité d'avoir été réalisés, pour la plupart, entièrement en plongée sous-marine — souvent en recourant à l'expérimentation — et, souvent, à partir de la Station de Recherches Sous-marines et Océanographiques de l'Université de Liège (STARESO) basée en Haute-Corse, à proximité de la ville de Calvi (Corse, France).

Avant d'aborder certains de ces travaux et de présenter notre étude concernant la caractérisation au moyen de la modélisation numérique de terrain de l'occupation de l'espace et du temps pendant la reproduction chez *Symphodus ocellatus*, arrêtons-nous un instant sur quelques aspects de la biologie des labridés européens. La connaissance de ces aspects permettra en effet de situer le cadre dans lequel s'est déroulée l'étude. Ces aspects seront en outre essentiels pour la compréhension de nos recherches de terrain et de laboratoire (mésocosme) sur le crénilabre ocellé *Symphodus ocellatus*.

1.2.- Les labridés européens : aspects biologiques

1.2.1. Caractéristiques générales

Les labridés sont des poissons téléostéens qui forment une famille comportant plus de 500 espèces (60 genres, minimum) présentes dans la majorité des mers du monde. Ils constituent, en nombre d'espèces, la deuxième famille de poissons marins après les gobiidés et la troisième au sein de l'ordre des Perciformes, après les gobiidés et les cichlidés. Dans l'ordre des Perciformes, les poissons labridés forment avec les cichlidés (plus de 1300 espèces), les pomacentridés (demoiselles, plus de 315 espèces), les scaridés (poissons-perroquets, 53 espèces), les embiotocidés (24 espèces) et les odacidés (12 espèces), le sous-ordre des labroïdes (Nelson, 1994 ; Michel, 2000).

Poissons au corps généralement élancé et comprimé latéralement, les labridés ont également la particularité d'avoir des mâchoires pharyngiennes libres, spécialisées dans la prise et le traitement de la nourriture (Michel, 2000). Ils ont un impact important dans tous les milieux qu'ils occupent. Localisées le long des côtes maritimes, la majorité des espèces sont benthiques et se rencontrent au-dessus de -50 m de profondeur, un grand nombre vivant par ailleurs dans des zones proches de la surface.

Si beaucoup de ces espèces (très colorées) vivent sous les tropiques parmi les récifs coralliens, 24 espèces réparties en 11 genres se rencontrent le long des côtes européennes. Les labridés européens ont une longévité assez faible (moyenne de 3 à 5 ans en milieu naturel) et sont en général de taille moyenne (de 15 à 50 cm à l'état adulte) (**tableau 1.I**). De nombreuses espèces sont plus petites encore ; par exemple, les espèces du genre *Symphodus* (principales espèces en Méditerranée) ne dépassent généralement pas 15 cm, pour un âge maximal de 8

ans ; *Symphodus tinca* serait l'exception en atteignant l'âge de 15 ans et la taille de 35 cm (Michel *et al.*, 1987).

Tableau 1.I. Caractéristiques générales des labridés européens : 21 espèces sur 24 sont décrites ici car 3 espèces (*Diastodon sp.*, *Pseudolepidaplois sp.* et *Centrolabrus trutta*) se rencontrent presque exclusivement sur les côtes de Madère. Toutes les espèces européennes font partie de la sous-famille des Labrinés à l'exception de *Coris julis*, *Thalassoma pavo* et *Xyrichthys novacula* qui appartiennent aux Corinés (tableau adapté, d'après Michel *et al.*, 1987).

General characteristics of European labrid fishes : 21 species out of 24 are described here because 3 species (Diastodon sp., Pseudolepidaplois sp. and Centrolabrus trutta) are observed almost exclusively on the coasts of Madeira. All the European species belong to the Labrinae subfamily, excepted for Coris julis, Thalassoma pavo et Xyrichthys novacula that belong to the Corinae subfamily (table adapted, after Michel et al., 1987).

	Espèce	Nom commun français	Taille (cm)	Distribution géographique	Habitat
1	<i>Symphodus rostratus</i>	Sublet groin	13	Méditerranée (MED), sp. endémique	herbiers-roches
2	<i>S. roissali</i>	Crénilabre à cinq taches	18	MÉD, sp. endémique	roches (-1 à -6 m)
3	<i>S. ocellatus</i>	Crénilabre ocellé	12	MÉD, sp. endémique	roches (herbiers)
4	<i>S. tinca</i>	Crénilabre tanche	35	MÉD, Atlantique (ATL)	roches (herbiers)
5	<i>S. mediterraneus</i>	Crénilabre méditerranéen	16	MÉD, ATL ibérique	roches-herbiers
6	<i>S. cinereus</i>	Crénilabre cendré	15	MÉD, ATL ibérique	sable (herbiers)
7	<i>S. doderleini</i>	Crénilabre de Doderlein	10	MÉD (faible densité)	herbiers (sable)
8	<i>S. melops</i>	Crénilabre melops	25	ATL, MÉD (faible densité ?)	roches-herbiers
9	<i>S. bailloni</i>	Crénilabre de Baillon	20	ATL, MÉD espagnole	herbiers
10	<i>S. melanocercus</i>	Crénilabre à queue noire	14	MÉD, sp. endémique	roches-herbiers
11	<i>Labrus merula</i>	Labre merle	45	MÉD, ATL ibérique	roches-herbiers
12	<i>L. viridis</i>	Labre vert	47	MÉD, ATL (faible densité)	roches (herbiers)
13	<i>L. bergylta</i>	Vieille commune	60	ATL, MÉD	roches-herbiers
14	<i>L. bimaculatus</i>	Vieille coquette	40	ATL nord et subtropical, MÉD	roches-herbiers
15	<i>Coris julis</i>	Girelle commune	25	MÉD, ATL (faible densité ?)	roches (sable -100m)
16	<i>Thalassoma pavo</i>	Girelle paon	20	MÉD, ATL oriental	roches-herbiers
17	<i>Xyrichthys novacula</i>	Rason	30	MÉD, ATL oriental	sable (herbiers)
18	<i>Ctenolabrus rupestris</i>	Cténolabre	18	ATL, MÉD (faible densité)	roches (herbiers)
19	<i>Centrolabrus exoletus</i>	Centrolabre	15	ATL nord (sp. endémique)	roches-herbiers
20	<i>Lappanella fasciata</i>	Lappanelle	14	MÉD, ATL	roches à + de 100 m
21	<i>Acantholabrus palloni</i>	Acantholabre	25	ATL, MÉD (faible densité)	roches, vase -150 m

En Méditerranée, l'habitat des labridés est majoritairement constitué par les milieux rocheux (falaises, éboulis, anfractuosités). Certaines espèces vivent cependant dans des zones à végétation abondante (herbier de posidonies, prairies à laminaires, zostères). D'autres, rares, sont localisées dans les zones sableuses nues (**tableau 1.I**).

Essentiellement carnivores, contrairement aux scaridés (herbivores), les labridés sont principalement planctophages. Néanmoins, un bon nombre d'espèces se nourrissent de petits mollusques, crustacés, vers, œufs, voire d'oursins. D'autres encore, de plus grande taille, ont développé un comportement prédateur et sont ichtyophages.

La prédation sur les labridés est variable mais concerne surtout les espèces de petite taille, proies notamment de certains grands labridés. Cependant, en milieu méditerranéen, contrairement au milieu corallien, la prédation est faible car la plupart des labridés sont assez mimétiques par rapport à leur environnement qui par ailleurs comporte de nombreuses caches possibles (anfractuosités, herbiers).

Les labridés ne sont pas des poissons réellement grégaires. Cependant, en dehors des périodes de reproduction, lorsqu'ils recherchent leur nourriture, les individus jeunes et les espèces de petite taille s'associent souvent en petits bancs peu structurés pour se déplacer de manière erratique. Ainsi, des individus territoriaux et agressifs l'un envers l'autre durant les phases de la reproduction (*Symphodus ocellatus*, *S. tinca*) peuvent déambuler de concert lors des comportements alimentaires (Budaev, 1997 ; Budaev & Zworykin, 1998).

1.2.2. Rappel concernant la reproduction des poissons ovipares

Deux variables importantes relatives à la reproduction permettent de classer les différentes espèces de poissons ovipares et globalement de constituer, chez les labridés, deux groupes : celui des labridés tropicaux et celui des labridés européens.

1.2.2.a.- Types de pontes

La première de ces variables concerne le type de pontes, qui peut être démersale (sur substrat) ou planctonique (en pleine eau). Ces deux grands systèmes de reproduction sont présents chez les labridés européens. En effet, si les pontes de type démersal (chez les *Symphodus* et les *Labrus*) prédominent tout autour de l'Europe, au nord comme au sud, *Coris julis*, *Thalassoma pavo* et *Xyrichtys novacula* sont des labridés pondant des œufs planctoniques, système très majoritairement représenté chez les labridés dans le reste du monde. Ces trois espèces représentent donc (suivant les connaissances actuelles des très nombreux labridés tropicaux) l'unique point de contact véritable entre les deux systèmes de pontes. La Méditerranée et l'Atlantique oriental sont ainsi les seules zones géographiques où coexistent les deux types de pontes.

Cette coexistence des deux systèmes en Méditerranée et le long des côtes européennes de l'Atlantique oriental permet de comparer, chez des labridés vivant dans des environnements similaires, l'évolution des stratégies de reproduction des espèces à pontes démersales ou planctoniques. Ainsi, on pouvait s'attendre à ce que les comportements reproducteurs et sociaux soient corrélés à tel ou tel type de ponte. Lejeune (1985) l'a mis en évidence chez les labridés des genres *Symphodus* et *Coris*, Michel *et al.* (1987) chez les espèces du genre *Labrus*, et Wernerus (1989) chez *Thalassoma pavo*.

Chez les espèces à pontes démersales, le mâle féconde les œufs après que la femelle ait pondu dans le nid ou sur le substrat. Ici, le mâle parade peu et les femelles réalisent des manœuvres d'approche (**fig.1.1**). Il prodigue à la ponte des soins parentaux plus ou moins évolués (ventilation, défense du nid). Dans ce cas, le faible taux de progéniture est compensé par le fait que sa probabilité de survie est augmentée par les soins parentaux (stratégie démographique tendant vers le type K). Pour ces espèces, la reproduction dure généralement toute la journée.

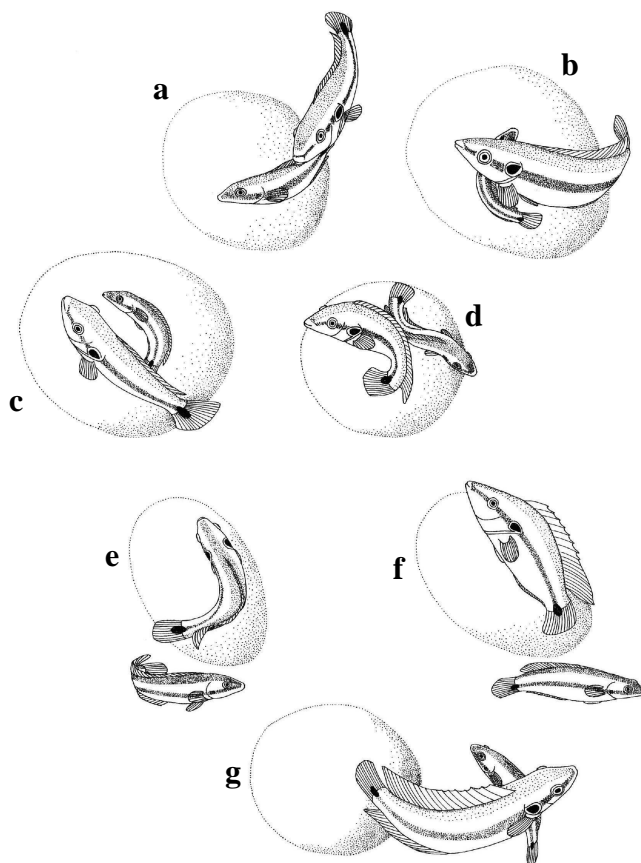


Fig.1.1. Séquence comportementale illustrant la parade sexuelle typique (quelques secondes) d'un couple de *Symphodus ocellatus* au dessus du nid. **a.** Le grand mâle guide la femelle dans le nid ; **b.** celle-ci fouille le nid de sa bouche ; **c.** elle pond ensuite ses œufs au centre du nid ; **d.** dans la seconde, le mâle recouvre les œufs de son sperme ; **e.** la femelle quitte le nid ; **f.** le mâle entame une nouvelle manœuvre d'approche auprès de la femelle ; **g.** celle-ci va pondre à nouveau dans le nid (jusqu'à 3 fois de suite) ou s'éloigner vers des territoires voisins (dessiné par A.-M. Massin d'après diapositives réalisées par M. Bockiau à partir de séquences vidéo de D. Bay).

*Behavioural sequence illustrating the typical sexual courtship (a few seconds) above the nest in a pair of *Symphodus ocellatus*. a. The large male guides the female into the nest; b. she forages the nest with her mouth; c. then she spawns her eggs in the centre of the nest; d. in a second, the male covers the eggs with his sperm; e. the female leaves the nest; f. the male initiates a new approach near the female; g. this one will spawn again in the nest (up to 3 times in succession) or will move away towards nearby territories (drawn by A.-M. Massin after slides selected by M. Bockiau from D. Bay's video sequences).*

Par contre, chez les espèces à pontes planctoniques (œufs flottants et abandonnés dans le milieu ambiant), les parades des mâles sont importantes (**fig.1.2**) : la ponte par la femelle et la fécondation par le mâle sont simultanées, au cours d'une rapide montée à la verticale dans la colonne d'eau. Les œufs fécondés sont dans ce cas beaucoup plus nombreux que chez les pondeurs d'œufs démersaux. Cependant, les risques de mortalité sont également beaucoup plus importants, vu l'absence totale de soins parentaux (stratégie de type r). Ici, les activités sexuelles sont plutôt limitées à une brève partie de la journée, par exemple durant la tombée de la nuit, période où les risques de prédation sont moindres.

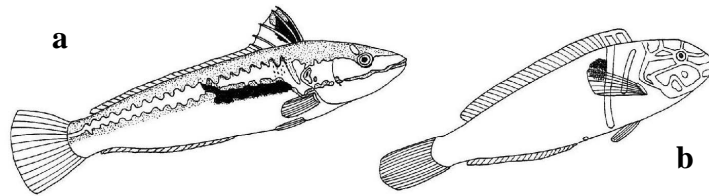


Fig.1.2. Parades sexuelles chez les espèces à pontes planctoniques (œufs flottants et abandonnés dans le milieu ambiant après expulsion). Les parades des mâles terminaux issus de l'inversion sexuelle (hermaphrodisme protogyne) sont élaborées et très voyantes. **a.** *Coris julis* : mâle terminal (girelle royale) en parade sexuelle. Sa nageoire dorsale est hérissée ; **b.** *Thalassoma pavo* : mâle terminal en parade sexuelle. En période de reproduction, celui-ci entame des bonds vers le haut ou des loopings lors de la rencontre d'une femelle (dessiné par A.-M. Massin d'après diapositives Aquarium ULg.).

Sexual courtship in species with planktonic spawning (eggs floating and released in water by expulsion). The courtship of the large males, resulting from the sexual inversion (protogynous hermaphroditism fishes) are elaborate and very conspicuous. a. Coris julis: male (rainbow wrasse) in sexual courtship. Its dorsal fin is erected; b. Thalassoma pavo: male in sexual courtship. During the reproductive season, this one starts jumping or looping to the surface when it meets a female (drawn by A.-M. Massin after slides from Ulg. Aquarium).

1.2.2.b.- Inversions sexuelles et gonochorisme

La deuxième variable et point de comparaison pour les labridés concerne l'éventuel changement de sexe au cours de la vie de l'animal.

Ainsi, on distingue chez les poissons ovipares :

- l'**hermaphrodisme synchrone**, où les deux sexes sont fonctionnels simultanément chez le même individu ; la fécondation est ici le plus souvent croisée (deux individus se fécondent mutuellement) même si l'autofécondation est possible (cas exceptionnel). *Serranus scriba* (serran écriture), poisson serranidé méditerranéen partageant le même habitat que la plupart des labridés méridionaux, est un bel exemple d'hermaphrodisme synchrone (Havelange & Voss, 1993). Ce système est inconnu chez les labridés ;
- l'**hermaphrodisme séquentiel protandre**, où les tissus mâles sont fonctionnels au cours de la vie du poisson avant les tissus femelles. Cette catégorie d'hermaphrodisme est la plus répandue chez les poissons téléostéens et notamment chez la plupart des sparidés méditerranéens : daurades, sars ou encore les saupes (Sellami & Bruslé, 1975). Pourtant, aucun cas de ce type n'est répertorié chez les labridés étudiés et connus ;
- l'**hermaphrodisme séquentiel protogyne**, où les tissus femelles sont fonctionnels durant la première partie de la vie de l'individu puis cessent leur activité ; les tissus mâles deviennent alors fonctionnels. Remarquons

que chez les espèces où tous les mâles sont issus de l'inversion sexuelle des femelles (mâles secondaires), la protogynie est dite stricte et on parle de monoandrie. Ici, il y a un seul type de mâles et ils sont tous passés par «l'état femelle». Par contre, si certains mâles sont nés comme tels (mâles primaires), on parle alors de diandrie. Lorsque les mâles secondaires diffèrent par leur livrée (livrée très colorée, dite terminale) et surtout leur grande taille par rapport aux individus initiaux (mâles primaires et femelles), on est dans une situation d'hermaphrodisme séquentiel protogyne non strict. La girelle (*Coris julis*) est un des premiers cas connus d'hermaphrodisme séquentiel protogyne non strict chez les labridés européens (Lejeune, 1985) ;

- le **gonochorisme**, où il n'y a pas de changement de sexe au cours de l'ontogenèse. Comme les sexes dans ce cas sont toujours nettement séparés, il n'y a que des mâles primaires (gonochorisme vrai). On se trouve donc dans un système monoandrique, système au sein duquel les relations sociales sont souvent plus organisées que chez les espèces diandriques. Si ce système n'est pas répertorié chez les labridés tropicaux, il regroupe cependant les espèces méditerranéennes du genre *Symphodus* (pour *S. ocellatus*, voir Bentivegna & Benedetto, 1989), à l'exception de *S. melanocercus*. Ce *Symphodus* déparasite avec sa bouche d'autres poissons et notamment les labridés, comme *Symphodus tinca* (**fig.1.3**). Ce poisson, le plus actif des poissons-nettoyeurs labridés européens, sans être le seul (Galeote & Otero, 1998), est en effet hermaphrodite protogyne et il ne construit jamais de nid (Lejeune & Voss, 1980).

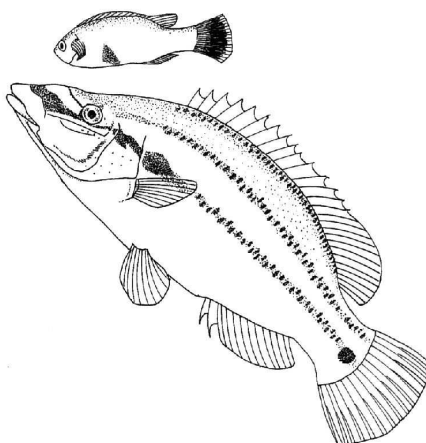


Fig.1.3. Le *Symphodus melanocercus* passe sa journée à déparasiter avec la bouche d'autres poissons comme ici par exemple, le labridés *Symphodus tinca*. Ce poisson-nettoyeur, le seul *Symphodus* hermaphrodite protogyne ne construit jamais de nid. L'attitude « tête vers le haut » du poisson nettoyé est typique chez les *tinca* mais d'autres espèces peuvent adopter une position « tête vers le bas » (dessiné par A.-M. Massin d'après diapositive Aquarium ULg.).

Symphodus melanocercus spends the day cleaning other fish with the mouth, such as wrasse *Symphodus tinca*. This cleaner-fish, the only protogynous hermaphroditic *Symphodus* fish, never builds nest. The head-up attitude of cleaned fish is typical in the *tinca* species, but other fish may adopt a head-downward position (drawn by A.-M. Massin after slide from Ulg. Aquarium).

Si les particularités comportementales au niveau de la reproduction sont fonction des deux variables biologiques définies ci-dessus, l'inverse peut être vrai aussi. On peut en effet parfois observer des «pressions comportementales» sur des paramètres physiologiques. Ainsi, les individus mâles plus âgés issus de l'inversion sexuelle (hermaphrodisme protogyne) sont de plus grande taille et seraient avantagés durant les comportements reproducteurs. En effet, les grands mâles monopolisent la reproduction et augmentent alors l'intensité de la sélection sexuelle (Warner *et al.*, 1975). Partant de l'hypothèse de l'avantage de la taille (*size-advantage hypothesis*), l'hermaphrodisme serait donc une adaptation biologique chez ces espèces.

Suivant une même logique, l'absence, chez une espèce, de changement de sexe successif (gonochorisme) pourrait être alors indirectement reliée aux soins parentaux prodigués généralement par le mâle nidificateur. Ainsi, on a pu constater que chez les *Symphodus* qui construisent des nids, les soins parentaux prodigués entraînent une réduction de l'intensité de la sélection sexuelle entre grands et petits mâles. Des individus nés mâles, et donc de taille plus proche de celle des femelles, auraient aussi un certain succès reproducteur. Ce fait est partiellement confirmé chez trois espèces gonochoriques (*Symphodus ocellatus*, *S. roissali* et *S. tinca*) par l'étude de Warner et Lejeune (1985). Ces mêmes auteurs ainsi que Wernerus (1989) démontrent que chez *Symphodus melanocercus*, les grands mâles ont réellement plus de succès que les petits mâles. Or, ce poisson est le seul *Symphodus* hermaphrodite protogyne diandrique : il est non nidificateur et ne prodigue pas de soins parentaux.

1.2.3. Patrons de coloration des labridés

Comme nous le rappelions (Yliff *et al.*, 1997a), chaque type social a en général une livrée spécifique, les patrons de coloration variant suivant le sexe ou le type de mâle (dichromatisme), l'âge et la saison (dichromatisme non permanent). Les livrées arborées peuvent également dépendre des motivations de l'individu (livrées caractéristiques de l'activité comportementale, du stress, etc.). Par ailleurs, on a relevé chez des *Symphodus* méditerranéens (*S. ocellatus* et *S. cinereus*) une certaine propension au polymorphisme : 5 % des *ocellatus* présentent une livrée uniforme rouge ou orange et 3 % des *cinereus* sont vert pomme (Michel *et al.*, 1982).

Ainsi, chez les labridés européens, on distingue 2 types de livrées (**fig.1.4**) :

- (a) la livrée initiale arborée par les juvéniles (individus immatures), les femelles (individus matures produisant des œufs) et certains mâles adultes non territoriaux (individus matures, aptes à féconder les œufs des femelles) ;
- (b) la livrée terminale, plus colorée, caractérisant les mâles territoriaux nidificateurs et certains mâles adultes non territoriaux. Remarquons que, malgré sa permanence chez certaines espèces, la livrée du mâle territorial est souvent rehaussée et plus brillante en période de reproduction.

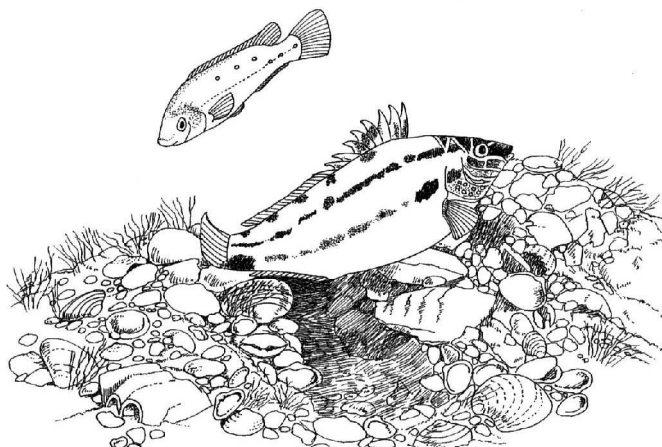


Fig.1.4. Chez *Symphodus cinereus* (espèce nidifiant sur les étendues de sable situées près des herbiers de Posidonies), le dimorphisme sexuel est caractérisé par la plus grande taille du mâle, par la présence d'importantes bandes sombres sur le corps et d'une tache noire sur la nageoire caudale. Ici, un couple parade au-dessus du nid en décrivant des cercles concentriques (dessiné par A.-M. Massin d'après diapositives Aquarium ULg.).

In Symphodus cinereus (species nesting on the sandy areas close to the Posidonia), the sexual dimorphism is characterised in the male by its bigger size, by the presence of significant dark lines and by a black spot on the caudal fin. Here, a pair displays around the nest while drawing concentric circles (drawn by A.-M. Massin after slides from Ulg. Aquarium).

1.2.4. Structures sociales des mâles chez les labridés européens

Suivant la morphologie, la taille, la livrée et les comportements des labridés étudiés, on peut distinguer principalement :

- (1) les **mâles territoriaux ou territoriaux nidificateurs** (les plus grands), géniteurs «attitrés», défendant leur territoire durant la période de reproduction et assurant éventuellement (pour les espèces nidificatrices) la construction, la défense du nid et les soins parentaux. De plus, les mâles nidificateurs sont polygames et forment au printemps de petites arènes de reproduction disposées en mosaïques (territoires jointifs). En effet, ces mâles ne sont territoriaux qu'au moment de la période d'activité sexuelle et forment des agrégations de petits territoires sur des sites précis où les femelles se rendent pour pondre librement, attirées par les parades des premiers ;
- (2) les **mâles parasites ou opportunistes**, petits mâles chassés par les mâles territoriaux et se reproduisant soit par «fécondation éclair» ou vol de ponte (*streaking*) (**fig.1.5**), soit par «fécondation sournoise» ou vol de femelle (*sneaking*). Ces stratégies de reproduction dites alternatives peuvent avoir plus ou moins de succès en fonction des contingences environnementales du moment ; par exemple, l'élévation de la température de l'eau augmente la vitesse d'éclosion des œufs (voir seconde partie de l'article). Elles sont facilitées chez les petits mâles parasites par une livrée proche de celle des

femelles, favorisant pour ces mâles l'approche du nid convoité (Michel, 2000) ;

- (3) les **mâles satellites** ou *helpers* que l'on rencontre exclusivement chez des *Symphodus* comme *S. ocellatus* et *S. tinca* (mâles intermédiaires souvent de taille respectable mais moins colorés que le mâle nidificateur). Tolérés autour du nid par le mâle territorial, ils contribueraient à attirer les femelles et à écarter les mâles initiaux (Michel *et al.*, 1987 ; Taborsky *et al.* (1987) ; Bentivegna *et al.*, 1989).

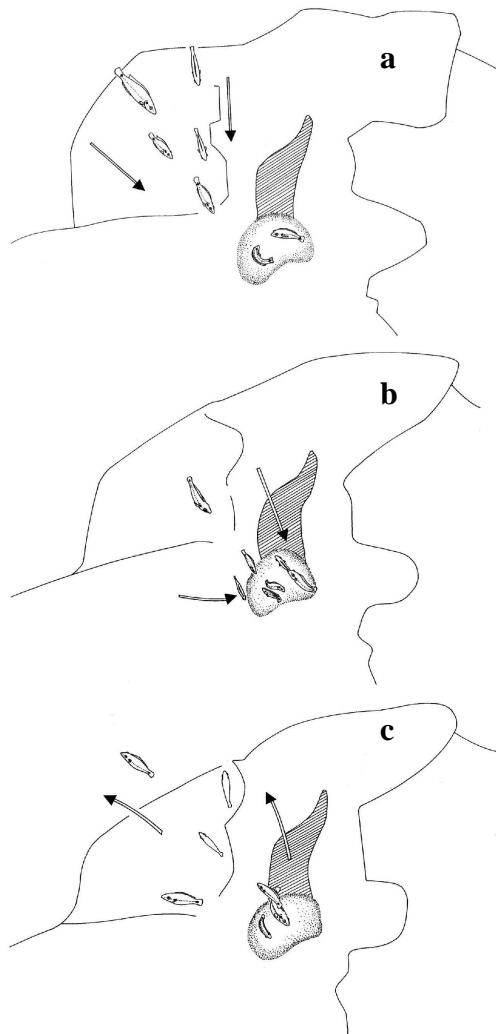


Fig.1.5. Séquence comportementale illustrant le comportement reproducteur alternatif par « fécondation éclair » ou vol de ponte (*streaking*) chez les mâles parasites de *Symphodus ocellatus*. L'action, très rapide, ne dure pas plus d'une seconde. **a.** Cinq mâles parasites plongent sur le nid occupé par le mâle nidificateur et une femelle ; **b.** les mâles parasites déposent presque simultanément leur laitance en quelques centièmes de seconde ; **c.** ces mâles ressortent aussi vite du nid, chassés violemment par le mâle nidificateur (dessiné par A.-M. Massin d'après diapositives réalisées par M. Bockiau à partir de séquences vidéo de D. Bay).

Behavioural sequence illustrating the alternative reproductive behaviour by "flash spawning" or brood stealing in the sneaker males of Symphodus ocellatus. The very fast action does not last more than one second. a. Five sneaker males dive into the nest occupied by the nesting male and a female; b. the sneaker males spawn almost simultaneously in a few hundredths of a second; c. these males arise also quickly from the nest, driven out violently by the nesting male (drawn by A.-M. Massin after slides selected by M. Bockiau from D. Bay's video sequences).

Si l'on ajoute aux patrons de coloration et aux structures sociales des mâles (mâles territoriaux ou territoriaux nidificateurs, mâles parasites et mâles satellites) les deux grandes variables présentées ci-dessus (types de pontes démersales ou planctoniques et changement éventuel de sexe successif durant la vie du poisson), on est alors en mesure de définir le patron de sexualité de l'espèce, patron qui peut néanmoins varier selon les populations considérées (**tableau 1.II**).

Le **tableau 1.II** définit un patron de sexualité précis pour la plupart des 21 espèces présentées ici. Le *Symphodus roissali*, par exemple, peut être défini comme étant une espèce à pontes démersales, gonochorique (absence de changement de sexe), dichromatique temporaire, avec des mâles nidificateurs (nids élaborés) formant au printemps des agrégations de petits territoires sur des sites précis où les femelles se rendent pour pondre librement, attirées par les parades de ces mâles. Ceux-ci prodiguent également les soins parentaux (garde du nid et ventilation des œufs). Enfin, cette espèce recourt aux stratégies de reproduction alternatives par l'intermédiaire des petits mâles parasites.

Tableau 1.II. Caractéristiques sexuelles et périodes de reproduction des labridés européens, principalement méditerranéens. Les données concernant les périodes de reproduction s'appuient sur des observations de terrain réalisées en Corse (Calvi) par Lejeune (1985), Michel *et al.* (1987) et Wernerus (1989) sauf pour les espèces 8, 9, 12, 13 et 18 à 21 dont les données proviennent des études de gonades réalisées par Quignard (1966). ♂T nid, surface : mâle territorial construisant un nid élaboré ou aménageant une surface de ponte ; ♂S : mâle satellite ; ♂p : mâles parasites ; ♀ls ou ♀harem : femelles libres ou formant un harem ; ? : données non disponibles ou partielles (tableau adapté, d'après Michel *et al.*, 1987).

Sexual characteristics and reproductive periods in European labrid fish, particularly from the Mediterranean sea. Data for reproductive periods were established by field observation conducted in Corsica (Calvi) by Lejeune (1985), Michel et al. (1987) and Wernerus (1989) excepted for species 8, 9, 12, 13 and 18 to 21, data of which are from Quignard's gonadal studies (1966). ♂T nid, surface: territorial male which builds an elaborate nest or adapts spawning surface; ♂S: satellite male; ♂p: sneaker males; ♀ls or ♀harem: free females, or grouped in a harem; ?: not available or partial data (table adapted, after Michel et al., 1987).

	Espèce	Type de pontes	Hermaphroditisme protogyne	Dichromatisme	Systèmes sociaux	Période de reproduction
1	<i>S. rostratus</i>	démersale	non	non	♂T nid, ♂p, ♀ libres (ls)	mars-juin: 4 mois
2	<i>S. roissali</i>	démersale	non	temporaire	♂T nid., ♂p, ♀ls	mars-mai: 3 mois
3	<i>S. ocellatus</i>	démersale	non	permanent	♂T nid., ♂S, ♂p, ♀ls	mai-juillet: 3 mois
4	<i>S. tinca</i>	démersale	non	temporaire	♂T nid, surface, ♂p, ♀ls	avril-juillet: 4 mois
5	<i>S. mediterraneus</i>	démersale	non	permanent	♂Tnid, ♂p, ♀ls	avril-juillet: 4 mois
6	<i>S. cinereus</i>	démersale	non	temporaire	♂Tnid, ♂p, ♀ls	avril-juillet: 4 mois
7	<i>S. doderleini</i>	démersale	non	non	♂T nid (abandonné), ♀ls	avril-juillet: 4 mois
8	<i>S. melops</i>	démersale	non	permanent	♂T nid, ♂p, ♀ls	avril-juillet: 4 mois
9	<i>S. bailloni</i>	démersale	non	temporaire	♂T nid ?, ♀ls	? printemps ?
10	<i>S. melanocercus</i>	démersale	oui : diandrie	temporaire	♂T pas de nid, ♂p, ♀ls	mars-juin: 4 mois
11	<i>L. merula</i>	démersale	oui : monoandrie	non	♂T cavité de ponte, ♀ls	mars-juin: 4 mois
12	<i>L. viridis</i>	démersale	oui : monoandrie	non	♂T pas de nid, ♀ls	avril-juillet: 4 mois
13	<i>L. bergylta</i>	démersale	oui : monoandrie	non	♂T surface, ♀ harem	mai-août: 4 mois
14	<i>L. bimaculatus</i>	démersale	oui : diandrie	permanent	♂T nid, ♀ harem	mai-août: 4 mois
15	<i>C. julis</i>	planctonique	oui : diandrie	permanent	♂T pas de nid, ♂p, ♀ls	avril-septembre: 6 mois
16	<i>T. pavo</i>	planctonique	oui : diandrie	permanent	♂T pas de nid, ♂p, ♀ls	juin-août: 3 mois
17	<i>X. novacula</i>	planctonique	oui : monoandrie	temporaire	♂T pas de nid, ♀ harem	juin-août: 3 mois
18	<i>C. rupestris</i>	démersale	non	non	♂T pas de nid, ♂p, ♀ls	février-juillet: 6 mois
19	<i>C. exoletus</i>	démersale	non	permanent	♂T idem, ♂p, ♀ groupe ?	mai-juillet: 3 mois
20	<i>L. fasciata</i>	?	?	non	territoire ? groupes ♂ ♀ ?	? avril-mai: 2 mois ?
21	<i>A. palloni</i>	?	?	?	territoire ? groupes ♂ ♀ ?	? printemps ?

Parlant des stratégies de reproduction alternatives, signalons que van den Berghe (1988) a décrit chez *Symphodus tinca* une tactique de reproduction peu connue, qu'il a nommée «piratage» des nids. Ce «piratage» consiste pour un mâle non nidificateur à s'approprier provisoirement des nids construits par d'autres, généralement des nids où règne une activité intense et propice à la reproduction, pour y féconder les œufs déposés par les femelles. Quand les femelles diminuent leur activité, le nid est alors abandonné par le pirate, laissant les œufs qu'il a fécondés aux soins et à la protection du propriétaire.

Ce comportement rare est toujours l'affaire de mâles puissants et de grande taille qui engagent des combats de bouches identiques à ceux observés chez *Symphodus ocellatus* (fig.1.6) avec le mâle territorial nidificateur. Cette situation chez *S. tinca* peut aboutir à un changement de propriétaire du territoire et du nid.

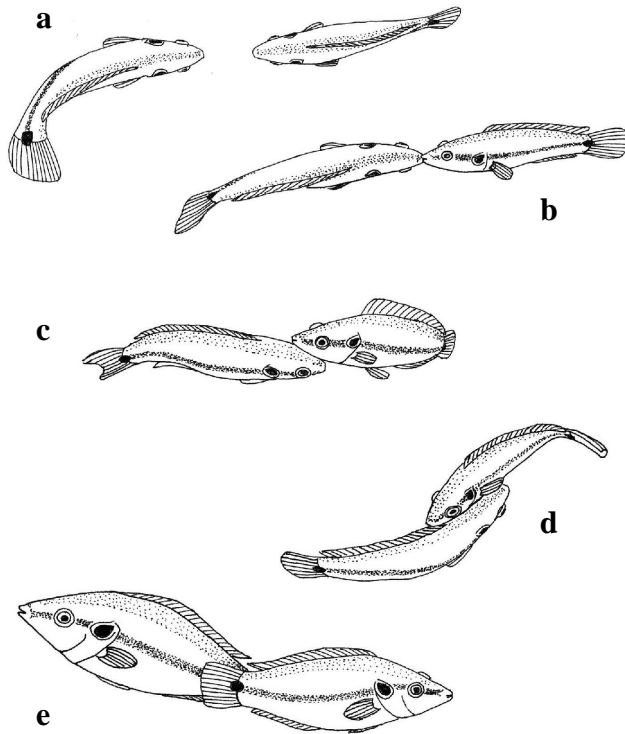


Fig.1.6. Séquence comportementale illustrant un « combat de bouches » (quelques secondes) entre deux mâles territoriaux nidificateurs de *Symphodus ocellatus*. **a.** Approche frontale de deux individus à la frontière de leur territoire ; **b.** les poissons se saisissent par la bouche ; **c.** l'individu de gauche tente de repousser son adversaire vers le haut ; **d.** les poissons se frôlent latéralement et la situation s'apaise rapidement ; **e.** les mâles regagnent chacun leur territoire respectif (dessiné par A.-M. Massin d'après diapositives réalisées par M. Bockiau à partir de séquences vidéo de D. Bay).

Behavioural sequence illustrating "mouth-fighting" (duration a few seconds) between two territorial nesting males of Symphodus ocellatus. a. frontal approaches of the two individuals at the border of their territories; b. the fishes size themselves by the mouth; c. the individual on the left tries to push its adversary upwards; d. the fishes pass very close to themselves laterally and the situation calms down quickly; e. both males regain their respective territory where lies their nest (drawn by A.-M. Massin after slides selected by M. Bockiau from D. Bay's video sequences).

Cette tactique de reproduction à grand succès, d'après les données et les photographies recueillies au cours de plusieurs saisons de reproduction (van den Berghe, 1991), présenterait trois grands avantages pour le protagoniste : celui-ci ne perd ni de temps, ni d'énergie par la construction d'un nid, il peut choisir un nid qui a beaucoup de succès et en plus ne prodigue pas de soins parentaux. Cela lui permet de visiter ensuite le territoire d'un autre mâle nidificateur et ainsi de suite.

En outre, Taborsky *et al.* (1987) ont également observé un quatrième groupe d'individus mâles chez *Symphodus ocellatus*. Cependant, ces mâles seraient non-reproducteurs. Ils ont des caractéristiques méristiques (mesure des tailles des individus) proches de celles des mâles satellites ou des mâles parasites ainsi que des patrons de coloration similaires ou légèrement plus pâles. Ces mâles ne restent pas près des nids et n'ont aucune activité sexuelle. La majorité de leur temps est consacrée aux activités alimentaires.

1.3.- Apport des M.N.T. dans l'étude de la dynamique de nidification

Le canal perceptif le plus couramment utilisé chez les labridés pour la communication à courte, à moyenne et même à longue distance est la vision. Les études au microscope électronique de la structure rétinienne de *Symphodus ocellatus* et *Symphodus cinereus* le confirment. Elles ont mis en évidence l'existence de plusieurs types de cellules sensibles réceptrices : bâtonnets, cônes courts, cônes longs, cônes doubles (Dave, 1990). Cette importante diversité des cônes est le signe de possibilité discriminatoire des couleurs, possibilité confirmée par des tests comportementaux de discrimination (Michel et Voss, 1989 ; Ylieff *et al.* 1998a ; Michel, 2000). En outre, le sens olfactif semble très peu développé chez les poissons labridés (Ridet et Bauchot, 1984).

La vision, moyen de communication intraspécifique généralement très développé pour les poissons vivant dans des eaux claires et translucides, participe donc à la plupart des comportements exhibés chez les labridés et est, par conséquent, impliquée dans les comportements de reproduction. Michel (2000) a ainsi montré que les conduites comportementales (et notamment reproductrices) des mâles territoriaux de *S. ocellatus* sont orientées par une teinte particulière, le rouge en l'occurrence. Ce rouge vif qui borde les ocelles operculaires des mâles territoriaux possède en effet un rôle déterminant dans la communication optique chez *S. ocellatus*.

Dès lors, sachant que les différentes couleurs qui composent la lumière blanche sont successivement absorbées avec l'augmentation de la profondeur (le rouge disparaît au-delà de -10 m, il est suivi de l'orange, du jaune, du vert, de l'indigo ; seul le bleu subsiste au-delà de -80 m, avant l'obscurité totale), on comprend aisément le rôle de facteur limitant joué par ce paramètre physico-chimique sur la répartition dans la colonne d'eau des zones de reproduction. Le signal rouge de *S. ocellatus* ne sera en effet efficace que dans la portion de la colonne d'eau où la longueur d'onde lumineuse est visible et détectée par le poisson.

Michel (2000) comme bon nombre d'autres auteurs ont ainsi constaté que la plupart des mâles territoriaux chez *S. ocellatus* nidifient au-dessus de -10 m, majoritairement entre 5 et 8 m. De plus, ce phénomène de répartition des nids semble varier au cours de la saison de reproduction.

Les méthodes basées sur les Modèles Numériques de Terrain (M.N.T.) paraissent donc bien indiquées pour appréhender sur un secteur bien délimité les processus de répartition dans l'espace et de distribution dans le temps des nids du crénilabre ocellé (Ylieff *et al.*, 1997b). Technique issue des récents progrès des sciences de l'ordinateur, la modélisation numérique de terrain ou d'habitat, utilisant des logiciels de topographie tel *SURFER*[®] (*Surface Mapping System*), permet d'obtenir, comme nous allons le voir, des représentations infographiques tridimensionnelles d'un site de reproduction. Ces représentations seront des aides très efficaces à la compréhension des phénomènes de répartition et de distribution des nids de labridés comme *S. ocellatus*.

2.- MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1.- Situation et caractéristiques générales du site d'étude

Notre étude a été conduite à partir de la Station de Recherches Sous-marines et Océanographiques de l'Université de Liège (STARESO) basée en Haute-Corse, à proximité de la ville de Calvi (CORSE, FRANCE) (fig.1.7).

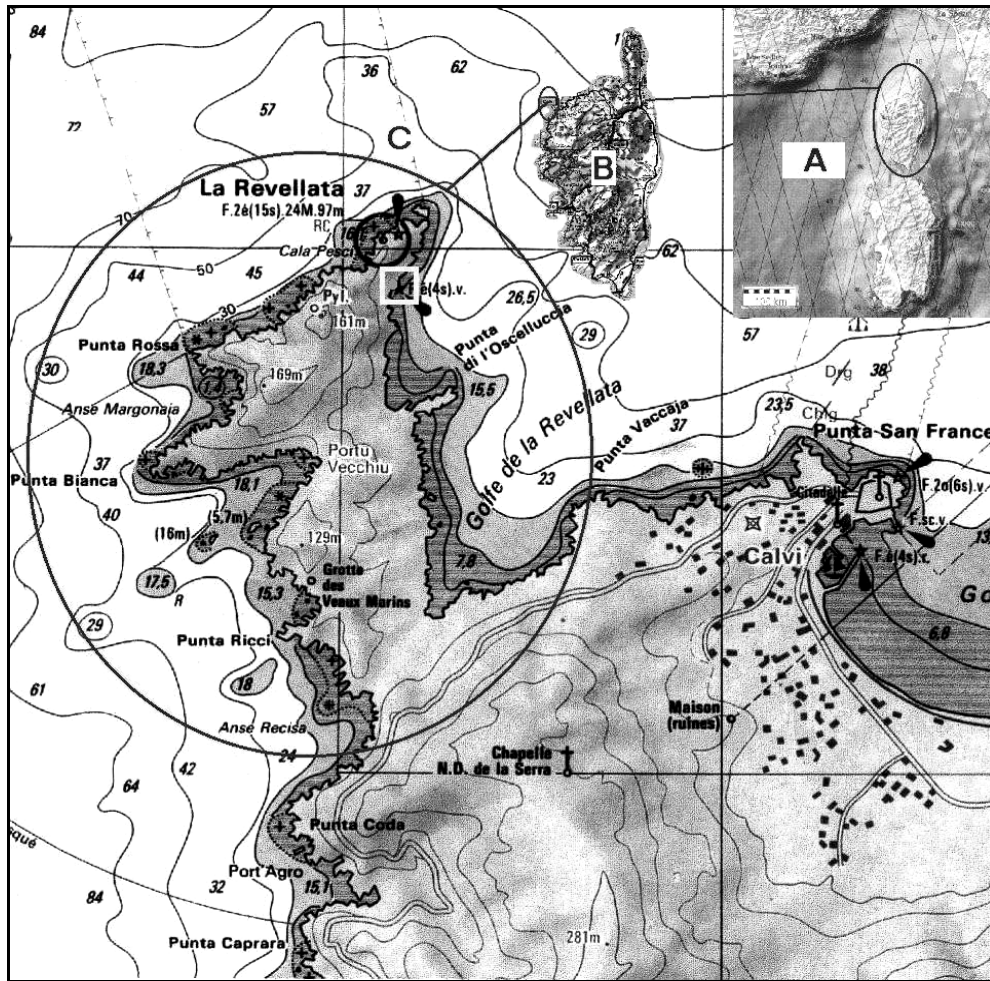


Fig.1.7.⁸ Situation géographique du site d'étude. Carte A : la Corse est située au large des côtes italiennes et françaises à environ 200 km au sud-est de Nice ; carte B : la petite ville de Calvi se trouve au nord-ouest, en Haute-Corse (partie nord de l'île) ; carte C : STARESO (point dans le carré) est implantée au bord de la mer sur la face est du massif de la pointe de la Revellata, en contrebas du phare (petit cercle) ; le « Rocher de STARESO », zone de nos recherches sous-marines, se situe à 50 m au sud-est de la Station (dans le carré).

Geographical situation of the research site. Map A : Corsica is situated off Italian and French coasts at about 200 Km south of Nice; Map B : the little town of Calvi is in the north-west, in Haute-Corse (north part of the island); Map C : STARESO (point in the square) is implanted on the sea front on the east face of the Revellata rocky foreland, below lighthouse level (minor circle); the "Rocher de STARESO", the zone of our underwater research, is situated 50 m to the south-east of the Station (in the square).

⁸ Carte A : représentation d'une partie du bassin méditerranéen d'après Envisat (2001) ;
 Carte B : extrait de la carte routière et touristique de la FRANCE (MICHELIN, Bruxelles, 2000) ;
 Carte C : extrait de la carte marine 6970 P du S.H.O.M. (BREST, France, 1984) ; échelle : 1/38.700.

STARESO (42° 34' 51"N - 8° 43' 32"E) jouit d'une situation idéale puisqu'elle est implantée au bord de la mer sur la face est du massif de la pointe de la Revellata. La côte est formée de parois rocheuses granitiques qui s'enfoncent dans des eaux particulièrement propres et limpides jusqu'à des profondeurs moyennes de 8 m en face de la Station et de 30 m à l'extrémité de la pointe. Ces tombants et éboulis rocheux sont recouverts de végétation algale où prédomine le genre *Cystoseira*. Au-delà, l'herbier de posidonies (*Posidonia oceanica*) s'installe et s'étend en devenant de moins en moins dense jusqu'à l'isobathe de 38 m, faisant place alors à un fond de type sableux graveleux. Cette diversité de milieux est à la base de la spécialisation des différentes espèces de poissons et, notamment, des labridés.

2.2.- Matériel biologique : *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775)

2.2.1. Position systématique⁹

- CLASSE. **OSTÉICHTHYENS** (Poissons osseux)
- Sous-classe. **Actinoptérygiens**
- SUPER-ORDRE. **TÉLÉOSTÉENS**
- Ordre. **Perciformes**
- Sous-ordre. **Labroïdes**
- FAMILLE. **LABRIDÉS**
- Sous-famille. **Labrinés**
- Genre. *Symphodus*
- Espèce. *ocellatus*

2.2.2. Morphologie

Le corps est ovale et assez fortement comprimé latéralement. La tête est petite et courte, le museau est court et semble relevé. L'opercule porte une tache allongée de couleur brune ou noire. Le corps entier est souvent couvert de taches foncées, réunies en cinq zones transversales. La nageoire dorsale unique et allongée comporte de 13 à 16 rayons épineux précédant 8 à 11 rayons souples. Le bord supérieur de cette nageoire forme un angle aigu et, rabattu, peut atteindre chez les vieux mâles la base de la nageoire caudale. Le bord du voile de celle-ci est arrondi. Les nageoires pelviennes (ventrales) sont insérées en position thoracique, juste à l'aplomb de la base des nageoires pectorales. Elles atteignent l'anus chez les vieux mâles. Enfin, la nageoire anale forme un lobe aigu atteignant aussi chez les mâles la base du pédoncule caudale. La ligne latérale s'abaisse au niveau de la fin de la nageoire dorsale pour gagner le milieu de la caudale. La taille des mâles territoriaux nidificateurs ou des mâles satellites varie entre 7 et 13 cm (**fig.1.8**), les petits mâles parasites ou femelles mesurant entre 4 et 9 cm de long. La propulsion s'effectue principalement par le battement des nageoires pectorales, la nageoire caudale n'assurant qu'un rôle de gouvernail de direction. Ainsi, la nage ondulante et saccadée est très caractéristique : le poisson se déplace

⁹ D'après Nelson (1994).

par glissades successives. Ces mouvements ondulatoires pourraient constituer une réponse adaptative à l'agitation provoquée par le ressac, fréquente dans les milieux rocheux où vit notre crénilabre (Lejeune, 1985 ; Michel *et al.*, 1987).

2.2.3. Distribution géographique et biotope

S. ocellatus est fréquent dans tout le bassin méditerranéen; il abonde sur la côte occidentale de la Corse. Il est également très présent en Mer d'Azov et en Mer Noire (voir travaux de Zhuykov, 1990 ; Zhuykov & Panyushkin, 1991 ; Budaev, 1997 ; Budaev & Zworykin, 1998). On peut considérer néanmoins que c'est une espèce endémique exclusivement méditerranéenne (**tableau 1.I**).

S. ocellatus, poisson des côtes rocheuses, fréquente principalement des fonds situés entre -3 et -12 m parmi les grands éboulis rocheux recouverts d'algues du genre *Cystoseira* (**tableau 1.I**). Les mâles territoriaux affectionnent pour la construction de leurs nids les anfractuosités ou les grandes dalles inclinées couvertes de petites *Cystoseires*. On les rencontre peu en dessous des surplombs et dans les zones sombres.

2.2.4. Principales caractéristiques de la reproduction de l'espèce

Se référant au **tableau 1.II**, le patron de sexualité de *S. ocellatus* peut se définir comme suit :

S. ocellatus est une espèce

- **A pontes démersales:** pontes sur substrat ou dans un nid, par opposition aux pontes planctoniques (en pleine eau, les œufs flottants sont abandonnés dans le milieu) ;
- **gonochorique:** il n'y a pas de changement de sexe (hermaphrodisme) au cours de la vie de l'animal. Comme les sexes dans ce cas sont toujours nettement séparés, il n'y a que des mâles primaires (gonochorisme vrai) ;
- **dichromatique permanente:** il y a 2 livrées spécifiques (livrées initiales et terminales) suivant le sexe ou le type de mâle (mâles territoriaux, satellites et parasites) ;
- **nidificatrice:** durant la période de reproduction (mi-mai à mi-juillet), les mâles territoriaux construisent successivement de 2 à 5 nids élaborés, chaque nid correspondant à un cycle de reproduction d'une durée moyenne de 10 jours. Ces constructions sont réalisées dans des zones claires et peu profondes, le plus souvent entre 4 et 10 m de profondeur ;
- **prodiguant des soins parentaux:** garde du nid et ventilation des œufs par le mâle territorial jusqu'à l'éclosion de ceux-ci ;

- **possédant des stratégies de reproduction alternatives:** (1) les mâles satellites ou *helpers* sont tolérés autour du nid et "aideraient" les mâles territoriaux (attirer les femelles, écarter les mâles initiaux) ; (2) les petits mâles parasites (initiaux) se reproduisent en "volant" certaines pontes ou femelles aux mâles territoriaux (fécondations "éclaircs" ou "sournoises").

En outre, les mâles nidificateurs sont territoriaux seulement pendant la période de reproduction. A ce moment, ils forment des arènes de reproduction disposées en mosaïques (agrégations de petits territoires) où les femelles (les mâles sont polygynes) se rendent pour pondre.

Par ailleurs, rappelons que durant la période de reproduction, des *Symphodus* nidificateurs (huit espèces) (**tableau 1.II**), les mâles territoriaux construisent successivement des nids plus ou moins élaborés selon l'espèce, chaque nid correspondant à un cycle de reproduction. Trois types de comportements coexistent durant ces cycles de reproduction. Ils prennent tour à tour une importance (débit) prépondérante. Ainsi, chaque cycle de reproduction (nidification) comporte trois phases : la phase de construction (élaboration avec des algues vivantes de différentes duretés d'un substrat de ponte ou d'un véritable nid en forme de coupe épaisse et régulière), la phase d'activité sexuelle (seul moment où les femelles viennent pondre dans le nid) et la phase de ventilation (oxygénation, par le battement des nageoires pectorales, des œufs jusqu'à leur éclosion). La durée moyenne des cycles varie d'une espèce à l'autre.

Ainsi, chez *S. ocellatus*, la phase de construction du nid (**fig.1.9**) dure 2 à 3 jours ; la phase d'activité sexuelle (**fig.1.10**) s'étale également sur 2 à 3 jours ; la phase de ventilation des œufs (**fig.1.11**) est plus longue (4 à 6 jours), sa durée étant fonction de la température de l'eau. En effet, comme chez beaucoup d'autres poissons, la durée de ventilation nécessaire à l'éclosion des œufs est inversement proportionnelle à la température du milieu ambiant.

2.3.- Méthodes générales

2.3.1. Plongée autonome

Toutes nos mesures et toutes nos observations ont été réalisées entièrement en plongée sous-marine (scaphandre autonome) au cours des trois saisons de reproduction (mai-juin) des années 1997, 1998 et 2000¹⁰. Les plongées (sessions d'observations) étaient programmées tout au long de la journée (généralement entre 9h30' et 16h30'), les recherches antérieures en milieu naturel n'ayant pas mis en évidence une périodicité journalière dans les activités de reproduction chez *S. ocellatus* (Lejeune, 1985; Taborsky *et al.*, 1987).

¹⁰ Ayant été occupé toute l'année 1999 par des travaux de laboratoire (mise au point des aquariums expérimentaux, validation du système *ETHOVISION*[®] et suivi d'une étudiante réalisant son mémoire de fin d'étude sur le sujet), nous n'avons pu nous rendre sur le terrain durant mai et juin 1999.

Les plongées s'effectuaient du rivage, au départ du port de STARESO, dont le quai est équipé d'un échelon pour faciliter la sortie de l'eau (**fig.1.12**).



Fig.1.8. Mâle territorial nidificateur (photo D. Bay).
Nesting territorial male (photo D. Bay).



Fig.1.9. Mâle T. construisant son nid (photo D. Bay).
T. male building its nest (photo D. Bay).



Fig.1.10. Mâle T. en parade sexuelle avec une femelle (photo Aquarium).
T. male in sexual courtship with a female (photo Aquarium).



Fig.1.11. Mâle T. sur son nid, ventilant ses oeufs par le battement des nageoire pectorales (photo M.Y.).
T. male on its nest, fanning its eggs by the beat of the pectoral fins (photo M.Y.).



Fig.1.12. Zone de travail (cercle jaune) située à 50 m au sud-est du port de STARESO. Cette zone sous-marine ou « Rocher Ocellatus » est le prolongement de la falaise (en traits rouges) qui surplombe la Station (photo M.Y.).
Zone of field work (yellow circle) situated 50 m to the south-east of the STARESO harbour. This underwater zone or "Ocellatus Rock" is the continuation of the cliff (in red lines) that overhangs the Station (photo M.Y.).

Notre équipement de plongée de base, constitué d'une combinaison complètement étanche appelée aussi « volume constant » (combinaison sèche *POSEIDON Unisuit Exclusive*) nous a permis de réaliser régulièrement, sans les désagréments du froid dus aux déperditions calorifiques 25 fois supérieures en immersion, des incursions sous-marines relativement longues (3 heures et plus). Néanmoins, tenant compte des impératifs de la plongée sous-marine (paliers, réserves d'air des bouteilles), une à deux plongées de 1 h 35 min en moyenne (min.=40 min / max.=205 min) étaient effectuées chaque jour. La plupart des nids des mâles territoriaux se rencontrant au-dessus de -10 m, nous avons rarement dépassé cette profondeur lors de nos plongées d'observation. Au total, plus de 100 plongées de récoltes de mesures et d'observations directes (totalisant environ 160 heures d'immersion) ont été réalisées.

2.3.2. Zone de travail

D'accès aisé et rapide, notre zone de travail est située à 50 m au sud-est du port de STARESO presque perpendiculairement à la côte (**fig.1.7**). Cette crête rocheuse ou « Rocher de STARESO » est le prolongement sous-marin d'une falaise granitique qui surplombe la Station (**fig.1.12**). Celle-ci s'étend en pente douce jusqu'à une profondeur de 9 à 11 m.

En mai et juin, de très nombreux nids de *S. ocellatus*, peuvent être localisés tout au long de cette crête sous-marine triangulaire d'environ 1250 m². Cette densité importante de nids nous a tout naturellement décidé dans le choix de ce site d'étude baptisé, à la Station, le « Rocher Ocellatus ». La topographie et la configuration très accidentée rendent cette zone très intéressante pour la comparaison des répartitions des nids. Par ailleurs, la plupart des recherches menées à la Station concernant *S. ocellatus* ont été conduites sur cette zone et aux alentours immédiats (Lejeune, 1985 ; Michel *et al.*, 1987 ; Taborsky *et al.*, 1987 ; Wernerus, 1989 ; Ylieff *et al.*, 1997a ; Ylieff *et al.*, 1998a ; Michel, 2000).

2.3.3. Enregistrement des données

Les collectes d'informations (mesures, comptages, observations) ont été effectuées sur deux « écritoirs sous-marins », ardoises classiques en PVC blanc dépoli permettant une prise de notes sur les deux faces avec un crayon ordinaire (Michel *et al.*, 1987). En outre, ces ardoises ont été adaptées pour notre étude cartographique de répartition des nids. Elles comportaient chacune 1 ou 2 cartes M.N.T. imprimées sur des transparents collés sur trois des quatre faces utilisables des ardoises. Ces cartes représentant 3 vues différentes du M.N.T. (sans « drapage ») du « Rocher Ocellatus » étaient recouvertes d'une feuille (2 mm) de plastique transparent légèrement dépoli pour permettre l'annotation au crayon du relevé quotidien des nids présents sur la zone. La quatrième face des ardoises était réservée au tableau d'encodage (reproduit avec un marqueur indélébile) des échantillonnages comportementaux par focalisation. Bien entendu, une montre étanche (avec aiguille des secondes) a permis le chronométrage des observations.

Les photographies sous-marines techniques de la zone de travail ont été réalisées au moyen d'un appareil étanche *Nikon*TM *RS* muni d'un objectif grand angle (28 mm), sans flash, avec des pellicules de 100 ISO (4 d'ouverture, 60 et 90^{ème}/sec.). Une camera vidéo Hi-8 *Sony*TM *CCD-TR 2000* sous caisson *MPK-TRB* muni d'un phare *HVL 80-DA* a également été utilisée pour scanner la zone et obtenir un relevé vidéo (via des transects perpendiculaires à la crête rocheuse) des substrats : rocher, sable, herbier, couverture algale.

2.3.4. Mesures de température, profondeur, visibilité et orientation

Ces différents paramètres physiques, variables indépendantes permettant de caractériser (en grande partie du moins) la répartition spatiale et la distribution temporelle des nids actifs, ont été mesurés quotidiennement durant les deux mois de saison de reproduction de *S. ocellatus* (pour les années 1997, 1998, 2000).

- **Température de l'eau**¹¹. Ce paramètre a été collecté (à 0,1°C près) chaque matin et chaque après-midi dans le port de STARESO à 2 m de profondeur et, mesuré lors de nos plongées, sur notre zone de travail à une profondeur d'environ 10 m (températures minimales de la zone de travail). Les températures du port étaient fournies par une sonde de température *Aanderaa*TM (type 3444) avec lecture digitale. Les températures minimales de notre zone ont été mesurées (à 1°C près) via des ordinateurs de plongée, un *MAESTRO PRO* (*Beuchat*) et un *ALADIN*[®] *PRO Nitrox* (*Uwatec*)¹². Le premier permet via l'affichage une lecture en direct de l'information, le second ordinateur ne donnant l'accès à la valeur de température qu'après la plongée via une interface PC (*Memo Mouse*, *Uwatec*) et son logiciel (*DataTrak for Windows*, vers. 2.10). Signalons que ce carnet informatique de plongée fournit de nombreuses informations (date, heure, profondeur maximum, etc.) et notamment une représentation graphique du profil de chaque plongée (temps en abscisse, profondeur en ordonnée) qui peut s'avérer utile pour contrôler la procédure d'échantillonnage des comportements (répartition systématique des profondeurs d'observation des nids lors des échantillonnages par focalisation).
- **Profondeurs de la zone et des nids construits**. Ces mesures ont été réalisées lors de nos plongées, d'une part pour établir le relevé bathymétrique du « Rocher Ocellatus » et construire ainsi le M.N.T. de ce site et, d'autre part pour obtenir la répartition dans la colonne d'eau de tous les nids de *S. ocellatus* présents sur la zone de travail. Les profondeurs étaient lues directement sur le *MAESTRO* (en 1997 et 1998) ou sur l'*ALADIN*[®]

¹¹ On peut constater que la température de l'eau à Calvi reste très stable de décembre à avril (13-14°C), augmente légèrement durant le mois d'avril, puis beaucoup plus rapidement en mai. La température atteint son maximum en juillet et en août (25-26°C), sachant que pendant la période estivale, les écarts entre minima et maxima sont parfois très importants (Lejeune, 1985 ; Janssens, 2000).

¹² Le *MAESTRO PRO* étant tombé en panne entre notre 2^{ème} et 3^{ème} mission de terrain, un nouvel ordinateur de plongée (*ALADIN*[®] *PRO Nitrox*) a été utilisé durant la saison 2000.

(en 2000)¹³. Ces instruments (profondimètres électroniques avec calculateur) qui utilisent des capsules compressibles permettent d'obtenir des mesures de profondeur d'une grande précision, de l'ordre de 10 cm.

- **Visibilité des nids construits (exposition à la vue).** Nous avons repris la méthode proposée par Wernerus (1989) pour caractériser ce paramètre. L'exposition d'un nid à la vue, c'est-à-dire sa visibilité pour les autres poissons, a été mesurée en fonction du nombre de faces du nid adossées à une paroi rocheuse, donnant ainsi le nombre de faces libres permettant l'accès au substrat de ponte (nombre d'ouvertures). En effet, si l'on considère la topographie du nid comme étant un volume imaginaire plus ou moins rectangulaire, on conviendra qu'en théorie on pourra avoir de 0 (nid enfoncé dans une grotte ou une crevasse et presque totalement invisible) à 5 ouvertures (nid totalement exposé). Cette caractéristique des nids très aisée à mesurer nous a semblé potentiellement utile pour notre analyse, même si Wernerus (1989) obtient des résultats qui ne permettent pas de conclure que ce paramètre influence significativement le succès reproducteur des *S. ocellatus* nidificateurs.
- **Orientations de la zone et des nids construits.** L'orientation générale de la zone de travail a été mesurée au moyen d'un compas sous-marin classique (lecture analogique). En outre, comme les nids sont pour la plupart construits dans une faille ou adossés à une paroi rocheuse, leur orientation a été mesurée et est exprimée en degrés (de 0° à 360°) par rapport au nord (nord = 0° ou 360°/ sud = 180°).

2.4.- Méthode des M.N.T. appliquée au « Rocher Ocellatus »

2.4.1. Principe général

On mesure, en plongée, sur une zone délimitée et grâce à un quadrillage prédéfini (mailles carrées, rectangulaires ou triangulaires, etc.), l'abscisse, l'ordonnée et la profondeur de points équidistants de quelques centimètres à plusieurs mètres suivant la précision désirée (taille de la maille). Les données sont ensuite encodées dans un PC pour être traitées et interpolées par un logiciel adéquat tel que *SURFER*[®]. On peut alors construire, sur base de ces nouvelles données produites, des images infographiques en couleur représentant, en deux ou trois dimensions (2-D ou 3-D), le site choisi. Ces représentations permettent d'analyser et de visualiser aisément l'utilisation de l'espace et du temps par des poissons territoriaux nidificateurs, comme les *Symphodus* (Ylieff *et al.*, 1998b). En effet, l'ensemble des paramètres étudiés (substrat et orientation des sites, profondeur, visibilité, orientation et proximité des nids) peut être appréhendé visuellement au moyen de cette technique.

¹³ Un calibrage entre les deux ordinateurs a été effectué lors du passage à l'*ALADIN*[®] *PRO Nitrox* (Uwatec). Les données présentées dans la thèse ont donc été pondérées, procédure qui consiste à étalonner les mesures du premier instrument avec les mesures du second et qui permet une comparaison exacte des résultats.

2.4.2. Réalisation technique¹⁴

En mai 1997, nous avons procédé au relevé topographique exhaustif de la zone « Rocher Ocellatus ». Toutes les mesures de topographie ont été obtenues en 8 plongées (13 h 35 min d'immersion au total).

Nous avons d'abord délimité la zone à l'aide d'un filin, corde en nylon de 120 m, gradué tous les mètres. Ce filin, tendu par un anneau ancré dans la roche et par trois barres métalliques enfoncées profondément dans le sable a permis de délimiter une aire rectangulaire de 1247 m² (43L x 29l m) encadrant le Rocher. Laissant les repères métalliques à demeure, le filin était rembobiné à la fin de chacune des trois missions de terrain et remplacé lors des nouvelles campagnes d'observation afin d'analyser exactement la même surface au cours des trois saisons de reproduction.

Nous avons alors mesuré des profondeurs pour caractériser le relief le long d'une série de transects parallèles, traversant perpendiculairement la crête rocheuse dans le sens de la largeur (axe des abscisses sud-est/nord-ouest) du rectangle délimité. Ainsi, avec l'aide d'un pentadécamètre attaché de part et d'autre des grands côtés du rectangle, nous avons mesuré les abscisses, ordonnées et profondeurs (*MAESTRO PRO*, 10 cm de précision) entre -10,5 m et la surface. Pour repérer chaque nouveau transect, nous faisons glisser le pentadécamètre d'un mètre sur les deux longueurs du filin : 44 transects comportant 30 points de mesures (X-Y-Z/m) ont permis le relevé des coordonnées tridimensionnelles de 1320 points ou nœuds équidistants de 1 mètre (**fig.1.13**).

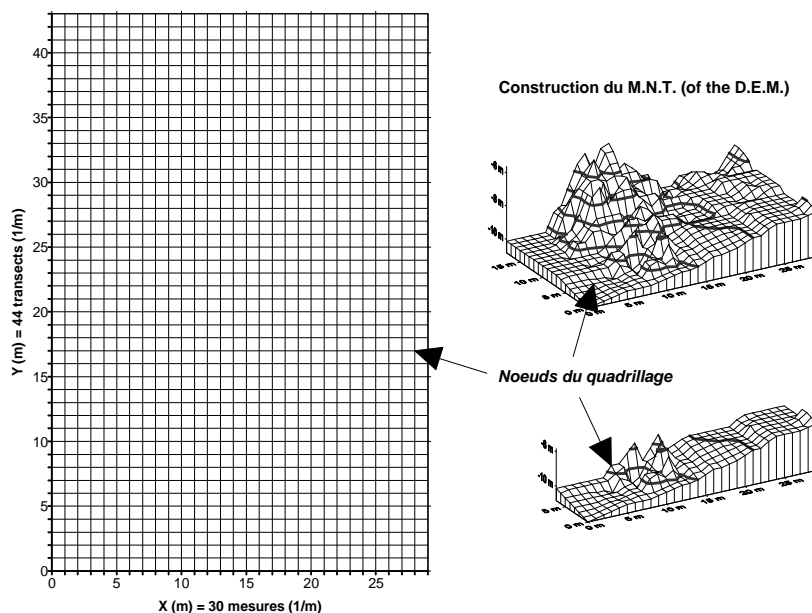


Fig.1.13. Premières étapes de la construction du MNT du « Rocher Ocellatus ». Partie gauche, la surface quadrillée : une mesure de profondeur est réalisée chaque mètre (à chaque nœud du quadrillage). Partie droite, deux représentations 3-D montrant l'évolution de la construction du modèle.

First steps to construct the DEM of the "Ocellatus Rock". On the left, the gridding area: a measure of depth is recorded every meter (at each node of the grid). On the right, two 3-D surfaces plots showing the evolution of the building of the model.

¹⁴ Geneviève LACROIX (GHER, Océanographie Physique, ULG.) et Jacques VOSS (Aquarium, ULG.) m'ont aidé lors de la mise en place des repères sous-marins pour le quadrillage ainsi que pour les premiers relevés topographiques. En outre, G. LACROIX a guidé, au cours du « stage océanologie 97 », mes premiers pas dans l'utilisation du système *SURFER*[®]. Je tiens à les remercier ici sincèrement.

Cette régularité des points de prise de mesure est théorique. En effet, le quadrillage (maillage) de la zone (coordonnées X et Y) devrait idéalement tenir dans un espace à deux dimensions. Cependant, puisqu'ils sont tributaires de la variation du relief, nos transects suivent des axes non rectilignes qui oscillent dans le plan vertical (axe des z). Par ailleurs, si faibles qu'elles soient en Méditerranée, les marées ont une légère influence sur l'exactitude des mesures de profondeurs prises à différents moments. A l'effet de l'alternance des marées s'ajoute l'effet du rythme désordonné des vagues.

Ces erreurs de mesure peuvent néanmoins être fortement atténuées par les méthodes de calcul proposées par *SURFER*[®], programme qui construit des cartes 2-D (courbes de niveaux) et 3-D (surfaces) à partir de données tridimensionnelles. En effet, *SURFER*[®] traite les coordonnées X-Y-Z irrégulièrement espacées pour obtenir une grille (*grid*) constituée de points ou nœuds (*nodes*) régulièrement espacés et dont les valeurs X-Y-Z ont été recalculées par une méthode d'interpolation appropriée à la nature des données. Ces nouvelles données sont séparées du fichier de données observées (*XYZ Data File*) et enregistrées dans un fichier spécial (*Grid File*) qui sera utilisé pour produire les représentations 2-D et 3-D souhaitées. Trois étapes sont donc nécessaires pour obtenir un M.N.T. de notre zone de travail : encodage du relevé topographique XYZ, calculs d'interpolation et productions infographiques à partir des données interpolées.

Dès lors après l'encodage de nos coordonnées XYZ dans *SURFER*[®] (version 6.04-win32, 06/96), nous avons testé (procédure conseillée par le manuel d'utilisation) sur nos données les huit méthodes d'interpolation proposées par le système (*SURFER*, 1996). Au vu des représentations 3-D plus ou moins réalistes obtenues au moyen de ces algorithmes, notre choix s'est vite porté sur la méthode du « krigage » (*Kriging gridding method*), une des méthodes les plus polyvalentes et les plus flexibles. Le *Kriging* est une méthode de maillage géostatistique qui tend à représenter fidèlement les tendances suggérées par les données mesurées (*exact interpolator*). On obtient ainsi des représentations du « Rocher Ocellatus » assez fidèles mais encore imparfaites (**fig.1.14**).

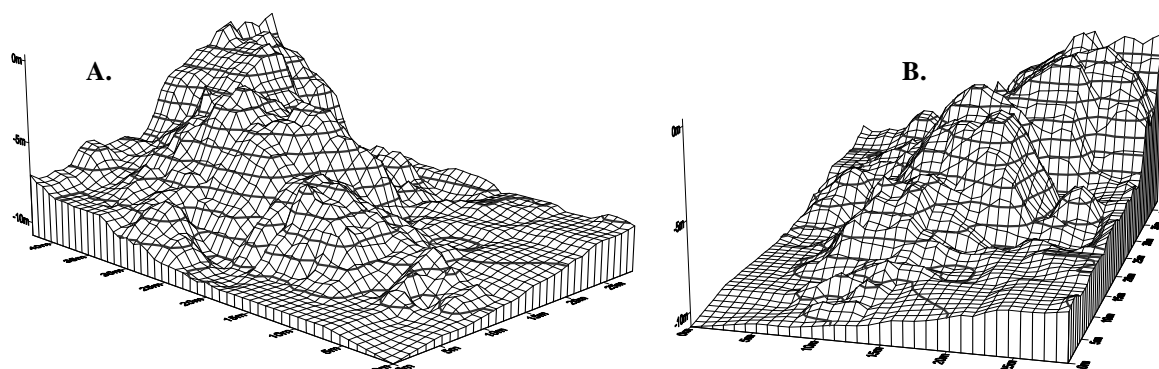


Fig.1.14. Modèle Numérique de Terrain du « Rocher Ocellatus » produit par la méthode d'interpolation du *Kriging*.
Digital Elevation Model of the "Ocellatus Rock" produced by the Kriging interpolation method.

A. Vue 3-D (3-D view) : Projection=perspective, Rotation=45°, Inclinaison (*Tilt*)=15°, Distance de vue (*Eye distance*)=25%.

B. Vue 3-D (3-D view) : Projection=perspective, Rotation=345°, Inclinaison (*Tilt*)=15°, Distance de vue (*Eye distance*)=25%.

Ces M.N.T. obtenus sans réajustement de l'interpolation donne en effet une impression de contours et de crêtes légèrement en dents de scie et de relief un peu aplati. Une paramétrisation adéquate des options de calcul proposées avec chaque méthode d'interpolation permet de créer des images infographiques qui décrivent plus fidèlement le site réel. Ainsi, un lissage du M.N.T. peut être obtenu en demandant à *SURFER*[®], avant d'interpoler les mesures, d'accroître la densité du maillage. Par ailleurs, une exagération des valeurs de Z (via l'échelle des Z) produit des représentations tridimensionnelles moins aplaties. Cet affinage est souvent nécessaire car l'échelle des Z a une valeur par défaut trop faible.

Nous avons donc relancé le programme d'interpolation, calculs réalisés une nouvelle fois par la méthode du *Kriging*, mais en modifiant les paramètres par défaut des options proposées. La densité de mailles initialement calculées a ainsi été augmentée. Ce maillage est défini par le nombre de lignes passant par l'axe des X et par l'axe des Y. D'une matrice initiale de 34X X 50Y, nous sommes passé à une matrice de 102X X 150Y (**fig.1.15**).

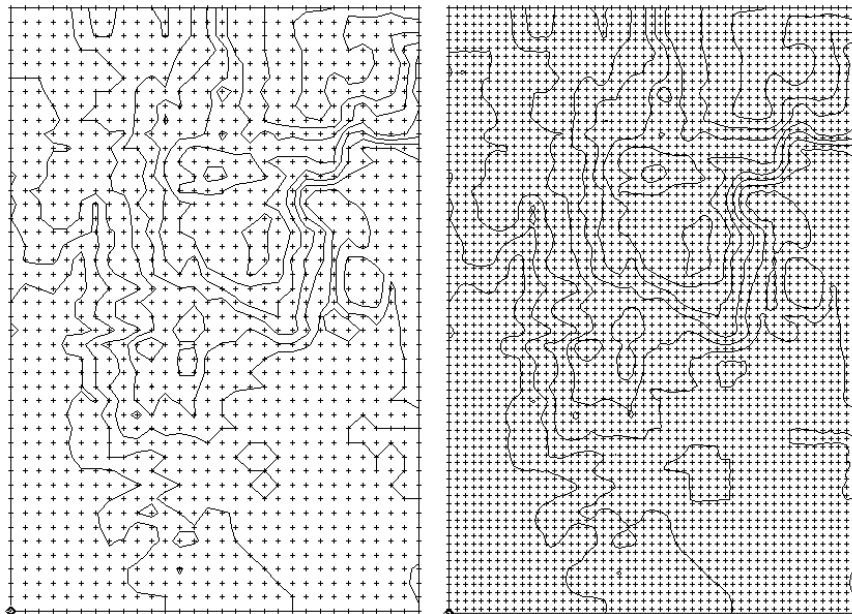


Fig.1.15. Carte 2-D du « Rocher Ocellatus » : à gauche, points (nœuds) de mesures (matrice de 34X X 50Y); à droite, nouveaux nœuds produits par *Kriging* avec une densité de maillage augmentée (matrice de 102X X 150Y).

Contour map of the "Ocellatus Rock": on the left, nodes of measurements (34X X 50Y matrix); on the right, new nodes produced by Kriging with a gridding density increased (102X X 150Y matrix).

En outre, la méthode du *Kriging* à été appliquée suivant la technique des 4 secteurs de recherche autour du point de mesure (*Quadrant Search Type ; Circular Search Ellipse*) pour interpoler ou extrapoler les 15.300 profondeurs ($Z = 102X \times 150Y$) en tenant compte de 6 mesures de profondeur par secteur (*Data Per Sector Value*) (*SURFER*, 1996). En augmentant l'échelle de Z (1 cm = 1.73 Map units), des représentations très réalistes du « Rocher Ocellatus » sont générées par le programme (**fig.1.16** et **fig.1.17**).

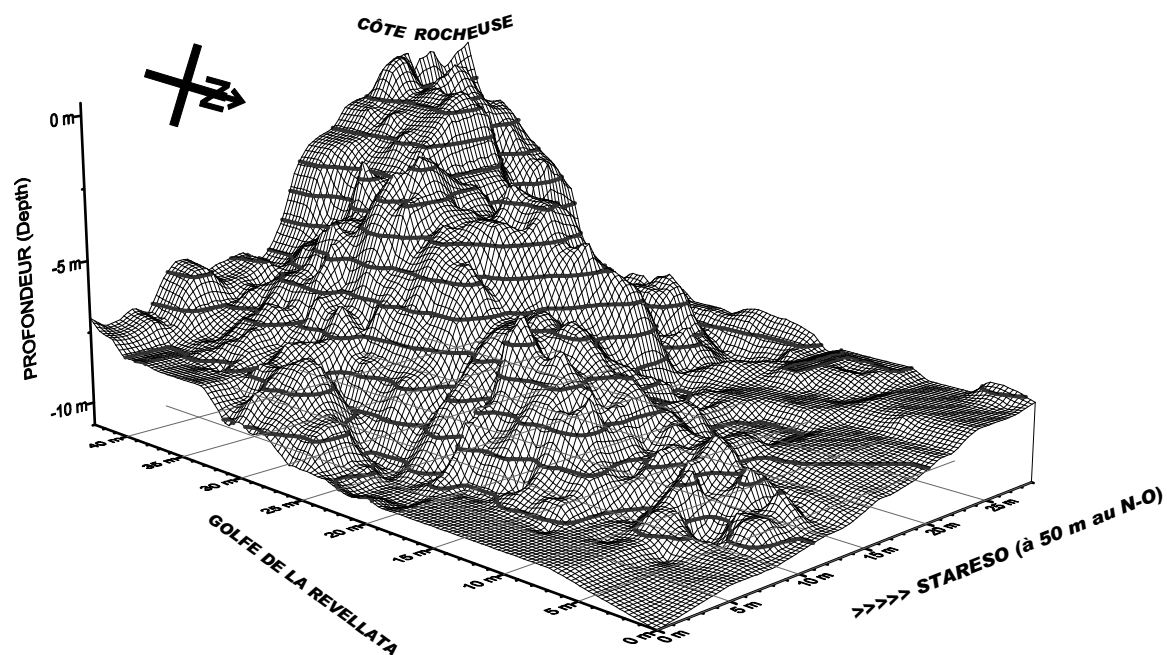


Fig.1.16. MNT final non drapé du « Rocher Ocellatus » produit par la méthode du *Kriging* avec un maillage plus dense et l'échelle des profondeurs (z) augmentée.

Final DEM no draped of the "Ocellatus Rock" produced by the Kriging method with a higher density of gridding and depth (z) scale increased.

Projection=perspective, Rotation=45°, Inclinaison (*Tilt*)=15°, Distance de vue (*Eye distance*)=25%.

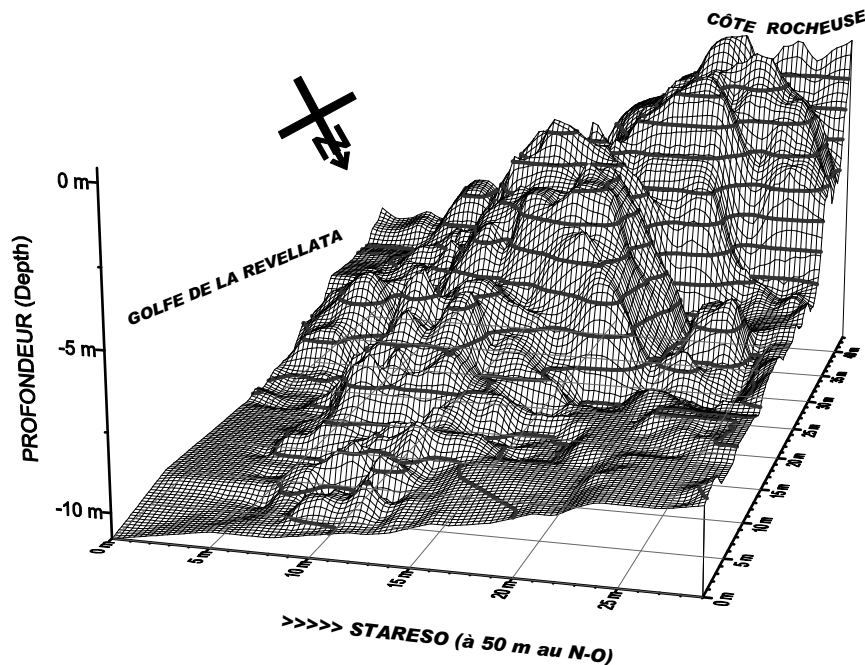


Fig.1.17. MNT final non drapé du « Rocher Ocellatus » produit par la méthode du *Kriging* avec un maillage plus dense et l'échelle des profondeurs (z) augmentée.

Final DEM no draped of the "Ocellatus Rock" produced by the Kriging method with a higher density of gridding and depth (z) scale increased.

Projection=perspective, Rotation=345°, Inclinaison (*Tilt*)=15°, Distance de vue (*Eye distance*)=25%.

La structure du terrain étant décrite et numérisée, les profondeurs et l'orientation générale de la zone, définies, il restait à superposer au M.N.T. les différents substrats rencontrés sur le site investigué. La nature et l'emplacement de ces substrats ont été enregistrés grâce à la réalisation de transects vidéos, le long du même axe (sud-est/nord-ouest) que celui utilisé pour la topographie.

La visualisation des bandes vidéos nous a permis de délimiter précisément les taches de sable, les zones de l'herbier de posidonies (*Posidonia oceanica*) ainsi que les frontières des rochers. C'est à l'aide d'une carte SURFER® 2-D de la zone que nous avons réalisé cette délimitation, au crayon d'abord, puis directement sur la carte numérique via un outil de digitalisation de points permettant d'obtenir les coordonnées tridimensionnelles de l'emplacement des substrats (SURFER, 1996). Des formes 2-D variées représentant les configurations et les répartitions des différentes aires des substrats sur la zone du Rocher sont calculées et produites par le système (fig.1.18).

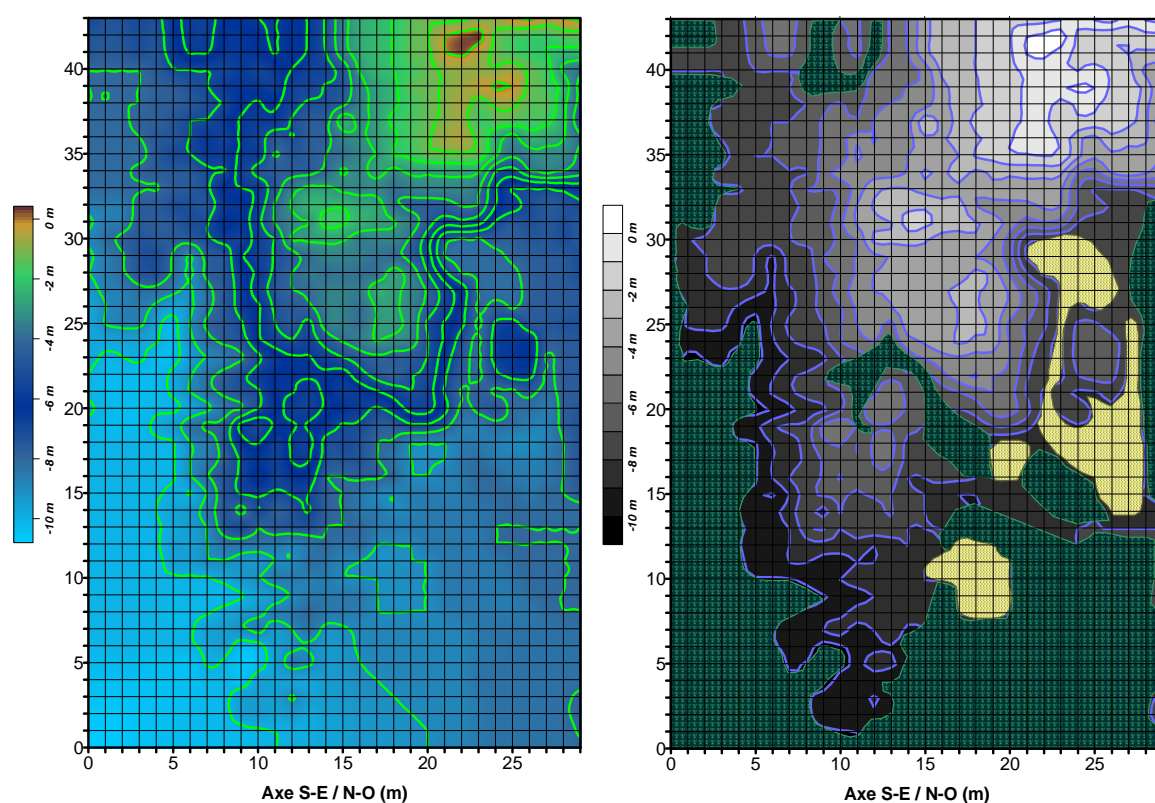


Fig.1.18. Carte 2-D du « Rocher Ocellatus » : à gauche, image drapée représentant les différentes profondeurs ; à droite, image drapée représentant les différents niveaux (profondeurs) du rocher (dégradé brun) et la nature et les emplacements des différents substrats (en jaune : sable ; en vert : herbier *Posidonia oceanica*).

*Contour map of the "Ocellatus Rock": on the left, draped image showing the different depths; on the right, draped image showing the different levels (depths) of the rock (brown gradation) and the nature and the placements of the different substrates (in yellow: sand; in green: sea grass *Posidonia oceanica*).*

Ainsi, après le « drapage » en couleur du Rocher (fig.1.19), ces différents substrats sont superposés au M.N.T. 3-D via une commande du programme (fig.1.20). Comme nous le verrons dans les résultats, différentes couches peuvent être ainsi intégrées au Modèle Numérique de base.

Fig.1.19. MNT du « Rocher Ocellatus » : perspective drapée en couleur montrant les différentes profondeurs sur la zone de travail ; le réglage de la distance de vue sur 0% donne une représentation visuelle identique à celle que le plongeur perçoit. Réglages : Rotation=345°; Inclinaison=15°; Echelle z : 1 cm=1.95 Map units.

DEM of the "Ocellatus Rock": colour-draped perspective showing the different depths on the research zone; the setting of the eye distance on 0% gives the same visual representation than the one perceived by the diver. Settings: Rotation=345°; Tilt=15°; z scale: 1 cm=1.95 Map units.

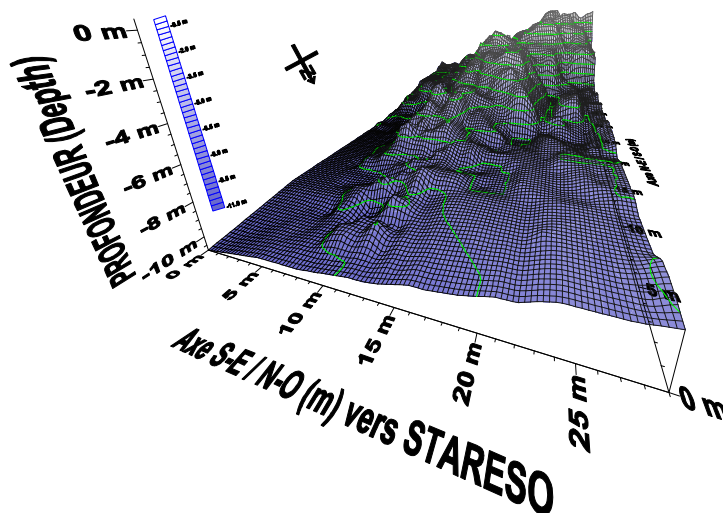
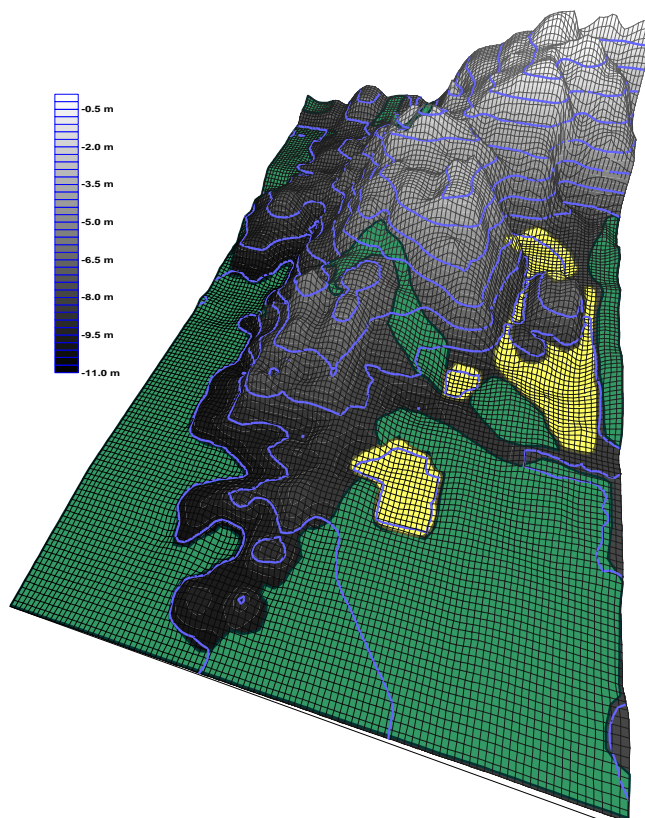


Fig.1.20. MNT du « Rocher Ocellatus » : perspective drapée en couleur montrant les différentes profondeurs du rocher (dégradé brun) et la nature et les emplacements des différents substrats (en jaune : sable ; en vert : herbier *P. oceanica*).

Réglages : Rotation=345°; Inclinaison=45°; Distance de vue = 0% ; Echelle z : 1 cm = 1.95 Map units.

*DEM of the "Ocellatus Rock": colour-draped perspective showing the different depths of the rock (brown gradation) and the nature and the placements of the different substrates (in yellow: sand; in green: sea grass *P. oceanica*).*

Settings: Rotation=345°; Tilt=45°; Eye distance = 0%; z scale: 1 cm = 1.95 Map units.



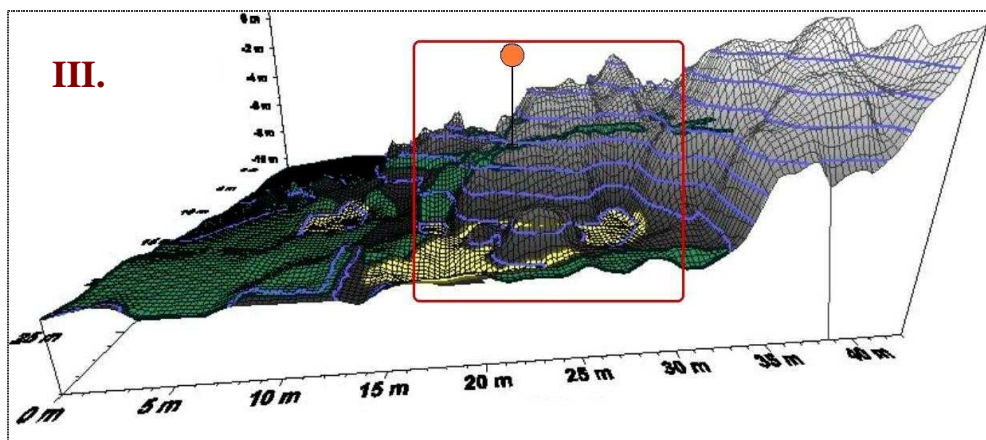
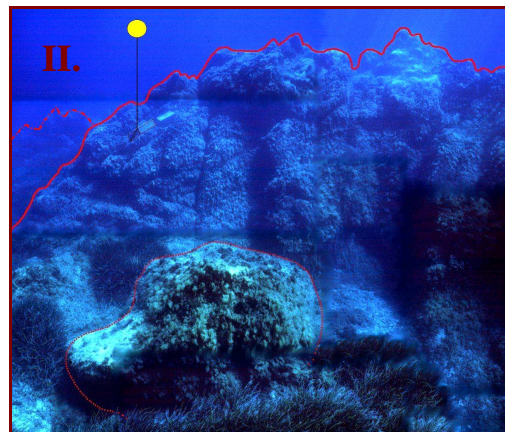
Ainsi, la première étape de notre travail, consistant à définir l'habitat naturel de *S. ocellatus*, plus précisément un modèle de son microhabitat de reproduction (côte rocheuse méditerranéenne) est terminée. La figure ci-dessous (**fig.1.21**) démontre que les techniques de modélisation numérique de terrain produisent des représentations fidèles et réalistes de la zone investiguée. En outre, nous avons décrit numériquement des variables environnementales abiotiques (structure du terrain, profondeur, orientation) et biotiques (nature des substrats) susceptibles d'influencer, comme nous allons le voir dans la section suivante, la répartition spatiale et la distribution temporelle des nids actifs construits par les mâles territoriaux.

Fig.1.21. Trois représentations complémentaires de la zone « Rocher Ocellatus » située à 50 m au sud-est du port de STARESO. Cette zone est le prolongement sous-marin de la falaise (en traits noirs) qui surplombe la station (I). Sur la vue II, une partie du versant N-O et sur la vue III, le MNT de cette surface (cadre rouge).

Photo & MNT : M. Ylieff.

Three complementary representations of the "Ocellatus Rock" zone situated 50 m to the south-east of the STARESO harbour. This zone is the underwater continuation of the cliff (in black lines) that overhangs the station (I). On the picture II, a part of the N-W face and on the picture III, the DEM of this area (in the red square).

Photo & DEM : M. Ylieff.



3.- RÉSULTATS

3.1.- Répartition spatiale des nids construits en 1997, 1998 et 2000

3.1.1. Répartition dans le plan horizontal

La deuxième étape de l'étude consistait à faire un recensement exhaustif des nids construits au cours de la saison de reproduction. Ce travail quotidien nous a permis d'établir précisément la position de chaque nid sur la zone cartographiée. Le nombre quotidien de nids présents sur le « Rocher Ocellatus » entre le 04 mai et le 24 juin des saisons 1997¹⁵, 1998 et 2000 a pu également être mesuré. La durée du cycle de chaque nid (de la construction à l'éclosion des œufs) a été déduite par la suite.

Au total, 342 nids de *Symphodus ocellatus* ont été repérés et balisés grâce à des petits flotteurs (bouchons de liège) numérotés et attachés à des fils de nylon de 50 cm suffisamment lestés (2 poids de 45 g.), afin d'éviter que les balises ne soient emportées par le ressac. Ainsi, lors de chaque plongée, nous inspections minutieusement l'ensemble de la zone à la recherche de nouveaux nids. Ceux-ci étaient alors systématiquement balisés et reportés au crayon sur une ou deux des trois représentations M.N.T. collées sur les ardoises. Pour chaque nouveau nid, la date du premier jour de construction et la profondeur (précision : 10 cm) étaient notées. En outre, en 1998 et 2000, les données de visibilité (nombre d'ouvertures autour du nid) et d'orientation (parmi 36 intervalles de 10° avec N=0° ou 360°/ O=90°/ S=180°/ E=270°) ont été enregistrées pour chaque nid.

Enfin, l'encodage des nids dans le programme *SURFER*[®], permettant le placement de ceux-ci sur le M.N.T. du « Rocher Ocellatus », nécessite de connaître les coordonnées XYZ des objets, ici des nids. Dans notre cas, nous connaissons avec précision la profondeur du nid (Z) et sa position relative sur une représentation 3-D (M.N.T. imprimé). En naviguant au sein d'une carte 2-D dont les nœuds sont activés et édités (*Grid Node Editor*), on peut retrouver, grâce à la donnée de profondeur, les coordonnées horizontales (X-Y) précises de chaque nid. Cette précision est de l'ordre de 30 cm puisque les nœuds sont espacés de 28.5 cm les uns des autres. Il reste alors à associer la carte 2-D de positionnement des nids avec notre M.N.T. 3-D (fusion de cartes). Les nids restent ainsi ancrés à leur position, quels que soient les réglages appliqués à la représentation 3-D (rotation, inclinaison, distance de vue).

Voyons à présent, dans les 3 pages qui suivent, comment se répartissait, dans le plan horizontal (orientation suivant les axes S-E/N-O et N-E/S-O), l'ensemble des nids au cours de chacune des saisons de reproduction.

¹⁵ Les données concernant une partie des nids du mois de mai nous ont été aimablement communiquées par Suzanne HENSON-ALONZO (*Department of Ecology, Evolution and Marine Biology, University of California Santa Barbara, USA*) dans le cadre d'une collaboration réciproque mise en place durant la mission 1997.

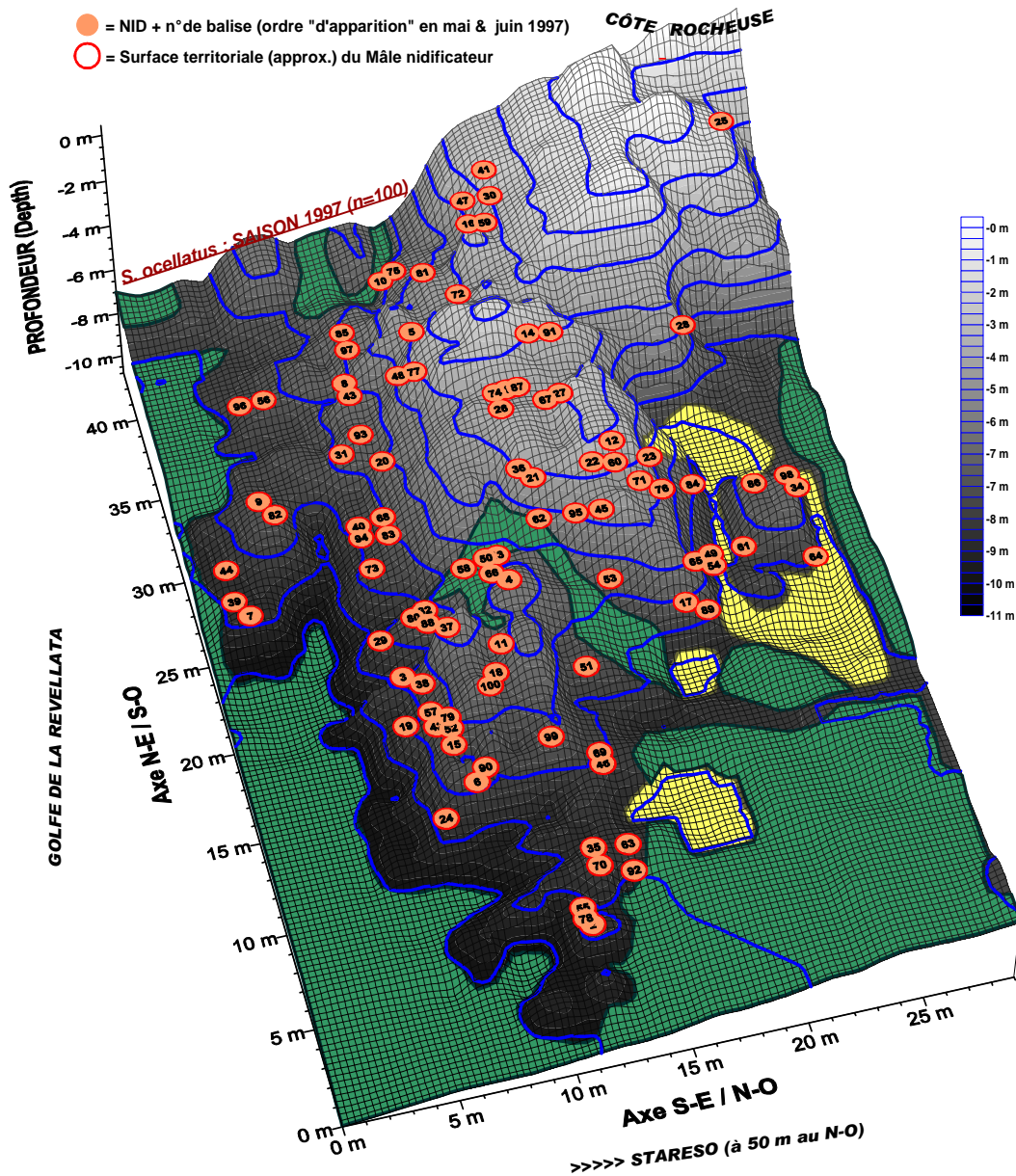


Fig.1.22. Répartition 3-D des nids de *S. ocellatus* (saison 1997) sur le MNT du « Rocher Ocellatus » : les positions des 100 nids recensés entre le 04/V et le 24/VI sont présentées ensemble (1^{er} nid : 04/V/97). Les numéros de balise indiquent l'ordre « d'apparition » des nids sur la zone : 1=premier nid construit et 100=dernier nid construit durant la fenêtre d'observation. Les cercles rouges représentent les surfaces territoriales (environ 1 m de diamètre) délimitées par les mâles autour de leur nid. Surfaces vertes : herbier ; surfaces jaunes : sable.

Réglages de la perspective : Rotation=15°; Inclinaison=50°; Distance de vue = 30% ; Echelle z : 1 cm = 1.95 Map units.

*3-D allocation of the *S. ocellatus*' nests (1997's season) on the "Ocellatus Rock" DEM: the positions of the 100 nests counted between the 04/V and the 24/VI are presented together (1st nest: 04/V/97). The beacon numbers give the serial number of the nests on the zone: 1=first nest built and 100=last nest built during the observation window. Red circles indicate the territorial areas (about 1 m of diameter) demarcated by the males around their nest. Green surfaces: sea grass; yellow surfaces: sand.*

Perspective settings: Rotation=15°; Tilt=50°; Eye distance = 30%; z scale: 1 cm = 1.95 Map units.

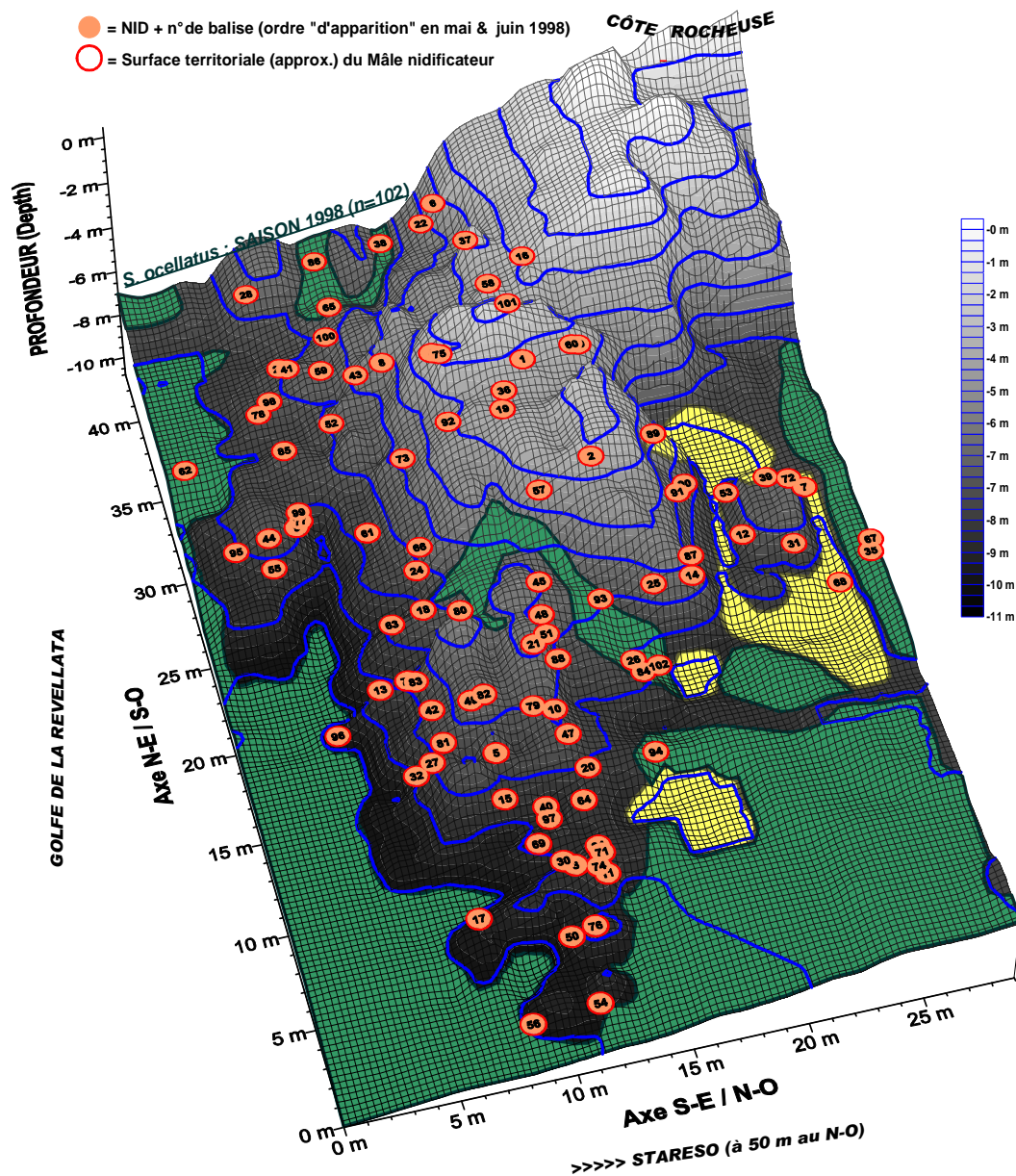
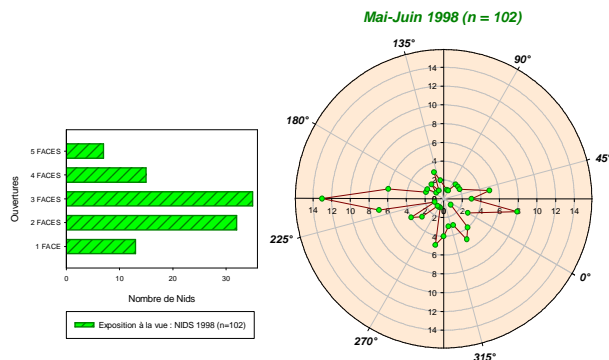


Fig.1.23. Répartition 3-D des nids de *S. ocellatus* (saison 1998) sur le MNT du « Rocher Ocellatus » : les positions des 102 nids recensés entre le 04/V et le 24/VI sont présentées ensemble (1^{er} nid : 10/V/98). Légende des symboles : voir Fig.1.22. avec 102=dernier nid construit. Surfaces vertes : herbier ; surfaces jaunes : sable.

Réglages MNT: Idem Fig.1.22.

3-D allocation of the S. ocellatus' nests (1998'season) on the "Ocellatus Rock" DEM: the positions of the 102 nests counted between the 04/V and the 24/VI are presented together (1st nest: 10/V/98). Symbols' Legend: see Fig.1.22. with 102=last nest built. Green surfaces: sea grass; yellow surfaces: sand.

MNT settings: Idem Fig.1.22.



Histogramme : distribution des nids en fonction du nombre d'ouvertures, représentant leur visibilité (exposition à la vue).

Graphique polaire (sens contraire des aiguilles d'une montre) : distribution des nids en fonction de leur orientation. Le graphique a la même orientation que le MNT : axe S-E/N-O = 225°/45°.

Bar chart : distribution of nests according to opened faces number, representing their visibility (view exposition).

Polar plot (counter clockwise) : distribution of nests according to their orientation. The plot has the same orientation than the DEM: S-E/N-W = 225°/45°.

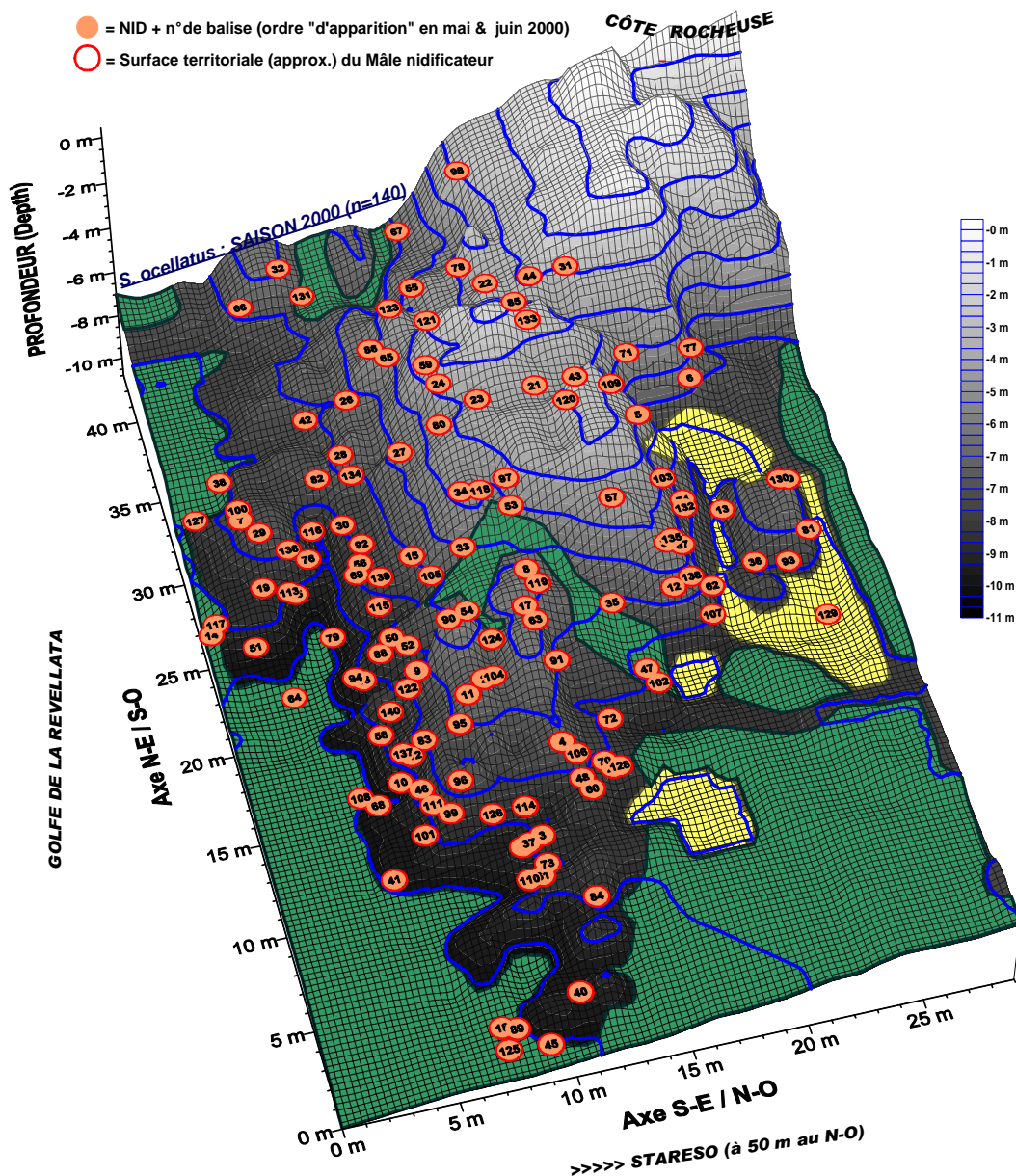
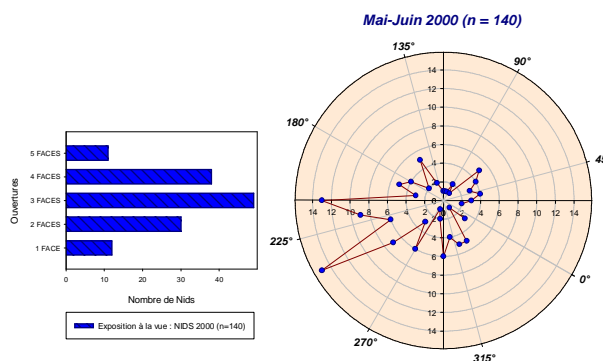


Fig.1.24. Répartition 3-D des nids de *S. ocellatus* (saison 2000) sur le MNT du « Rocher Ocellatus » : les positions des 140 nids recensés entre le 04/V et le 24/VI sont présentées ensemble (1^{er} nid : 09/V/00). Légende des symboles : voir Fig.1.22. avec 140=dernier nid construit. Surfaces vertes : herbier ; surfaces jaunes : sable.

Réglages MNT: Idem Fig.1.22.

3-D allocation of the S. ocellatus nests (2000'season) on the "Ocellatus Rock" DEM: the positions of the 140 nests counted between the 04/V and the 24/VI are presented together (1st nest: 09/V/00). Symbols' Legend: see Fig.1.22. with 140=last nest built. Green surfaces: sea grass; yellow surfaces: sand.

MNT settings: Idem Fig.1.22.



Histogramme : distribution des nids en fonction du nombre d'ouvertures, représentant leur visibilité (exposition à la vue).

Graphique polaire (sens contraire des aiguilles d'une montre) : distribution des nids en fonction de leur orientation. Le graphique a la même orientation que le MNT : axe S-E/N-O = 225°/45°.

Bar chart: distribution of nests according to opened faces number, representing their visibility (view exposition).

Polar plot (counter clockwise): distribution of nests according to their orientation. The plot has the same orientation than the DEM: S-E/N-W = 225°/45°.

L'analyse visuelle des répartitions 3-D des nids nous amène à faire plusieurs constations. Ces remarques concernent ici exclusivement la répartition horizontale.

L'analyse permet de confirmer que *S. ocellatus* construit le plus souvent ses nids sur un massif rocheux ou sur des rochers plus petits, substrats durs comportant une importante couverture d'algues. En effet, très peu de nids se situent sur les zones vertes (herbier) ou jaunes (sable). Ainsi, si quelques mâles construisent leur nid à la limite de la roche, sur des cailloux dispersés sur le sable (**fig.1.23** : nid 68 ; **fig.1.24** : nid 129) ou plus fréquemment sur des éboulis rocheux cachés dans l'herbier (**fig.1.22** : nids 10, 13, 50, 58, 62, 66 ; **fig.1.23** : nids 26, 35, 38, 62, 65, 67, 84, 86, 93, 94 et 102 ; **fig.1.24** : nids 14, 18, 33, 35, 38, 45, 47, 64, 89, 102, 108, 117, 125, 127 et 131), la quasi-totalité des nids sont construits sur la crête rocheuse.

Cependant, certaines parties du Rocher ne sont jamais utilisées pour la nidification. Ainsi, au cours des trois saisons analysées, seulement 5 mâles territoriaux (25 et 28 en 1997 ; 6, 71 et 77 en 2000) ont construit leur nid sur le tombant du versant N/N-O de la crête sous-marine (en haut à droite sur les M.N.T.). Pourquoi ce tombant a-t-il si peu de succès ? Il offre pourtant une superficie importante pour la nidification. La structure de la roche comporte des anfractuosités et des aspérités propices pour la construction des nids.

Certaines caractéristiques de cette zone, prolongement direct de la falaise immergée, sont probablement défavorables. En effet, bien que la couverture algale soit présente sur la roche à cet endroit, elle est néanmoins peu dense et surtout moins diversifiée qu'ailleurs. On sait que les mâles choisissent différentes espèces d'algues (souples, molles ou douces) pour l'élaboration des nids (Fiedler, 1964 ; Lejeune, 1985). Comme nous le confirmerons par nos expériences en laboratoire (chapitre 2), les mâles territoriaux semblent très « exigeants » dans le choix des matériaux de construction. Par ailleurs, l'exposition au nord du tombant, par conséquent peu ensoleillé, et l'inclinaison assez importante (45° et plus) de la paroi sont, très probablement, des variables qui contribuent à l'évitement de cette partie du Rocher.

La constatation majeure lors de l'analyse des M.N.T. des trois années est la répartition de la majorité des nids sur le versant sud-est de la crête. Ce tombant relativement pentu est la partie du Rocher qui est en contact avec le Golfe de la Revellata. Le versant opposé délimite en effet un côté de la crique qui constitue le petit port de STARESO, l'autre côté de la crique étant délimité par la jetée artificielle de la Station. Il semble donc légitime d'émettre l'hypothèse que les mâles territoriaux ne positionneraient pas leurs nids au hasard. De plus, les graphiques polaires (données de 1998 et 2000) indiquent que les nids sont préférentiellement ouverts vers le S/S-E (1998) et le S-E (2000). Généralement bien visibles comme l'ensemble des nids recensés (voir histogrammes **fig.1.23** et **fig.1.24**), les nids du versant sud-est ont manifestement été construits dans une zone davantage soumise aux fluctuations de températures et aux mouvements d'eau du Golfe que le versant intérieur de la crête sous-marine. Ainsi, le courant

de surface au « bloc poulicek » (situé à environ 300 m au S-E de STARESO) a une orientation N/N-E, et dans une moindre mesure S-O. L'orientation privilégiée de ce courant de surface appuie l'hypothèse d'un système de double gyres dans le Golfe de la Revellata (Janssens, 2000). On peut donc constater que les orientations S/S-E et S-E des nids de notre zone de travail les positionnent dos aux courants de surface habituellement rencontrés dans la partie ouest du Golfe de la Revellata. Quels que soient cependant les effets (positifs ou négatifs) de ces facteurs abiotiques sur la reproduction des *S. ocellatus*, le choix de la zone extérieure du Rocher pour la construction des nids pourrait être motivé par des « trajets » préférentiels et réguliers que suivraient la plupart des femelles de *S. ocellatus* en période de reproduction (Terao, données non-publiées ; Ylieff, obs. pers.), comme c'est le cas chez *S. melanocercus* (Wernerus *et al.*, 1989 ; Wernerus, 1989). Ainsi, bien que Wernerus *et al.* (1989) n'aient pu mettre en évidence de lien entre le succès reproducteur d'un nid et l'orientation de celui-ci, nous pensons que le choix des zones de construction dans le plan horizontal n'est pas aléatoire et est intrinsèquement lié à la topographie du milieu (structure et orientation de la côte, courants) qui détermine le succès de chaque microhabitat de reproduction choisi par les mâles territoriaux nidificateurs de *S. ocellatus*.

En conclusion, on peut affirmer que si la répartition dans le plan horizontal des nids de *S. ocellatus* est hétérogène, elle est aussi délicate à interpréter et surtout à expliquer. Si plusieurs variables environnementales entrent en compte, quelles sont celles (abiotiques et/ou biotiques) qui déterminent réellement le choix de la position du nid chez *S. ocellatus* ? Si la réponse à cette question est malaisée, l'analyse de la répartition des nids dans la colonne d'eau ayant fait l'objet d'investigations un peu plus nombreuses (Michel & Voss, 1988 a-b ; Michel, 2000), donne, comme nous allons le voir, des résultats très intéressants, plus aisément interprétables via les M.N.T.

3.1.2. Répartition dans la colonne d'eau

Nous avons mesuré précisément avec l'ordinateur de plongée (à 10 cm près) les profondeurs de construction des nids (P.C.N.) recensés sur la zone en 1997 (n=100), 1998 (n=102) et 2000 (n=140). Ces données brutes ont ensuite été arrondies au mètre près en incluant chacune d'entre elles dans un des 9 intervalles (catégories) reprenant l'ensemble des mesures et définis comme suit :

-2 m = $-1,4 < P.C.N. \leq -2,4$; **-3 m** = $-2,4 < P.C.N. \leq -3,4$; **-4 m** = $-3,4 < P.C.N. \leq -4,4$;
-5 m = $-4,4 < P.C.N. \leq -5,4$; **-6 m** = $-5,4 < P.C.N. \leq -6,4$; **-7 m** = $-6,4 < P.C.N. \leq -7,4$;
-8 m = $-7,4 < P.C.N. \leq -8,4$; **-9 m** = $-8,4 < P.C.N. \leq -9,4$; **-10 m** = $-9,4 < P.C.N. \leq -10,4$.

Ce classement permet de comparer nos données à celles mesurées (au m près) par d'autres éthologues sur la même zone ou sur des sites voisins situés aux alentours de STARESO, résultats qui ont été synthétisés par Michel (2000). De plus, seul ce procédé de lissage des données (catégorisation) permet d'appréhender clairement les phénomènes de répartition des nids en fonction de la profondeur (courbes de la **fig.1.25**). Ces courbes de fréquence peuvent ensuite être utilisées pour représenter sur notre modèle 3-D, la répartition des nids de *S. ocellatus* dans la colonne d'eau (**fig.1.26** et **fig.1.27**).

Fig.1.25. Répartition des nids dans la colonne d'eau : il n'y pas de différence statistiquement significative entre les fréquences de 1997, 1998 et 2000 représentées par les points colorés ($P=1.00$, ANOVA simple) ; les 3 courbes en pointe ajustées sont des régressions *log-normal* non-linéaires à 3 paramètres qui représentent les tendances générales des mesures.

Nests distribution in the waterspout: there is no statistically significant difference between 1997, 1998 and 2000 frequencies represented with colour points ($P=1.00$, 1-way-ANOVA); the 3 fitted peak curves are non-linear, 3 parameters log-normal regressions which represent measurement general tendencies.

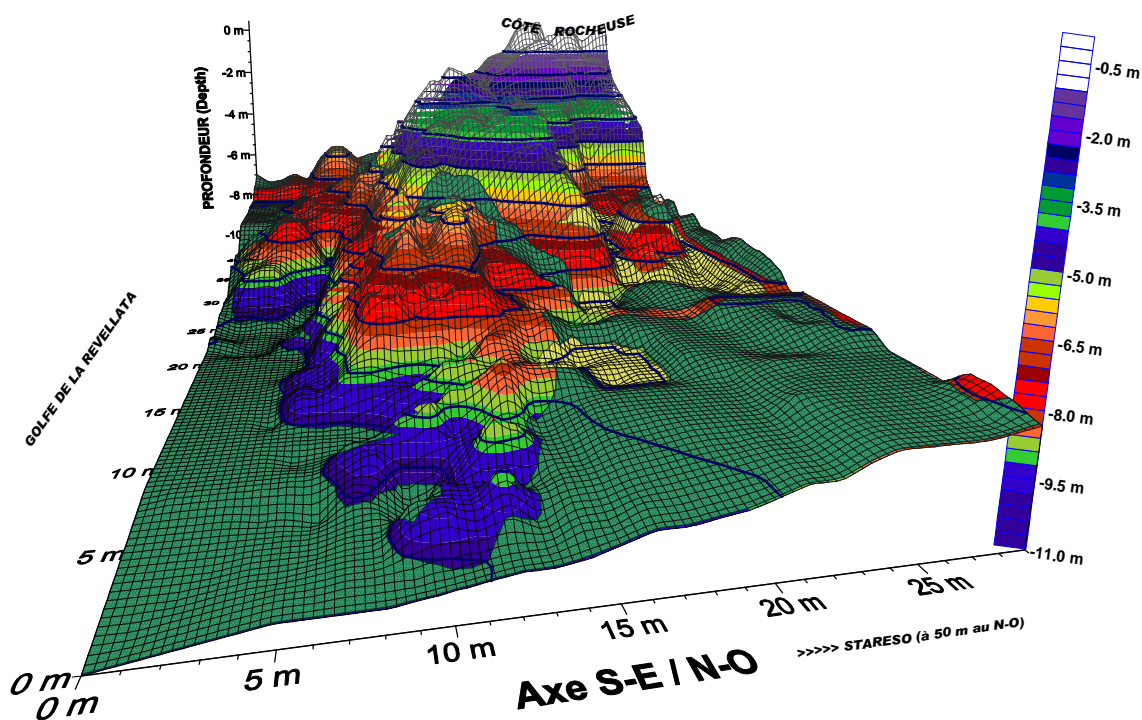
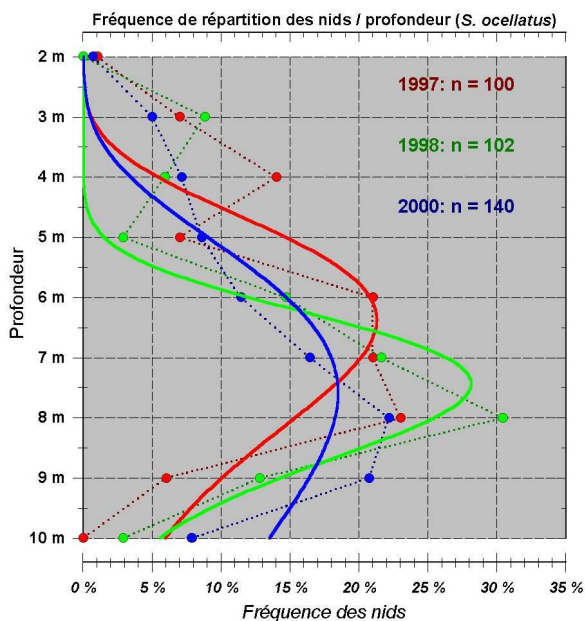


Fig.1.26. Zones préférentielles de nidification dans la colonne d'eau sur le MNT du « Rocher Ocellatus » : distribution bathymétrique basée sur la figure 1.25 et synthétisant les fréquences mesurées durant les 3 saisons d'observation. Zones bleues : très basse densité de nids ; zones vertes et orange : densité moyenne ; zones rouges : très haute densité. Surfaces vertes pointillées : herbier ; surfaces jaunes pointillées : sable.
Réglages de la perspective : Rotation=10°; Inclinaison=10°; Distance de vue = 10% ; Echelle Z : 1 cm = 1.73 Map units.

Preferential nesting zones in the waterspout on the "Ocellatus Rock" DEM: bathymetric distribution based on the figure 1.25 and synthesising measured frequencies during the 3 observation seasons. Blue zones: very low nest density; green and orange zones: medium density; red zones: very high density. Dotted green surfaces: sea grass; dotted yellow surfaces: sand.

Perspective settings: Rotation=10°; Tilt=10°; Eye distance = 10%; z scale: 1 cm = 1.73 Map units.

En analysant les figures ci-dessus (**fig. 1.25** et **1.26**), on retrouve approximativement les mêmes tendances que celles exprimées dans la synthèse de Michel (2000) : les mâles territoriaux nidifient sur le Rocher, majoritairement entre les intervalles de 6 et de 9 mètres de profondeur. La fréquence des nids varie donc en fonction de la hauteur d'eau, avec une densité maximale qui se situe aux alentours des -7,5 m. On recense sur la zone de rares nids à -2,5 m et quelques-uns à -10 m. Les profondeurs moyennes ($\pm \sigma$) étaient de -6,1 \pm 1,7 m (1997), -6,9 \pm 1,7 m (1998) et -7,1 \pm 2,0 m (2000). La zone de nidification optimale sur le Rocher semble se situer dans l'intervalle de -7 m. Ce fait est à mettre en relation directe avec la répartition des nids dans le plan horizontal.

En effet, sachant que sur notre zone d'investigation, les mâles territoriaux se concentrent sur la partie extérieure du Rocher (**fig. 1.22, 1.23, 1.24**), la répartition optimale dans la colonne d'eau est renforcée par l'analyse de la surface disponible sur les deux versants de la crête, pour chaque profondeur (**fig. 1.27**).

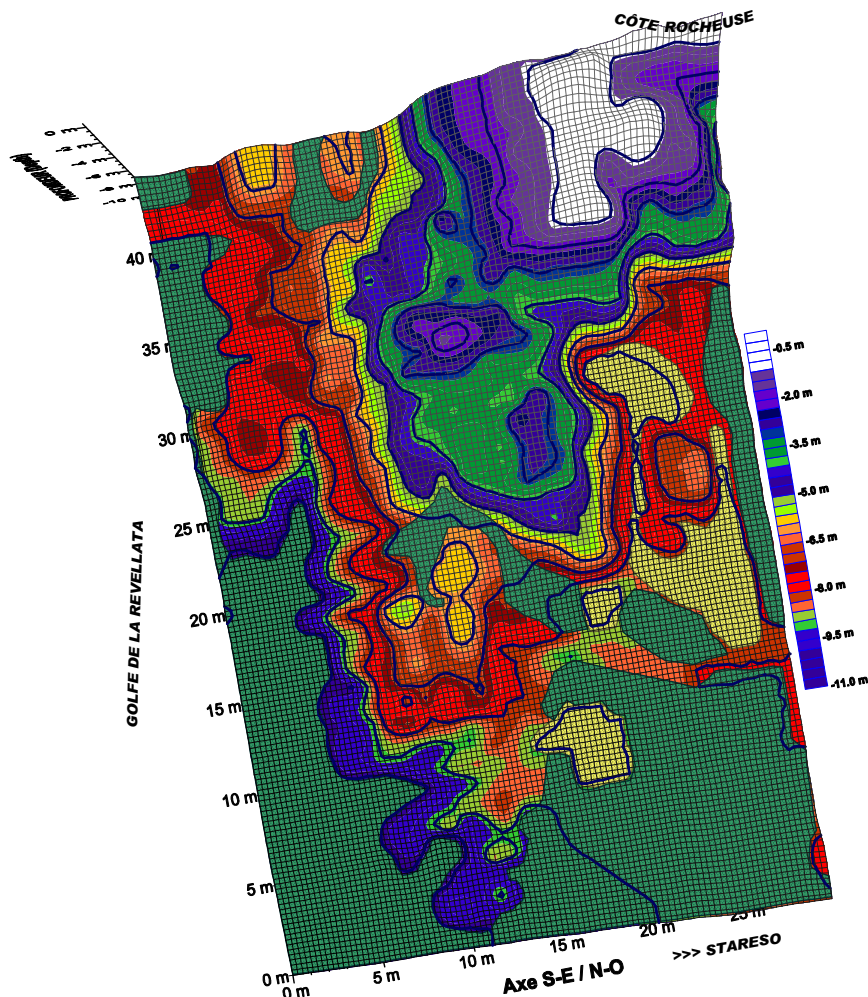


Fig.1.27. Zones préférentielles de nidification sur le MNT du « Rocher Ocellatus ». Légende des couleurs : voir Fig.1.26.
Réglages de la perspective : Rotation=10°; Inclinaison=90°; Distance de vue = 20% ; Echelle Z : 1 cm = 1.73 Map units.

Preferential nesting zones on the "Ocellatus Rock" DEM. Colour legend: see Fig.1.26.
Perspective settings: Rotation=10°; Tilt=90°; Eye distance = 20%; Z scale: 1 cm = 1.73 Map units.

En visualisant du dessus (vue aérienne) la répartition bathymétrique des nids, on remarque directement que les bandes rouges (très haute densité de nids) sont beaucoup plus larges sur le tombant du versant E/S-E (à gauche sur le M.N.T., **fig.1.27**) que sur le tombant du versant N/N-O (à droite sur le même M.N.T.). C'est évidemment explicable par l'inclinaison du tombant N/N-O qui est plus forte et qui offre donc une surface dans la tranche des -6/-8 m moins importante. Seul le gros rocher sur la tache de sable et les zones moins profondes de la partie droite sont en pente plus douce. Si la zone du gros rocher a un succès indéniable (voir les figures de la section 3.1.1), les autres zones N/N-O sont peu utilisées.

Par contre, sur le versant gauche, les surfaces disponibles de la tranche des -6/-8 m sont larges. Nos recensements montrent que ces zones bathymétriques E/S-E sont envahies par les mâles territoriaux nidificateurs. Cela démontre parfaitement que le choix de la zone des -6/-8 m n'est pas aléatoire, en tout cas au sein de ce microhabitat de reproduction de *S. ocellatus*.

3.2.- Distribution dans le temps des nids construits au cours des saisons de reproduction 1997, 1998, 2000

3.2.1. Evolution du nombre de nids sur la zone d'étude

Outre les variables spatiales, nous avons relevé lors de nos recensements les dates de début et de fin de chaque nid inventorié (342 au total). Le nombre quotidien de nids présents sur le « Rocher Ocellatus » entre le 04 mai et le 24 juin des saisons 1997, 1998 et 2000 a pu ainsi être mesuré. La date de début est aisée à déterminer : la zone de travail étant, chaque jour, inspectée minutieusement, toute nouvelle construction était détectée au jour le jour. Par contre, la fin d'un cycle est plus difficile à déterminer avec précision. Outre nos comptages quotidiens qui permettaient de situer dans quelle phase se trouvait le nid (construction, activité sexuelle ou ventilation), une particularité du mécanisme d'éclosion des œufs nous a permis de déterminer assez précisément la fin de chaque cycle.

Ouvrons une parenthèse pour expliquer ce très intéressant mécanisme qu'est l'éclosion synchrone et nocturne des œufs de *S. ocellatus*.

On sait que la durée du développement embryonnaire varie en fonction de la température de l'eau. Les éclosions des diverses pontes devraient donc s'échelonner dans le temps. Pour vérifier cette hypothèse, Lejeune et Michel (1986) ont réalisé des expériences en milieu naturel et en laboratoire, en choisissant de manipuler la variable « jour-nuit ». Les résultats sont surprenants. Lorsqu'en milieu naturel, ils recouvrent un nid pour l'occulter, ils constatent une éclosion massive des œufs, induite quelle que soit l'heure de la journée. En milieu artificiel (aquarium), trois manipulations (inversion du rythme nyctéméral, nuit continue, brève interruption de la lumière) montrent que, même si les œufs sont pondus à des heures différentes, l'éclosion des larves peut être différée d'au moins

12 heures jusqu'à l'apparition du stimulus «nuit». La durée d'attente peut même être portée à 40 heures dans la condition «lumière continue» suivie d'une brève période «nuit». Le stimulus «nuit» est donc le déclencheur de l'éclosion des œufs, éclosion que l'on qualifiera de «synchrone et nocturne» (Lejeune & Michel, 1986). En outre, on constate que chez *S. ocellatus* la quasi-totalité des éclosions journalières ont lieu durant la première heure de la nuit et même dès le coucher du soleil. Ce processus adaptatif permet l'éclosion à une période qui coïncide avec le relâchement de l'activité protectrice du mâle territorial, moment également où les poissons diurnes disparaissent des zones de nidification et où les poissons nocturnes ne sont pas encore très actifs. Ce moment précis de la journée correspondrait donc à une période où le risque de prédation sur les larves est faible. D'ailleurs, Michel et Poulicek (1987) ont analysé le peuplement de mollusques dans des nids et y ont constaté un enrichissement, durant la nuit, des mollusques prédateurs potentiels de larves. L'éclosion massive en début de nuit pourrait ainsi constituer un comportement d'évitement face à cette prédation. Par ailleurs, l'éclosion massive (puisque synchrone) des œufs augmente la probabilité de survie de chaque individu en cas d'attaque, grâce à l'effet de dilution des larves qui augmente la résistance à la prédation. Enfin, la nuit permet aux larves d'atteindre les couches de surface avant le retour de la lumière. L'éclosion synchrone et nocturne serait donc une adaptation complémentaire à la stratégie générale de protection du frai (comportement de nidification et soins parentaux).

Tenant compte de ce phénomène, la fin d'un cycle pouvait être déterminée le lendemain de l'éclosion nocturne des œufs, le mâle ayant abandonné son nid devenu inutile. La date de fin est donc, dans nos graphiques, le jour de l'observation du nid vide moins un (J/Obs-1).

Les résultats indiquent que la densité de nids sur le site au cours de la saison augmente rapidement en début de saison avec une diminution très progressive en fin de saison (**fig.1.28**). En 2000, l'augmentation a été particulièrement rapide avec un pic record et très précoce du nombre de nids présents simultanément sur le site (52 nids le 21 mai). Le nombre total de nids construits est également beaucoup plus élevé que les deux autres années.

Par ailleurs, il est évidemment possible d'utiliser notre Modèle Numérique de Terrain pour visualiser au jour le jour la dynamique de nidification des *S. ocellatus* sur le Rocher. A titre d'exemple, nous présentons, dans la page qui suit, deux représentations d'une situation quotidienne d'occupation de la zone (**fig.1.29**). Ces représentations 3-D reprennent la situation des nids comme elle se présentait le 27 mai 1997, date à laquelle le nombre de nids était le plus élevé cette année là. De plus, elles donnent l'emplacement de l'ensemble des nids de la saison 1997 (en jaune). Ces M.N.T. pourraient par exemple être associés en séquences, depuis la date de la première nidification jusqu'à une date du pic d'activité.

Ainsi, une animation, composée d'un ensemble de représentations numériques qui comporterait au moins une image par jour (situation quotidienne des nids), devrait nous aider à mieux appréhender la répartition spatiale des nids distribuée dans le temps. Il n'est malheureusement pas possible de présenter une

telle séquence animée dans ces pages. La réalisation technique n'est, par ailleurs, pas aisée.

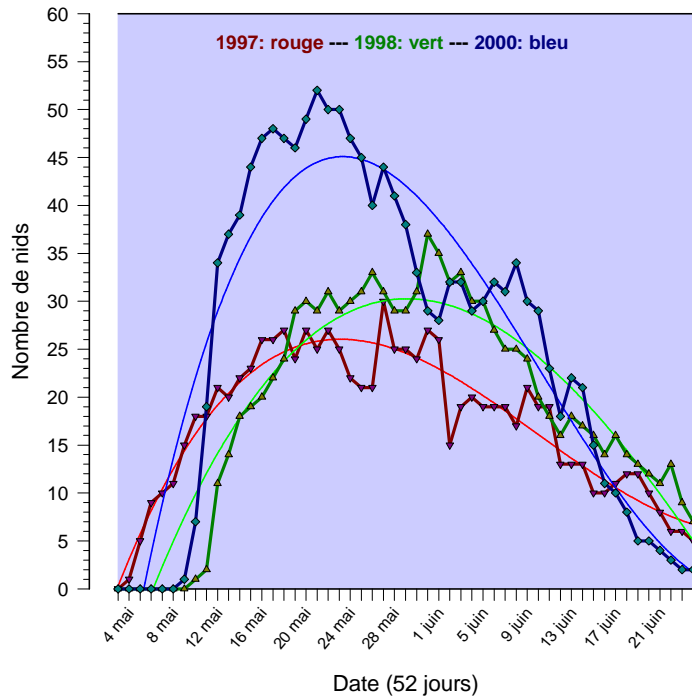


Fig.1.28. Evolution du nombre quotidien de nids de *Symphodus ocellatus* sur la zone investiguée durant 3 saisons de reproduction (tracés curvilignes). Les 3 courbes ajustées sont des régressions linéaires d'ordre 3 qui représentent les tendances générales des distributions.

1997 : n=52 (52 observations) ;
 1998 : n=52 (52 observations) ;
 2000 : n=52 (52 observations).

Evolution of the daily number of Symphodus ocellatus' nests on the zone investigated during 3 reproductive seasons (line plots). The 3 fitted curves are linear regressions of order 3, which represent general tendencies of the distributions.

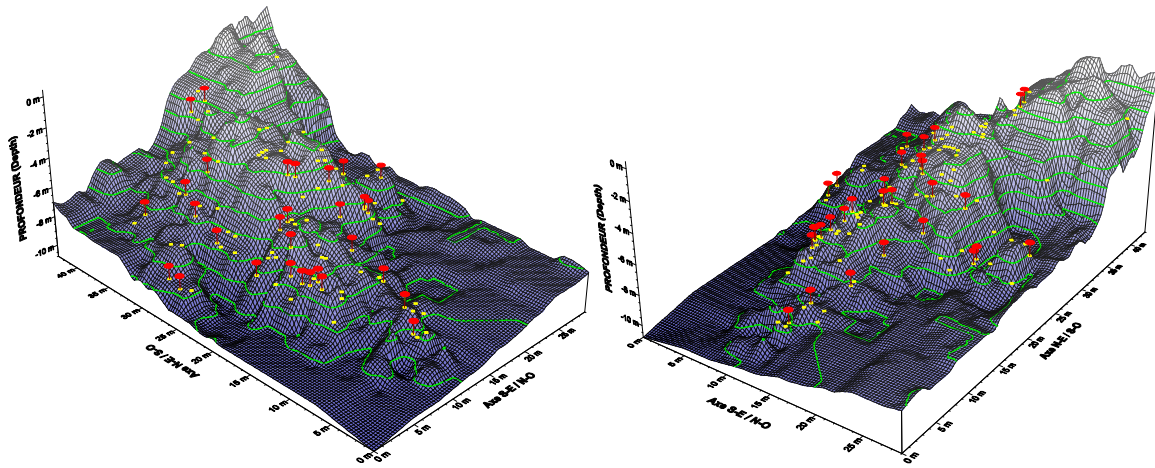


Fig.1.29. Répartition 3-D des nids de *S. ocellatus* sur le MNT du « Rocher Ocellatus » à la date du 27 mai 1997 (jour du pic de nidification en 97). En rouge : les positions des nids du 27/V ; en jaune : les positions de tous les nids recensés durant la saison (entre le 04/V et le 24/VI).

Réglages de la perspective : Rotation=45° (MNT gauche) et 325° (MNT droit); Inclinaison=30°; Distance de vue = 25% ; Echelle z : 1 cm = 1.73 Map units.

*3-D allocation of the *S. ocellatus*' nests on the "Ocellatus Rock" DEM on the 27th of May 1997 (date of the nesting peak in 97). In red: the nests positions at the 27/V; in yellow: the positions of all the nests counted during the season (between the 04/V and the 24/VI).*

Perspective settings: Rotation=45° (left DEM) and 325° (right DEM); Tilt=30°; Eye distance = 25%; z scale: 1 cm = 1.73 Map units.

Quand on regarde les courbes d'occupation du Rocher (**fig.1.28**), on constate que la saison 2000 est atypique. L'analyse statistique le confirme. Nous avons appliqué des tests non-paramétriques d'analyse de variance car les distributions étaient non normales ($p=0.03$, test de *Kolmogorov-Smirnov*). Ainsi, nous avons procédé à une ANOVA simple de type Kruskal-Wallis pour comparer les recensements quotidiens ($n=52$) des trois saisons de reproduction.

Les résultats de l'analyse indiquent que les distributions sont significativement différentes ($df=2$, $p<0.01$). Nous avons alors effectué un test *post-hoc* (*Student-Newman-Keuls*) pour comparer les saisons deux par deux. Si les données de 1997 et de 1998 ne sont pas statistiquement significativement différentes, les données de la saison 2000 diffèrent significativement des années 97 et 98.

Ce qui est particulièrement étonnant en 2000, c'est l'augmentation très rapide du nombre de nids sur la zone : le pic de densité est atteint le 21/05 alors qu'en 97 le pic était atteint le 27/05 et qu'en 98 le pic avait lieu le 30/05. Le léger décalage entre 97 et 98 peut être expliqué par un « démarrage » de la saison de reproduction des *S. ocellatus* plus tardif en 98 (**fig.1.28** ; voir également **fig.1.30**, *point 3.2.2*). Par contre, la même explication n'est pas applicable pour la saison 2000, les nidifications ayant commencé à peu près à la même date qu'en 98.

Une autre constatation importante concernant la distribution de la saison 2000 est le nombre maximum de nids atteint sur le Rocher. Un nombre record de 52 nids a en effet été atteint cette saison là, alors qu'en 97 la densité maximum était de 30 et qu'en 98, elle culminait à 37 nids. La saison 2000 s'est donc déroulée très rapidement et de manière très intense : 140 nids auront été élaborés en 2000, contre 100 nids en 1997 et 102 nids en 1998. Comme nous allons le voir dans la section suivante, la variation quotidienne de la température de l'eau un peu avant le début de la saison de reproduction est très probablement le facteur abiotique déterminant non seulement le déclenchement des comportements reproducteurs, mais déterminant également la distribution atypique de la première moitié de la courbe de 2000.

Par ailleurs, dans le cadre de nos évaluations de densité de nids au cours de la saison, nous avons utilisé un module très utile du programme *SURFER*[®]. Ce système permet en effet de calculer les volumes et les surfaces des données interpolées. Ainsi, le programme calcule les volumes compris entre les nœuds du M.N.T.

Dès lors, nous avons pu calculer la surface réelle de notre zone de travail. D'une surface plane de 1247 m², nous obtenons une surface réelle de 1503 m². Bien entendu, ce résultat ne prend pas en compte tous les détails du Rocher (anfractuosités, dépressions, etc.) qui n'ont pu être intégrés - puisque presque impossible à relever lors de la topographie - dans le modèle de départ.

Les densités de nids au mètre carré peuvent être ainsi calculées. Ramenées au nombre de nids par 100 m², nos données peuvent être comparées à d'autres

estimations comme celles de Fiedler (1964) ou de Taborsky *et al.* (1987). Voici les densités moyennes (calculées à partir des médianes) et maximales des nids de *S. ocellatus* présents simultanément sur le « Rocher Ocellatus » en 1997, 1998 et 2000 :

- 1997 : Densité moyenne=1,3 nids/100 m² ; D. maximale=2,0 nids/100 m².
- 1998 : Densité moyenne=1,3 nids/100 m² ; D. maximale=2,5 nids/100 m².
- 2000 : Densité moyenne=2,0 nids/100 m² ; D. maximale=3,5 nids/100 m².

Nos résultats concordent bien avec ceux de Fiedler (1964) qui a enregistré une densité maximale de 2,4 nids/100 m² sur son site d'étude yougoslave en 1956. Par contre Taborsky *et al.* (1987) renseignent une densité maximale de 8 nids/100 m², résultat très supérieur à notre densité maximale observée lors d'une saison pourtant relativement exceptionnelle (année 2000). Leurs observations réalisées en 1983 et 1984 sont d'autant plus étonnantes qu'elles ont été réalisées exactement sur la même zone que nous.

La surestimation de Taborsky *et al.* (1987) provient du fait qu'ils ont réduit la zone d'investigation à un périmètre plus petit. En effet, ils estiment la surface de la zone à 465 m². Leur estimation semble plus influencée encore par « l'effet microhabitat » que notre approche qui, dans le calcul des surfaces, intègre une partie de l'herbier qui entoure le Rocher, ainsi que les rares taches de sable. Nous pensons que nos mesures de densité reflètent une réalité plus globale, généralisable à d'autres sites méditerranéens.

3.2.2. Distribution des nids en fonction de la température de l'eau

La variation quotidienne de la température de l'eau de mer au début du printemps, couplée à la photopériode croissante de fin avril/début mai, sont plus que probablement les facteurs abiotiques qui déterminent le déclenchement des comportements reproducteurs chez les *S. ocellatus*. En effet, comme chez d'autres espèces de labridés méditerranéens (pour *Symphodus tinca*, voir Wernerus *et al.*, 1989 ; van den Berghe, 1990 ; Warner *et al.*, 1995) ou comme chez de nombreux poissons d'eau douce des régions tempérées (Poncin, 1992 ; Léonard & Poncin, 1993 ; Poncin, 1996), *S. ocellatus* semble répondre à une photopériode et à une température assez précises qui déterminent le début du frai. Cette réponse comportementale a d'ailleurs été parfaitement mise en évidence chez *Abramis brama* (Poncin *et al.*, 1996)¹⁶, cyprinidé territorial d'eau calme ayant développé

¹⁶ Signalons que nous avons réalisé en 1997 la même approche qu'en Corse à l'ancienne gravière de Lanaye (Meuse belgo-néerlandaise) chez la brème commune *Abramis brama* (Teleostei, Cyprinidae) pendant la période où ce cyprinidé est censé se reproduire. Les observations à but exploratoire, réalisées du 12 au 28 mai 1997 ne nous ont malheureusement pas permis d'observer la moindre reproduction. En effet, les conditions météorologiques fluctuantes du mois de mai étaient peu propices à l'observation aérienne (suivi des berges du plan d'eau): l'eau était trouble et la luminosité générale trop faible. De plus, la température de l'eau n'étant pas suffisante (moins de 18° C), les comportements reproducteurs ont été grandement perturbés et rares.

des stratégies de reproduction similaires à celles observées chez les *S. ocellatus* (mâles territoriaux, mâles parasites ou opportunistes).

Rappelons que nous avons relevé la température de l'eau chaque matin et chaque après-midi dans le port de STARESO à 2 m de profondeur. Nous l'avons également mesurée systématiquement lors de nos plongées sur notre zone de travail à une profondeur d'environ 10 m (températures minimales de la zone).

Dès lors, sachant que la thermocline saisonnière qui se met en place entre le début et la fin mai, se répartit dans le Golfe de la Revellata bien au-delà des -10 m (entre 20 et 25 m de profondeur) (Janssens, 2000), nous pouvions utiliser sans risque la moyenne des températures quotidiennes collectées pour notre analyse. Ces points quotidiens moyens représentés sur la figure ci-dessous (**fig. 1.30**) sont donc de bons estimateurs de la température moyenne quotidienne de la tranche des -4/-8 mètres, zones où les nids sont les plus nombreux.

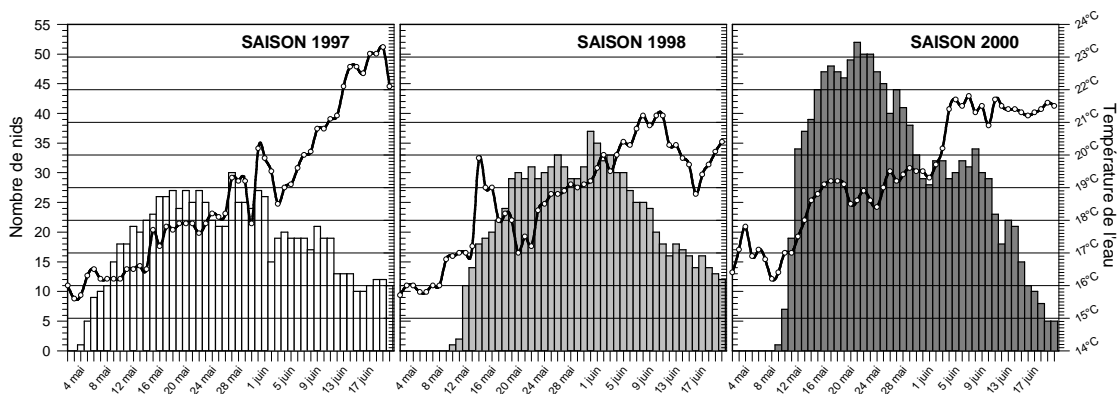


Fig.1.30. Evolution du nombre quotidien de nids de *Symphodus ocellatus* sur la zone investiguée durant 3 saisons de reproduction (histogrammes). Les 3 courbes représentent la température quotidienne de l'eau de mer de la zone du « Rocher Ocellatus » dans la colonne d'eau des -4/-8 m (n=50).

*Evolution of the daily number of *Symphodus ocellatus*' nests on the zone investigated during 3 reproductive seasons (bar charts). The 3 curves represent the seawater daily temperature of the "Ocellatus Rock" in the -4/-8 m waterspout (n=50).*

Les 3 graphiques (**fig.1.30**) montrent clairement que les *S. ocellatus* commencent à construire leur nid à une plage de température assez précise, entre 16°C et 17°C, aux alentours du 10 mai lorsque la photopériode est de 15 heures (15h Lumière / 9h Obscurité.). En outre, en 2000, la température anormalement élevée (18°C) début mai ne déclenche pas les comportements de nidification plus tôt.

Ainsi, au printemps 2000, c'est au contraire l'abaissement de la température, à partir du 04 mai 2000 jusqu'à 16°C, qui semble amorcer la saison de reproduction qui, dès ce moment, se précipite avec l'augmentation spectaculaire du nombre de nids, phénomène commenté dans la section précédente. Les températures optimales déclenchant le processus de nidification chez *S. ocellatus* se situeraient donc entre 16°C et 17°C.

Ainsi, même si Taborsky *et al.* (1987) affirment que la température n'est pas le facteur critique dans l'apparition des comportements reproducteurs chez *S. ocellatus*, nos observations indiquent que la variation quotidienne de la température de l'eau, un peu avant le début de la saison de reproduction, est très probablement le facteur abiotique régulant le déclenchement des comportements reproducteurs. On peut en effet constater, en se référant aux données annuelles de la température de l'eau de mer à Calvi, systématiquement récoltées depuis plus de 20 ans (depuis le 22 janvier 1981), que l'eau reste à une température très stable de décembre à avril (13-14°C), augmente légèrement durant le mois d'avril, puis beaucoup plus rapidement à partir du début du mois de mai (Janssens, 2000).

L'étude expérimentale (présentée dans la seconde partie, chapitre 2) réalisée dans un mésocosme de 5 M³, portant sur l'influence de la température de l'eau et de la photopériode sur le déclenchement des profils comportementaux reproducteurs chez *Symphodus ocellatus*, permettra d'argumenter plus solidement notre propos. La manipulation systématique de la « variable température couplée à la photopériode » autorise, en effet, la mise à l'épreuve de nos hypothèses basées sur les observations de terrain.

3.2.3. Distribution bathymétrique des nids au cours de la saison : exemple de l'année 97

Continuons cette section concernant la distribution dans le temps des nids sur le « Rocher Ocellatus » en présentant une autre représentation en 3 dimensions, plus classique cette fois. Les histogrammes en 3-D sont en effet la forme graphique la plus adaptée¹⁷ pour pouvoir faire une analyse exploratoire des processus de répartition des nids dans la colonne d'eau au cours de la saison de reproduction.

Nous avons choisi de présenter la distribution bathymétrique des nids (occurrences) de la saison 1997 (**fig.1.31**). On retrouve approximativement les mêmes tendances que celles calculées (en %) pour l'ensemble des nids de la saison. Les mâles territoriaux nidifient sur le Rocher, majoritairement entre les intervalles de 5 et de 8 mètres de profondeur. La fréquence d'occurrence quotidienne des nids varie donc également en fonction de la hauteur d'eau, avec une densité maximale qui se situe aux alentours des -7,5 m. La plage de profondeurs optimales semble donc être recherchée par les mâles territoriaux nidificateurs tout au long de la saison de reproduction.

¹⁷ Nous avons testé sur les mêmes données XYZ d'autres représentations 3-D tels que les graphiques de surface proposés par le logiciel de graphiques que nous avons utilisé pour la majorité des figures présentées dans cette thèse (SigmaPlot®, 2001). Nous avons également expérimenté avec SURFER® (1996) une représentation 3-D dont les données ont été interpolées par la même technique que pour les MNT du Rocher. L'ensemble de ces représentations est décevant, l'interprétation des données « plottées » étant encore plus confuse qu'avec des histogrammes 3-D. Il ne nous a donc pas semblé utile de présenter ici ces graphiques de surface.

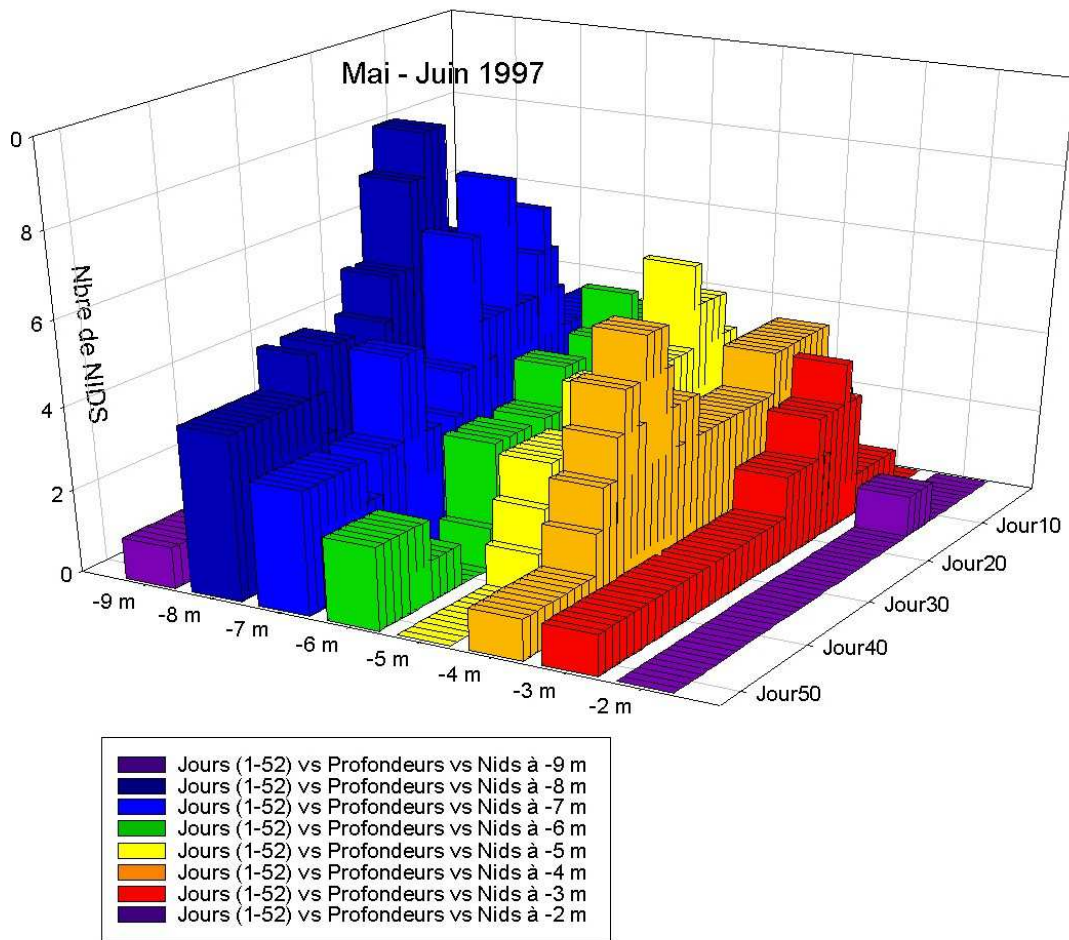


Fig.1.31. Evolution (de jour en jour) de la répartition des nids de *S. ocellatus* dans la colonne d'eau sur le « Rocher Ocellatus », durant la saison de reproduction 1997.

*Evolution (day-by-day) of the *S. ocellatus*' nests distribution in the waterspout on the "Ocellatus Rock", during the 1997 reproductive season.*

3.2.4. Durée des cycles de nidification au cours de la saison de reproduction chez *S. ocellatus*

On sait que chez les poissons la vitesse d'éclosion des œufs varie proportionnellement à la température de l'eau (**P de la température = P de la vitesse d'éclosion**). Nous le signalions dans l'introduction, chez *S. ocellatus*, la phase de construction du nid comme la phase d'activité sexuelle durent 2 à 3 jours. La phase de ventilation permettant l'éclosion des œufs est plus longue et surtout plus variable (4 à 6 jours) puisque sa durée est fonction de la température de l'eau. Les durées des cycles complets de reproduction devraient donc diminuer au fur et à mesure que la saison avance et que la température augmente, le temps de ventilation nécessaire à l'éclosion des œufs étant inversement proportionnel à la température du milieu ambiant (**P de la température = T du temps de**

ventilation). Disposant des données précises nécessaires pour vérifier la théorie par de nombreuses observations de terrain, nous présentons une figure qui complète notre approche globale des processus de nidification chez *S. ocellatus*.

Sur ces graphiques (**fig.1.32**), chaque point du nuage correspond à la durée de 1 cycle de nidification. Ces cycles (nids) sont classés par ordre croissant d'apparition sur la zone du Rocher, comme c'était le cas pour les balises numérotées reprises sur les M.N.T. de la répartition dans le plan horizontal (**fig.1.22** ; **fig.1.23** ; **fig.1.24**). Nous avons retiré les cycles ayant une durée inférieure à 6 jours, considérant que ces nidifications courtes étaient des cycles inachevés (nid abandonné par le mâle, détruit par un prédateur d'œufs ou encore éventuellement balayé par la palme d'un plongeur) et que ceux-ci fausseraient les résultats.

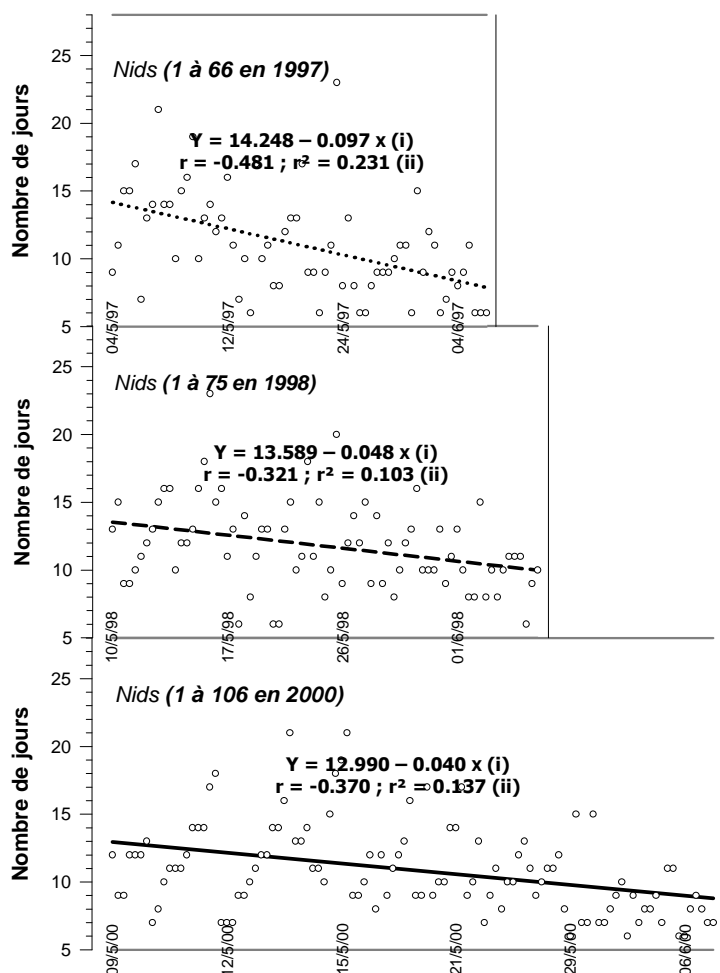


Fig.1.32. Evolution dans le temps de la durée des cycles de nidification chez *Symphodus ocellatus* sur la zone investiguée durant 3 saisons de reproduction (nuages de points). Les droites ajustées sont des régressions linéaires d'ordre 1 qui représentent les tendances générales des distributions.

(i) Equations des régressions linéaires ;
(ii) Coefficients de corrélation (r) de Pearson et coefficients de détermination (r^2) avec $p < 0.01$.

1997 : $n=66$; 1998 : $n=75$;
2000 : $n=106$.

Evolution in time of the nesting cycles duration in *Symphodus ocellatus* on the zone investigated during 3 reproductive seasons (scatter plots). The fitted straight lines are linear regressions of order 1, which represent general tendencies of the distributions.

(i) Equations of the linear regressions;
(ii) Pearson correlation coefficients (r) & coefficients of determination (r^2) with $p < 0.01$.

Les trois droites de régression confirment les tendances générales des mesures de durée des cycles qui diminuent régulièrement au cours de la saison de reproduction avec l'augmentation de la température de l'eau sur le site de la Revellata.

Ainsi nos observations vérifient parfaitement ce phénomène qui, d'après les expériences de Warner *et al.* (1995), pourrait avoir influencé et façonné au cours de l'évolution telle ou telle stratégie de reproduction chez *S. tinca*.

D'ailleurs, pour clôturer la présentation des résultats de nos recherches réalisées en milieu naturel, ouvrons une petite parenthèse à ce propos mais aussi concernant le rôle de la nidification et la signification du comportement parental, petite discussion illustrée par des expériences réalisées chez les crénilabres méditerranéens.

Il est généralement admis que le nid possède une importante valeur de protection du frai, notamment chez les poissons labridés méditerranéens (Lejeune, 1985). Cependant, plusieurs études chez Symphodus ocellatus ont également rapporté des faits qui montrent le rôle prépondérant du mâle nidificateur dans cette protection (Michel & Poulicek, 1987 ; Ylieff et al., 1997a ; Ylieff et al., 1998a). Ainsi, si le nid, lieu de concentration des efforts mais aussi des risques, constitue un élément de protection nécessaire, il n'est pas suffisant et l'activité du mâle territorial complète donc ce rôle (Sargent & Gross, 1993).

Cependant, toutes les espèces ne prodiguent pas des soins parentaux, et il est une espèce de labridé européen, le Symphodus tinca, qui opte ou non, en fonction de facteurs environnementaux, pour les soins parentaux. Ainsi, Warner et al. (1995) ont étudié le comportement des femelles tinca au cours de plusieurs saisons de reproduction. Les observations sous-marines montrent qu'au début de la saison (mi-avril), les femelles pondent leurs œufs dans des nids défendus par des grands mâles territoriaux alors que ces nids sont peu nombreux à cette période. Par la suite, les nids vont devenir plus abondants sur un site donné, pour décroître en fin de saison (mi-juin). Malgré cet accroissement du nombre de nids et leur rôle de protection indéniable pour le frai, 30 à 80 % des femelles frayeront avec des mâles non-nidificateurs. Comme la vitesse d'éclosion des œufs dépend de la température de l'eau, on peut penser qu'il est moins coûteux, au niveau énergétique, pour le poisson et plus intéressant, en terme de survie et de maturation des œufs, de pondre un peu partout plutôt que de passer beaucoup de temps pour trouver un site idéal (un nid avec un mâle vigoureux) lorsque l'eau est à une température optimale pour un développement et une éclosion plus rapprochés.

*Les auteurs ont décidé de développer un modèle mathématique incorporant les données recueillies sur le terrain (température de l'eau, temps de recherche d'un nid par une femelle, nombre de nids visités) durant plusieurs saisons pour appuyer cette théorie. Avec ce modèle, il leur serait possible de prédire une éventuelle disparition des soins parentaux chez *S. tinca* si les conditions climatiques favorisaient un réchauffement de l'eau durant toute la période de reproduction. Cet exemple permet d'entrevoir comment des paramètres environnementaux peuvent influencer ou façonner tel ou tel comportement reproducteur.*

D'autres expérimentations ont été conduites en milieu naturel pour appréhender la dynamique de défense du nid chez *Symphodus ocellatus*. Ici, des

spécimens de cinq espèces de labridés (enfermés dans des sacs de plastique transparent) étaient présentés aux mâles territoriaux en activité sur leur nid. Ces expériences permettent d'affirmer que les soins parentaux (défense du nid mesurée par le nombre d'attaques réalisées par le mâle territorial) seraient sélectifs et traduiraient ainsi une capacité chez ce poisson à reconnaître les différentes espèces de poissons partageant son habitat, certaines constituant un danger pour sa progéniture ou directement pour lui-même (Ylieff *et al.*, 1997a). Cette aptitude à reconnaître et à interagir préférentiellement avec des individus particuliers est largement soutenue par un système visuel bien ajusté (Michel, 2000).

4.- DISCUSSION

Nous venons de présenter et de discuter partiellement l'ensemble de nos résultats portant sur les processus de nidification chez *Symphodus ocellatus*.

Bien que la répartition spatiale et la distribution dans le temps des nids des crénilabres avaient déjà fait l'objet d'analyses (plus ou moins développées) dans le cadre d'approches consacrées aux moyens de communication (Michel *et al.*, 1984 ; Michel & Voss, 1988 a ; Michel, 2000) et aux stratégies d'appariement (Wernerus, 1989 ; Wernerus *et al.*, 1989), ces études n'ont pu qu'appréhender globalement le phénomène. En effet, ces travaux n'ayant pu utilisé aucun outil de visualisation, sinon des cartes tracées, au crayon, en deux dimensions (seule méthode disponible au moment de ces recherches), les processus de répartition des nids ne pouvaient être qu'analysés sur des échelles spatiales larges, sans suivi systématique de tous les nids d'une zone rigoureusement délimitée.

Couplant l'outil de visualisation et d'aide à la compréhension que représentent les modèles numériques de terrain (MNT), aux méthodes classiques d'observation directe des poissons en plongée, notre étude *in situ* a permis au contraire le recensement exhaustif des nids construits sur une zone parfaitement délimitée et cartographiée en trois dimensions, au cours des trois saisons de reproduction de mai-juin 1997, 1998 et 2000. Nous avons pu ainsi comparer et analyser les données collectées en plongée, sur une modélisation 3-D permettant d'appréhender simultanément la répartition des nids dans le plan horizontal et la colonne d'eau.

Les techniques de Modélisation Numérique de Terrain s'avèrent donc particulièrement adaptées pour décrire et analyser les processus de nidification chez les crénilabres. Dès lors, les données précises reprises sur les M.N.T. peuvent être, à présent, intégrées dans des conceptions plus générales d'écologie comportementale.

Ainsi, la stratégie «d'utilisation des couleurs» durant la reproduction chez les crénilabres méditerranéens (rappelée dans l'introduction) est originale et offre une des grilles conceptuelles d'interprétation de nos données. Michel (2000) a montré que les comportements des mâles territoriaux de *S. ocellatus* étaient orientés par le rouge. Auparavant, Dave (1990) avait mis en évidence la présence,

dans la structure rétinienne de l'œil, d'une importante diversité des cônes, signe de possibilité discriminatoire des couleurs. Michel et Voss (1989) ont confirmé cette possibilité par une étude comportementale réalisée en aquarium. Cette étude consistait en des tests de choix de nourriture. Nous avons également, dans le cadre de notre mémoire de fin d'études, réalisé des tests comportementaux de discrimination des couleurs chez *S. ocellatus*, mais cette fois en milieu naturel sur le même site de STARESO (Ylieff, 1995).

La procédure expérimentale, dans ce cas, était de mettre, dans des nids, des coquilles de mollusques artificiellement colorées (Ylieff *et al.*, 1998a). Ces expériences effectuées chez des mâles territoriaux consistaient à leur présenter simultanément deux «séries» (deux couleurs) de proies colorées. C'est le nombre de proies choisies dans chaque couleur (4 teintes) qui détermine s'il y a préférence et, dans l'affirmative, s'il y a une discrimination des couleurs testées.

Les résultats de ces différents tests de choix montrent que chez *S. ocellatus*, le rouge est toujours recherché et préféré. Ceci n'est néanmoins pas aussi tranché dans l'expérience des mollusques colorés où les proies non colorées artificiellement (mollusques naturels) sont d'abord choisies, juste avant la teinte rouge. Signalons en outre, que chez *Symphodus cinereus*, autre crénilabre méditerranéen, les capacités discriminatoires sont moins nettes. C'est plutôt le contraste des proies par rapport à l'environnement (nourriture bleue ou foncée sur aquarium à fond clair) qui guide les choix de ce poisson (Michel, 2000).

Au vu de ces résultats, on comprend mieux le rôle de facteur limitant que joue la hauteur de la colonne d'eau. Le signal rouge de *S. ocellatus* ne sera en effet efficace que dans la portion de la colonne d'eau où la longueur d'onde lumineuse est visible et détectée par le poisson. Si le premier mètre soumis au ressac semble peu favorable à la nidification¹⁸ (Michel, 2000), les zones des -2, -3 et -4 m n'ont toutefois pas beaucoup de succès non plus. Le rouge est pourtant parfaitement détectable à ces faibles profondeurs.

Selon nous, d'autres variables entreraient en compte dans le choix de la zone des -6, -8 m. Ainsi, la dynamique comportementale des femelles (zones des déplacements journaliers ou entre leur cycle de ponte, fidélité à certains sites, etc.), peu étudiée et surtout très mal connue à ce jour, pourrait être une variable qui expliquerait (en grande partie du moins) la répartition des nids dans l'espace. La dynamique comportementale des mâles territoriaux et parasites en période de reproduction est quant à elle plus largement documentée et jouerait également son rôle. Aussi, ces informations pourraient ouvrir des pistes pour une meilleure compréhension des phénomènes de répartition des nids dans l'espace.

Ainsi, des études réalisées *in situ*, utilisant l'observation directe et les comptages, suggèrent que certains mâles territoriaux, chez des espèces nidificatrices ou non (*Symphodus melanocercus*), auraient plus de succès en terme de fréquence de visites de femelles (Wernerus, 1985). Ainsi, l'hypothèse d'un éventuel choix de partenaire de reproduction chez les *S. ocellatus* a été testée en

¹⁸ Remarquons que le premier mètre est pourtant utilisé dans une plus large mesure par *S. roissali*, en mars-avril (obs. pers.).

recourant à l'expérimentation de terrain. Ces expériences basées sur des comptages de comportements reproducteurs — nombre de femelles entrant dans le nid, nombre de pontes effectuées dans celui-ci, nombre de mâles satellites et parasites autour du nid — permettent d'évaluer les succès reproducteurs avant et après des manipulations de population d'une zone bien définie.

La procédure de ces expériences se déroulait en trois temps : (a) mesures du succès reproducteur des mâles territoriaux nidificateurs marqués (tatouages) d'une zone ; (b) capture de tous ces mâles et «nettoyage» de la zone (destruction complète des nids construits) ; (c) enfin, après deux jours de captivité en aquarium, libération des mâles sur la même zone et nouvelles mesures de leur succès reproducteur après qu'ils aient construit de nouveaux nids (Wernerus *et al.*, 1987). Dans ces expériences, on considère que si la mesure du succès reproducteur est identique pour les mâles avant et après l'expérience, on peut conclure à un système d'appariement où les femelles feraient des choix parmi les mâles territoriaux. Cependant, les résultats indiquent que si les mâles sont attachés à un territoire (les mâles nidificateurs regagnent, après avoir été libérés, leur ancien territoire), leur succès varie dans le temps et dans l'espace, le succès n'étant pas, d'après l'auteur, dépendant du site de construction du nid (Wernerus *et al.*, 1989).

Tout ceci s'expliquerait par le fait que, d'une part, seuls les mâles les plus grands et les plus âgés construisent des nids et que, d'autre part, les femelles pondent de nombreux œufs dans plusieurs nids, tous les jours pendant six à sept semaines (saison de reproduction). Chaque ponte représente ainsi une petite proportion de l'investissement femelle total, minimisant les conséquences d'un appariement avec un mâle assurant, par exemple, une médiocre défense du nid et des œufs. Exercer un choix dans ce type de système socio-reproducteur s'avère donc plus coûteux que de s'apparier au hasard (Wernerus, 1989 ; Wernerus *et al.*, 1989).

D'autres recherches, encore chez *S. ocellatus*, montrent que lorsque les nids d'un site donné ne sont plus le siège d'une activité sexuelle, les femelles se dirigent vers les nids attractifs les plus proches. Les femelles de cette espèce seraient donc fidèles à un site de ponte choisi en début de saison. On peut donc affirmer que le succès reproducteur de certains mâles nidificateurs est la conséquence des phénomènes de fidélité ou de tradition pour un site, observés chez les femelles (Wernerus *et al.*, 1987 ; Wernerus, 1989).

Remarquons également qu'il ne faut évidemment pas omettre la part non négligeable jouée par les petits mâles parasites dans la reproduction proprement dite (Wernerus, 1989) et leur influence sur les profils comportementaux adoptés en leur présence par les grands mâles nidificateurs.

Une étude expérimentale récente menée en milieu naturel (Henson-Alonzo & Warner, 1999) démontre en effet que les conflits sexuels génèrent des comportements particuliers chez les mâles territoriaux nidificateurs de *S. ocellatus*. Ceux-ci refusent de frayer avec des femelles lorsque trop de mâles parasites sont présents autour du nid.

Ainsi, les expériences réalisées sur le terrain qui consistent à augmenter le nombre de mâles parasites autour du nid démontrent que les mâles nidificateurs modulent leurs comportements reproducteurs dans cette situation conflictuelle avec l'arrêt des parades attractives vis-à-vis des femelles dans le nid. Celles-ci nagent aux alentours ou partent vers d'autres nids. Le nid n'est plus attrayant pour les mâles parasites, qui l'abandonnent également. Par la suite, des femelles arrivent ou reviennent alors et le mâle reprend ses activités de séduction. Cette pause, en dépit du fait qu'elle diminue le succès immédiat du mâle nidificateur, diminue également le succès des mâles parasites. Ceux-ci redirigeraient alors leur investissement vers d'autres nids, comportement déclenchant à nouveau un succès accru pour le mâle nidificateur considéré.

Ce succès différé du mâle territorial résulte donc bien d'un comportement adaptatif engendré par la compétition entre les différents mâles et les conflits entre les sexes. Les auteurs qui ont été jusqu'à mettre en équation les différents processus en jeu (compétition intrasexuelle et conflits intersexuels) au moyen du modèle dynamique du jeu (*dynamic game model*) proposent que cette séquence comportementale soit le résultat d'un échange entre le succès de reproduction immédiat et un succès futur pour le mâle nidificateur (Henson-Alonzo & Warner, 2000).

On le remarque, parmi les poissons, la famille des labridés méditerranéens et particulièrement *Symphodus ocellatus*, constitue, par la diversité de ces adaptations biologiques et comportementales, un magnifique modèle animal pour explorer divers aspects de l'éthologie, de l'écologie comportementale et de l'écologie animale.

Deuxième partie

**Caractérisation des profils
comportementaux par les
méthodes d'observation directe
et via le système informatisé de
vision automatique EthoVision®
Color-Pro**

Chapitre 2

Etude de l'influence de la température et de la photopériode sur les profils comportementaux chez *Symphodus ocellatus*¹⁹

1.-INTRODUCTION

Nous venons de le voir, si *Symphodus ocellatus* a abondamment fait l'objet de recherches *in situ*, les études de laboratoire sont peu nombreuses. L'intérêt du laboratoire est de contrôler un certain nombre de variables et d'en manipuler d'autres afin de clarifier les causes de certains effets observés en milieu naturel et dont les relations causales exactes restent floues. La démarche expérimentale doit être utilisée en complément à l'étude de terrain. Cette perspective a été le fondement principal de cette recherche.

Comme nous tentions de le démontrer par nos observations sous-marines dans le chapitre 1 de cette thèse, la variation quotidienne de la température de l'eau de mer au début du printemps, couplée à la photopériode croissante de fin avril/début mai, seraient, d'après notre analyse des données (distribution des nids de *S. ocellatus* dans le temps), les facteurs abiotiques qui détermineraient le déclenchement des comportements reproducteurs chez les *S. ocellatus*. Ainsi, les températures optimales déclenchant le processus de nidification chez *S. ocellatus* se situeraient entre 16°C et 17°C. Bien que Taborsky *et al.* (1987) affirment que la température n'est pas le facteur critique dans l'apparition des comportements reproducteurs chez *S. ocellatus*, nos observations indiquent que l'augmentation quotidienne de la température de l'eau, un peu avant le début de la saison de reproduction, est très probablement le facteur abiotique régulant le déclenchement des comportements reproducteurs.

Cette recherche a donc pour but d'appréhender, dans un environnement artificiel proche du milieu naturel, les effets de deux variables – température

¹⁹ Cette étude a été réalisée en collaboration avec Arnaud LIÉGEOIS et Emmanuelle POLUS, étudiants, dans le cadre d'un stage (420 heures) de 2^{ème} Licence en Sciences Psychologiques (module Ethologie).

associée à la photopériode²⁰ et moment de la journée – sur les comportements, et en particulier sur les comportements territoriaux de l'espèce choisie.

On sait que l'apparition des comportements territoriaux reproducteurs à une température et une photopériode adéquates est un mécanisme adaptatif qui permet le démarrage de la reproduction à une période favorable pour la future progéniture (Wootton, 1990 ; Poncin & Ruwet, 1992 ; Poncin, 1996). La reproduction est alors assez synchronisée chez tous les individus dans un court intervalle de temps (deux mois chez les *S. ocellatus*).

Par ailleurs, si il très probable que l'augmentation de la température associée avec l'allongement de la photopériode au printemps soient des déclencheurs des comportements reproducteurs chez *S. ocellatus*, il devrait peut-être aussi y avoir une variation au cours de la journée de la fréquence des comportements qui pourront être observés en milieu confiné. En effet, une activité plus élevée à certains moments de la journée plutôt qu'à d'autres pourrait se traduire par une production des comportements d'alimentation (*foraging*) et d'exploration de l'environnement quand les conditions du milieu sont optimales (comme la lumière chez les crénilabres, par exemple).

Le but de cette recherche est également de montrer que la seule présence des femelles ne suffit pas à produire des comportements territoriaux de compétition intra-sexuelle chez les mâles²¹. Les variables environnementales abiotiques influenceraient fortement ces comportements territoriaux et l'activité comportementale en général des *S. ocellatus*.

Il faut enfin remarquer que la présente recherche ne s'est pas concentrée sur tous les comportements reproducteurs tels que la construction du nid ou les parades sexuelles, séquences comportementales difficiles à provoquer en condition artificielle, mais plutôt sur des comportements territoriaux annonçant la période de reproduction (défense d'un territoire, poursuites des intrus, etc.), ceux-ci étant toutefois considérés comme des comportements liés à la reproduction, nécessaires et faisant partie des stratégies générales de reproduction (Colgan & Gross, 1977 ; Perrone, 1978 ; Colgan & Brown, 1988 ; Ongarato & Snucins, 1993 ; Ylief *et al.*, 1997a ; Ylief *et al.*, 1998a).

Cette étude a été réalisée du 21/I/2000 au 25/III/2000 (9 semaines), à raison de trois journées complètes d'observation par semaine. Nous avons utilisé ici l'observation directe au moyen de la méthode d'échantillonnage par balayage instantané (voir explications dans l'Introduction générale, *point 2.1.4*). Les observations ont débuté, en janvier 2000, par une investigation purement descriptive et qualitative (échantillonnage *ad libitum* : voir *point 2.1.1*) des comportements de mâles de *Symphodus ocellatus* acclimatés depuis un peu plus

²⁰ Dans les régions tempérées (ici en Méditerranée), l'élévation de température au printemps est en effet associée à un allongement des périodes de luminosité en journée (photopériode). Nous avons ainsi choisi de faire varier ensemble et proportionnellement ces facteurs abiotiques et donc de les présenter comme une variable indépendante unique.

²¹ On peut en effet postuler, que la présence des femelles est un facteur biotique essentiel pour l'amorçage des comportements territoriaux et nidificateurs chez *S. ocellatus*.

d'une année au milieu confiné (aquariums de 1 M³ et 5 M³). Cette étape a permis de définir les comportements pertinents à échantillonner pour notre recherche.

Nous avons ensuite procédé au comptage systématique de ces derniers en fonction des variables indépendantes (température-photopériode et moment de la journée) durant huit semaines.

2.- MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1.- Etude descriptive

Pour un maintien optimal des poissons en aquarium, la température devait rester au-dessus de 14°C (Michel *et al.*, 1987) et il fallait éviter les changements brutaux de température. C'est pourquoi toutes les manipulations de variation de température à la phase des observations systématiques (*cf.* plus bas) ont été effectuées degré par degré en laissant deux jours d'acclimatation (chaque week-end) aux poissons avant toute observation.

Les observations descriptives, à caractère exploratoire, ont été effectuées à partir d'un divan situé dans la pénombre face à un aquarium rectangulaire de 5 m³ dans lequel était reconstituée, au moyen de rochers et d'algues originaires des côtes corses, une fraction du milieu côtier rocheux naturel méditerranéen (mésocosme : **fig.2.1**). Onze *Symphodus ocellatus* mâles provenant du même endroit et maintenu en captivité depuis un an et demi²² évoluaient dans cet aquarium. Les observations descriptives ont été enregistrées à une température de 21, de 19 puis de 15°C.

Elles ont permis :

- D'identifier les individus, au nombre de 11, tous mâles territoriaux (**fig.2.2**) ou satellites (**fig.2.3**) et leurs zones de fréquentation habituelles dans l'aquarium afin de détecter la présence de territoires déjà établis dans certaines parties du bac (**fig.2.4**);
- De décrire, d'expliquer et d'opérationnaliser les différents comportements à étudier de manière systématique à la phase de comptage ;
- D'effectuer une étude pilote qualitative de l'augmentation potentielle des comportements en fonction de la température, la photopériode et le moment de la journée. Cette phase exploratoire a donc principalement servi à susciter les hypothèses à vérifier lors de la partie expérimentale.

²² Les 11 mâles territoriaux et satellites de cette étude ont été capturés à l'état post-juvénile (à l'épuisette, en plongée, au départ de STARESO) fin novembre 1998 et acclimatés dans les installations du Laboratoire d'Ethologie des Poissons et des Amphibiens, le 23 novembre 1998. Le poids moyen de l'ensemble des individus capturés et ayant survécu à la captivité était fin mai 1999 de 4,5 +/- 1,75 g. (n=50). Ils ont été soumis depuis cette date à la date du début des expériences, à des conditions de température et une photopériode variant de manière similaire aux conditions rencontrées en Corse, tout au long de l'année.

Les observations ont été effectuées selon une perspective naturaliste consistant à observer le comportement tel qu'il se produit spontanément. Cela nous a ainsi permis de nous familiariser à l'observation de l'espèce en aquarium et d'acquérir grâce à des séances d'analyses descriptives longues, des connaissances générales concrètes sur les comportements non reproducteurs de *Symphodus ocellatus*.

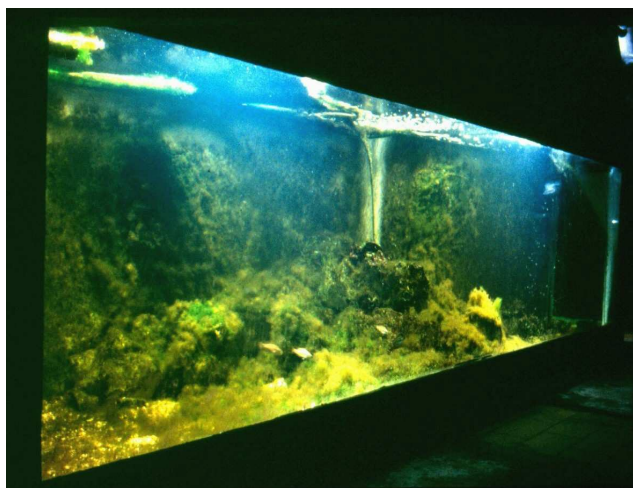


Fig.2.1. Aquarium rectangulaire de 5 m³ (mésocosme) : une fraction du milieu côtier rocheux méditerranéen a été reconstitué au moyen de rochers et d'algues naturelles originaires des côtes corses (Photo. M. Bockiau).

Rectangular tank of 5 m³ (mesocosm): a fraction of the Mediterranean rockbound coast was duplicated using rocks and natural algae from Corsica coasts (Photo. M. Bockiau).



Fig.2.4. Aquarium (vue latérale) : 4 territoires (ici des individus P1 et P4) ont été clairement identifiés à 19°C ; ils s'étendaient sur un rayon de +/- 50 cm et étaient contigus (Photo. M. Bockiau).

Tank (lateral view): 4 territories (on the picture, the P1 and the P4 fish territory) were clearly identified at 19°C; its diameter was about 50 cm and they were adjacent (Photo. M. Bockiau).



Fig.2.2. *Symphodus ocellatus*. Mâle territorial, potentiellement nidificateur (Photo. M. Bockiau).

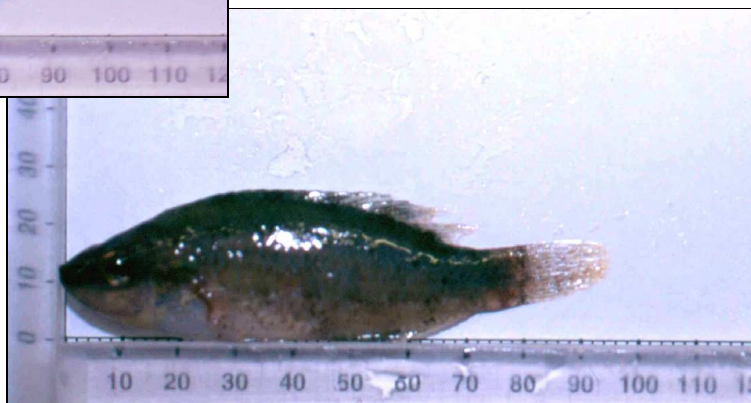
- Longueur standard (*standard length*) = 96 mm ;
- Longueur totale (*total length*) = 114 mm ;
- Poids (*weight*) = 21,7 g. (Individu P2).

Symphodus ocellatus. Territorial male, potentially nesting ocellated wrasse (Photo. M. Bockiau).

Fig.2.3. *Symphodus ocellatus*. Mâle satellite appelé aussi mâle « helper » (Photo. M. Bockiau).

- Longueur standard (*standard length*) = 80 mm ;
- Longueur totale (*total length*) = 94 mm ;
- Poids (*weight*) = 10,1 g. (Individu P4).

Symphodus ocellatus. Satellite or helper male (Photo. M. Bockiau).



2.2.- Etude expérimentale

Nous avons donc utilisé ici la méthode de « l'observation systématique ». Nous entendons par observation systématique l'observation directe non instrumentale du comportement (sans l'aide d'instruments traduisant de manière physique les événements). Deux observateurs entraînés à l'observation comportementale étaient requis pour les échantillonnages par balayages instantanés.

Si des outils tels que les systèmes de vision automatique rendaient la détection et l'enregistrement des résultats moins discutables et moins sujets aux fluctuations introduites par des différences perceptives, conceptuelles et théoriques pouvant exister entre observateurs humains, ils ne seraient pas adaptés pour cette étude. En effet, un tel instrument (sous la forme du système *EthoVision*[®], par exemple) ne permet pas encore de suivre un grand nombre d'individus dans un environnement complexe. Ainsi, dans de nombreux cas encore, le recours aux méthodes classiques d'observation directe du comportement s'avère être la solution la plus efficace.

Concrètement, l'aquarium était divisé en deux zones de taille égale clairement définies au moyen de repères visuels, chaque observateur prenait alors place au centre de cette zone à environ 1,5 m de la vitre et enregistrait les observations directement dans une grille classique d'encodage (méthode « papier/crayon »).

L'observation directe du comportement ne consistait donc pas seulement à reconnaître le comportement lorsqu'il se produit mais aussi à le classer. Dans cette étude, la classification a été employée dans le sens d'une identification, c'est-à-dire la reconnaissance d'un comportement et son inclusion parmi les classes qui seront définies plus bas (voir Résultats, approche descriptive, *point 3.1.2*).

Les données des différentes observations, d'abord recueillies sur les grilles d'observations, étaient ensuite encodées dans un fichier *Excel*[®]. Ces fichiers permettaient ensuite le traitement statistique des données grâce au logiciel *Statistica*[®] (version 5.1, *StatSoft, Inc.*).

Les observations systématiques ont permis d'appréhender les effets de deux variables – température-photopériode et moment de la journée – sur les comportements, et en particulier sur les comportements territoriaux de *Symphodus ocellatus*.

Cette étude nous a permis de statuer sur le rôle de la présence des femelles : cette seule présence déclenche-t-elle la production de comportements territoriaux ? Des variables environnementales abiotiques influencent-elles les comportements territoriaux et l'augmentation de l'activité comportementale en général, en dépit de l'absence des femelles ?

Selon nous, il est possible que l'augmentation de la température et l'allongement de la photopériode soient des déclencheurs des comportements reproducteurs de l'espèce étudiée (**hypothèse 1**).

Ensuite nous pensons que l'activité comportementale n'est pas équivalente à tout moment de la journée mais qu'elle varie selon les conditions de luminosité du milieu (**hypothèse 2**).

Le tableau ci-après indique la manière dont les variables température et photopériode ont été manipulées.

Période	Température	Photopériode	
		Intervalle de luminosité	Intervalle de forte luminosité
28/1 - 5/2	14°C	8h00 - 17h00 (9h00)	10h15 - 14h15 (4h)
7/2 - 12/2	15°C	7h30 - 17h30 (10h00)	10h00 - 14h30 (4h30)
14/2 - 19/2	16°C	7h00 - 18h00 (11h00)	9h45 - 14h45 (5h00)
21/2 - 26/2	17°C	6h30 - 18h30 (12h00)	9h30 - 15h00 (5h30)
28/2 - 4/3	18°C	6h00 - 19h00 (13h00)	9h15 - 15h15 (6h00)
6/3 - 11/3	19°C	5h30 - 19h30 (14h00)	9h00 - 15h30 (6h30)
13/3 - 18/3	20°C	5h00 - 20h00 (15h00)	8h45 - 15h45 (7h00)
20/3 - 25/3	21°C	4h30 - 20h30 (16h00)	8h30 - 16h00 (7h30)

Tableau 2.1. Plan des observations systématiques opérées entre le 28/I et le 25/III/2000 sur les 11 mâles *S. ocellatus* dans l'aquarium de 5 m³ à raison de 7 sessions d'observation de 15 minutes par jour (une toute les heures à partir de 9h05 jusque 15h20) et de 3 journées d'observation à chaque température. Le passage d'un éclairage faible (trois projecteurs HQI de 75 W) à une lumière intense (produite par l'allumage progressif de deux projecteurs HQI/DayLight de 1000 W) puis le retour à une luminosité basse a permis de recréer respectivement les conditions de l'aurore, de la journée et du crépuscule observées en milieu naturel.

*Design of the systematic observations run between the 28th of January and the 25th of March 2000 in the 11 *S. ocellatus* males in the 5 m³ tank. 7 observational sessions were conducted each day, each session during 15 minutes (each hour from 9h05 to 15h20). 3 days of observation were conducted for each temperature. The switch from low light intensity (Three 75 W HQI spotlight) to high light intensity (progressive lighting produced by two 1000 W HQI/Daylight spotlight) and after, the return to low light intensity allows to replicate respectively aurora; daylight and twilight like in the natural conditions.*

La variable moment comprenait les différentes périodes de la journée durant lesquelles les observations ont été enregistrées lors des jours de comptage. Ces moments d'observations étaient répartis comme suit :

Moment 1	Moment 2	Moment 3	Moment 4	Moment 5	Moment 6	Moment 7
09h05-9h20	10h05-10h20	11h05-11h20	12h05-12h20	13h05-13h20	14h05-14h20	15h05-15h20

Tableau 2.2. Représentation des différents moments d'observation journaliers. Les observations s'étaient sur 7 périodes de 15 minutes par jour (une toutes les heures à partir de 9h05 jusque 15h20) à raison de 3 journées au total. La température et la photopériode ont été maintenues constante durant ces trois jours (18°C et intervalle de forte luminosité de 6 heures).

Presentation of the different daily observation periods. 7 observational sessions were conducted each day, each session during 15 minutes (each hour from 9h05 to 15h20). 3 days of observation were conducted for this treatment. Temperature and photoperiod were maintained constant during these three days (18°C and 6 hours of high light intensity).

Pour étudier l'effet du moment de la journée sur l'activité comportementale, nous avons choisi *a posteriori* de nous focaliser sur les observations systématiques effectuées à 18°C (avec 6h00 de forte luminosité reproduisant le « plein jour » ; cf. **tableau 2.1**). En effet, c'est à cette température que l'on a dénombré les plus grandes occurrences de comportements intéressants. Nous sommes partis des comptages réalisés aux différents moments de la journée à trois reprises (selon les conditions décrites dans le **tableau 2.2**), en gardant donc la même température-photopériode, pour ensuite analyser de manière statistique les fréquences comportementales recueillies dans la grille d'observation à la phase de comptage.

3.- RÉSULTATS

3.1.- Approche descriptive

3.1.1. Identification des individus et des territoires

A l'exception d'un ou deux individus qui étaient très mobiles et très semblables morphologiquement, tous les poissons ont pu être identifiés lors des observations successives. Ils avaient en générale tendance à rester localisés près d'une zone qu'ils défendaient ardemment surtout aux plus hautes températures, bien que l'activité générale du bac semblait un peu plus calme au-delà de 20°C.

A faible température, les poissons passaient le plus clair de leur temps à fouiller les algues et les rochers pour trouver de la nourriture et l'activité comportementale ralentissait fortement par rapport à 19°C. Ils semblaient s'éloigner plus de leur territoire et surtout ne le défendaient plus aussi agressivement qu'à 19°C.

Quatre territoires ont été clairement identifiés à 19°C, ils semblaient s'étendre sur un rayon de +/- 50 cm et étaient proches (**fig.2.4** & **fig.2.5**). Les délimitations approximatives des territoires ont pu être vérifiées grâce à un « *tracking* » manuel : il s'agissait de suivre les déplacements de chaque mâle durant 15 minutes et de les retracer simultanément sur un schéma représentant l'aquarium (**fig.2.5**) au moyen d'un crayon. Cette technique, quoique imprécise, s'est révélée d'une grande utilité.

Trois gros mâles territoriaux ont été identifiés (appelés P1, P2 et P6 ; **fig.2.5**), ils défendaient des zones voisines tout au long des observations. Deux autres mâles plus petits (P3 et P4, sans doute des satellites) se disputaient une cavité entre les pierres à l'extrême droite du bac et plusieurs combats de bouche ont pu ainsi être observés dans cette zone. Plusieurs mâles satellites ont été repérés mais aussi un ou deux mâles parasites qui voyageaient d'un coin à l'autre de l'aquarium, étant systématiquement rejetés par les mâles territoriaux.

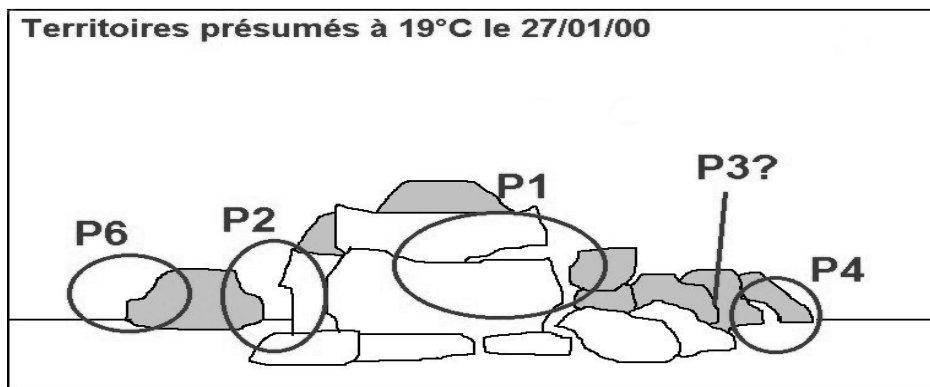


Fig.2.5. Schéma de l'aquarium vu de face. Les formes grises représentent les rochers de l'arrière-plan alors que les formes blanches représentent les pierres à l'avant-plan de l'aquarium. Les ellipses délimitent approximativement les territoires et leurs occupants qui ont pu être identifiés à 19°C le 27/01/2000 (d'après figure dessinée par A. Liégeois).

Diagram of the tank (front view). The grey structures represent rocks of the background and the white structures represent the rocks of the foreground. The ellipses approximately define the territories and its owner identified at a temperature of 19°C the 27th January 2000 (from figure drawn by A. Liégeois).

3.1.2. Identification et description des comportements d'intérêt

Pour rappel, on distingue généralement deux types de comportements (voir Introduction générale, *point 1.2.2*). Tout d'abord les comportements de type « événement » pour lesquels on observe un changement d'état. Ce comportement se produit de manière rapide et n'est pas mesurable au chronomètre ; on peut uniquement compter son occurrence. Le second type de comportement est le comportement « état ». Dans ce cas, l'animal est engagé dans un comportement de plus longue durée mesurable grâce à un chronomètre. L'animal évolue ainsi de manière cyclique à travers des états et des événements.

Bien que, d'après Lehner (1996), ce ne soit pas la méthode la plus appropriée, nous avons été contraints d'enregistrer les deux types de comportements en comptant leur fréquence d'occurrence. Nous avons dû nous résoudre à cette solution car les complications engendrées par l'utilisation du chronomètre nous auraient gênés dans la bonne conduite des observations, vu le nombre de comportements de type « états » que nous aurions eu à chronométrer simultanément, tout en comptabilisant les comportements de type « événement ».

C'est pourquoi la distinction entre les deux types de comportements ne nous a pas servi de base dans notre méthode d'observation si ce n'est pour son intérêt conceptuel²³.

²³ Ce problème nous a permis de découvrir la différence entre ce qui doit être fait idéalement selon la théorie et ce que les conditions du laboratoire nous autorisent à mettre en pratique.

Les différents comportements ont alors été définis et caractérisés comme suit, en les envisageant donc tous comme des événements :

1. **La nage.** Le poisson se déplace grâce à ses nageoires pectorales (en longeant les bords du relief rocheux et les vitres ou en déplacement ondulant au dessus du sable) sans but apparent précis ou pour atteindre une zone à fouiller pour trouver de la nourriture ou encore pour entrer dans une anfractuosité. Les poissons nagent généralement près du fond ou des rochers et pratiquement jamais dans la moitié supérieure de la colonne d'eau. La nage peut aussi se produire sur quelques centimètres entre deux autres comportements et doit être comptabilisée comme telle à partir du moment où le poisson effectue ce type de déplacement avant d'émettre un autre comportement. Un déplacement lent où le poisson avance tout en inspectant ne sera pas comptabilisé comme une nage mais s'il interrompt son inspection et effectue un mouvement de nage « normale » pour aller inspecter un peu plus loin, cela sera rapporté comme une nage au comptage.
2. **La nage sur place ou l'immobilité.** Le poisson interrompt sa nage et se pose nageoires repliées sur le fond ou sur un rocher, il peut aussi continuer à battre lentement des nageoires pectorales mais en cessant alors toute progression et sans autre activité. Certains poissons peuvent s'immobiliser sous un rocher tout en laissant leur tête ou la plus grosse partie de leur corps visible pour l'observateur. L'immobilisation pendant une inspection est comptée comme une inspection et non comme une immobilité car le poisson s'attarde simplement sur une partie spécifique des algues ou des rochers et garde la tête orientée vers celle-ci, cela n'est donc pas une immobilité en soi.
3. **Etre caché.** Les individus ne sont pas toujours visibles et certains disparaissent derrière un rocher en nageant. Un poisson peut parfois se cacher lorsqu'il est poursuivi, stoppant ainsi immédiatement la poursuite ou encore, il peut simplement se cacher après avoir fait une brève sortie. Ce comportement est compté chaque fois qu'un poisson sort du champ de vision en disparaissant derrière les rochers.
4. **La nage en groupe.** Deux poissons ou plus nagent proches l'un de l'autre dans la même direction en effectuant les mêmes changements de direction. Ce comportement semble cependant très rare et ne dure pas plus de quelques secondes.
5. **La nage rapide ou le mouvement brusque.** Le poisson effectue un mouvement soudain en battant brusquement de la nageoire caudale alors qu'il nageait juste avant normalement (par exemple, quand il frôle un autre individu, etc.). Lors de la nage rapide, le poisson accélère brutalement, souvent pour aller se cacher ou parfois pour atteindre une zone spécifique de l'aquarium.
6. **La poursuite ou attaque.** Un poisson se met à poursuivre un autre de manière brusque et rapide, il y a très rarement un contact physique car la

cible fuit immédiatement et le poursuivant arrête assez rapidement son mouvement après quelques dizaines de centimètres de poursuite (cependant, il peut poursuivre sa cible sur quelques mètres). Il existe aussi des mouvements de poursuite « alternée », c'est à dire où la cible se retourne et poursuit à son tour son attaquant initial qui repart ensuite à l'offensive, etc. Cette alternance peut durer quelques dizaines de secondes sans nécessairement mener à un combat de bouches. Mais ce mouvement alterné est apparu uniquement entre deux mâles territoriaux aux températures plus élevées (19°C). Ce comportement est très stéréotypé, on y retrouve des nages en parallèle toutes nageoires déployées et opercules ouverts, ces derniers mettant en évidence les ocelles.

7. **Le combat de bouches.** Lors d'un combat de bouches, deux poissons sont très brièvement immobiles, face à face, puis ils s'inclinent parfois latéralement et vont rapidement à la rencontre l'un de l'autre en ligne droite et bouche ouverte, le contact buccal est court, les deux poissons se repoussent l'un et l'autre en battant de la nageoire caudale très rapidement puis s'écartent l'un de l'autre. Il s'ensuit alors une poursuite ou une nage rapide en zigzag en oblique vers le haut ou vers le bas de la colonne d'eau avant de recommencer une attaque buccale. Chaque contact buccal entre les deux protagonistes représente un seul combat de bouches dans notre comptage (voir la séquence comportementale illustrant un « combat de bouches » entre deux mâles territoriaux nidificateurs de *S. ocellatus*, dans le chapitre 1, *point 1.2.4 Fig.1.6*).
8. **L'inspection.** Le poisson s'attarde sur un morceau de rocher ou sur le fond, il y examine les algues, les graviers ou les coquilles de moules vides. Il peut réaliser cette inspection tout en continuant à progresser lentement. Il arrive souvent que le poisson effectue un mouvement de nage « normale » de quelques centimètres avant de recommencer une nouvelle inspection. Lorsqu'il fouille une surface horizontale en-dessous de lui, le poisson progresse très lentement ou est immobile tête tournée vers le bas, ce qui n'est pas le cas lors d'une simple immobilité (*cf.* plus haut).
9. **La fouille avec la bouche.** L'individu ouvre la bouche pour fouiller les algues, les rochers ou les graviers. Il recrache parfois ce qu'il a attrapé (algues, graviers, etc.). L'individu peut effectuer plusieurs fouilles buccales d'affilée avant d'aller visiter une autre zone un peu plus loin. On observe un mouvement de tout le corps où le poisson avance brutalement sur quelques centimètres bouche ouverte vers la zone qui l'intéresse avant de revenir tout aussi vite en arrière vers son point de départ.

Après cette première partie descriptive qui nous a permis de nous familiariser avec l'espèce et de délimiter notre espace d'investigation, voici les résultats de l'approche expérimentale.

3.2.- Approche expérimentale

Ne disposant pas d'assez de données pour effectuer une ANOVA double paramétrique en mesures répétées (cela aurait été le cas idéal), un test des rangs de *Friedman* pour échantillons non indépendants (ce test est étroitement lié à une analyse de variance standard à mesures répétées appliquées aux rangs plutôt qu'aux scores bruts ; Howell, 1998) a été effectué pour chaque type de comportement, dans un premier temps, en fonction de la température ainsi que de la photopériode et dans un second temps, en fonction du moment de la journée.

Ainsi, toute modification ou non de l'activité en fonction de ces deux facteurs a pu être mise en évidence.

Pour la variable température-photopériode, nous avons considéré les trois observations effectuées sur une semaine à la même température et photopériode comme échantillon d'observation (n=3) pour chaque modalité (au nombre de 8) de la variable.

Après analyse statistique, nous avons pu évaluer l'évolution de chaque comportement et en tirer des interprétations globales illustrées par un graphique représentant les différentes médianes en fonction de la température-photopériode ou en fonction du moment de la journée.

Par souci de clarté dans la présentation des résultats et des graphiques, seules les différentes températures seront représentées, les durées de photopériodes associées pourront être trouvées dans le **tableau 2.1** (section 2.2).

3.2.1. Influence de la température couplée à la photopériode

L'hypothèse testée est la suivante : une augmentation de l'activité comportementale générale et des comportements territoriaux se produit parallèlement à l'élévation de la température et de la longueur de la photopériode (**hypothèse 1**).

Si cette hypothèse est vraie, les comportements de « *nage* », « *nage en groupe* », « *mouvement brusque* », « *poursuite/attaque* », « *combats de bouche* », « *inspection* » et « *fouille avec la bouche* » devraient avoir une occurrence plus élevée en fonction de la température croissante.

Le comportement « *immobile* » devrait quant à lui diminuer en fonction de l'augmentation de la température et de la durée de luminosité. Nous allons donc voir pour chaque comportement si l'**hypothèse 1** s'est vérifiée.

3.2.1.1. Nage

Comme on peut le lire sur le graphique (fig.2.6), la nage augmente de manière significative lorsque la température augmente ($\chi^2_F(N=3,dl=7)=20.22$; $p<.01$). La fréquence du comportement est de ± 400 à 14°C ; elle augmente ensuite petit à petit (de ± 400 à 14°C vers ± 1750 à 19°C) pour ensuite rester assez équivalente aux trois dernières températures (de 19°C à 21°C : fréquence entre 1500 et 1750). Il est possible que ce comportement continue réellement à augmenter même aux températures les plus hautes et, dans ce cas, les observateurs ont atteint le niveau plafond de leur capacité d'observation. Cette stagnation pourrait aussi être bien réelle et dans ce cas, une température trop élevée aurait le même effet qu'une eau trop froide, c'est-à-dire que l'activité serait moins élevée aux températures extrêmes.

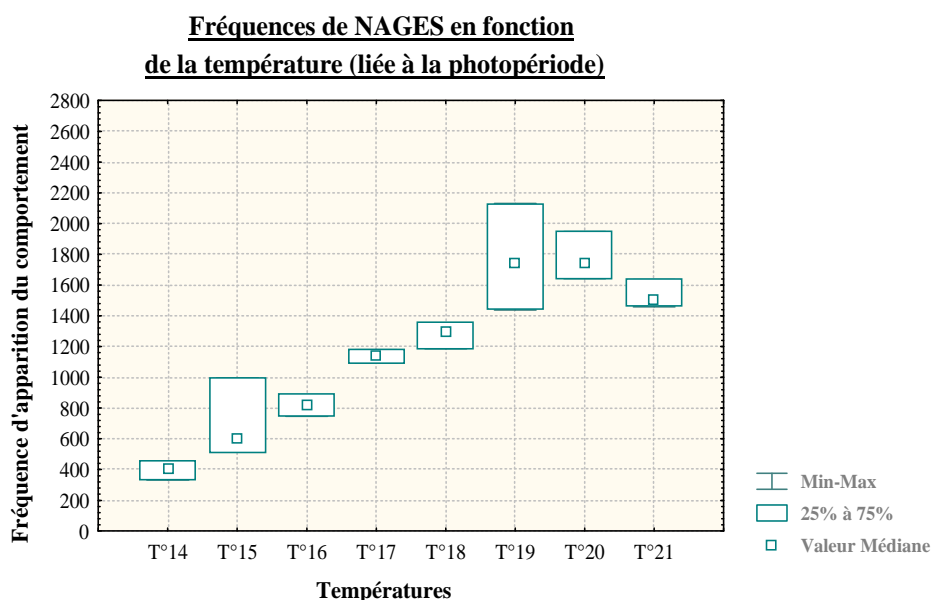


Fig.2.6. Médianes des fréquences d'apparition du comportement «nage» en fonction des différentes températures (+écarts inter-quartiles et les étendues). La fréquence varie de manière significative avec la température ($\chi^2_F(N=3,dl=7)=20.22$; $p<.01$).

Frequencies Median of the "swimming" behaviour unit according to different temperatures (+inter-quartile deviation and dispersions). The frequency differs significantly with the temperature ($\chi^2_F(N=3,dl=7)=20.22$; $p<.01$).

3.2.1.2. Mouvement brusque

Comme on peut le lire sur le graphique (fig.2.7), les mouvements brusques varient de manière significative lorsque la température change ($\chi^2_F(N=3,dl=7)=14.78$; $p<.05$). Ce comportement fluctue de manière irrégulière selon l'élévation de la température. Après réflexion, nous nous sommes demandé si ce comportement reflétait bien une partie de l'activité du poisson et s'il ne valait pas mieux le considérer comme un événement fortuit reflétant la peur, la surprise ou une gêne quelconque.

Fréquences de MOUVEMENTS BRUSQUES en fonction de la température (liée à la photopériode)

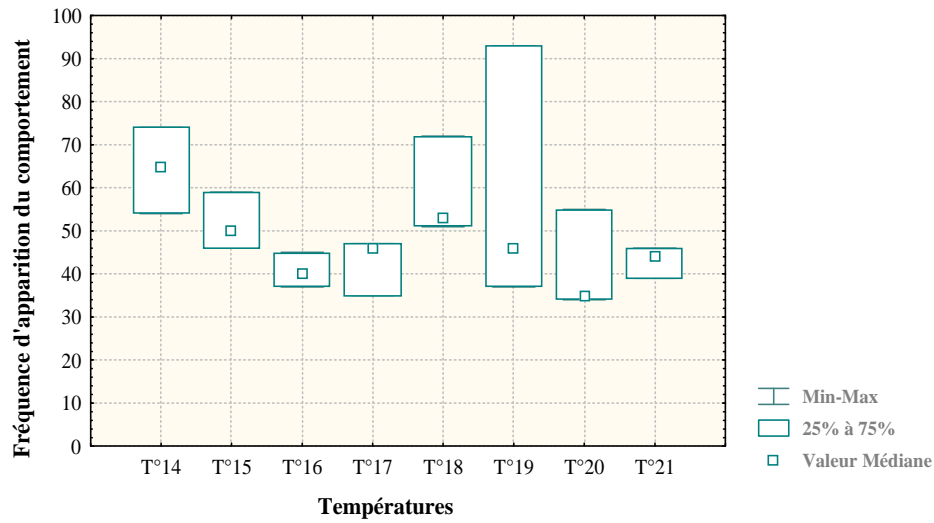


Fig.2.7. Médianes des fréquences d'apparition du comportement «mouvement brusque» en fonction des différentes températures (+écarts inter-quartiles et étendues). La fréquence varie de manière significative avec la température ($\chi^2_F(N=3,dl=7)= 14.78$; $p<.05$).

Frequencies Median of the “abrupt movement” behaviour unit according to different temperatures (+inter-quartile deviation and dispersions). The frequency differs significantly with the temperature ($\chi^2_F(N=3,dl=7)= 14.78$; $p<.05$).

3.2.1.3. Poursuite / Attaque

Le comportement «poursuite/attaque» varie de manière significative avec les changements de température ($\chi^2_F(N=3,dl=7)= 19.67$; $p<.01$; **fig.2.8**).

Fréquences de POURSUITES/ATTAQUES en fonction de la température (liée à la photopériode)

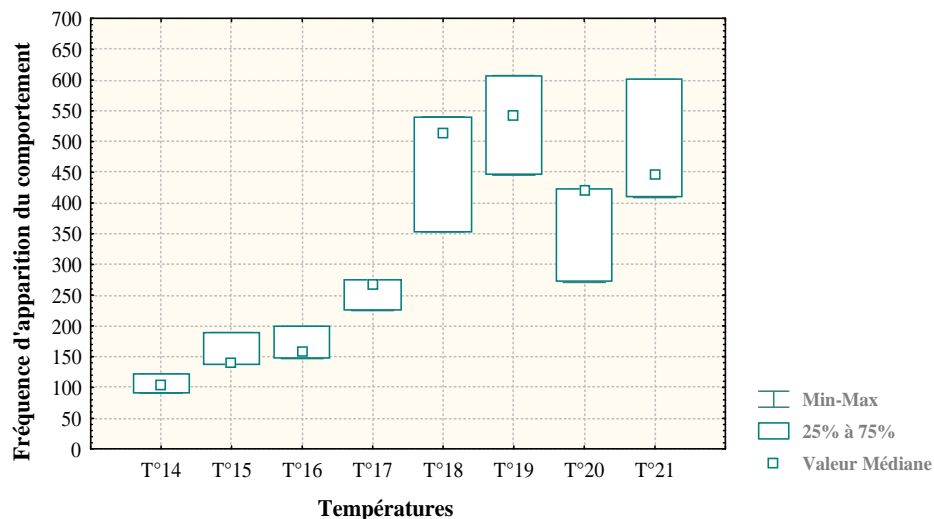


Fig.2.8. Médianes des fréquences d'apparition du comportement «poursuite/attaque» en fonction des différentes températures (+écarts inter-quartiles et étendues). La fréquence varie de manière significative avec la température ($\chi^2_F(N=3,dl=7)= 19.67$; $p<.01$).

Frequencies Median of the “chase-attack” behaviour unit according to different temperatures (+inter-quartile deviation and dispersions). The frequency differs significantly with the temperature ($\chi^2_F(N=3,dl=7)= 19.67$; $p<.01$).

Une augmentation de ce comportement est observée entre 14°C et 19°C. Ensuite, ce comportement diminue et se stabilise de 19°C à 21°C.

La « poursuite/attaque » est importante en ce qui concerne la formation de territoires : elle signale la défense d'un territoire délimité par le mâle. Cette augmentation vient conforter notre sous-hypothèse, c'est-à-dire qu'il y aurait une augmentation des comportements territoriaux en parallèle avec l'élévation de température et l'allongement de la photopériode.

3.2.1.4. Inspection

L'inspection augmente de manière significative lorsque la température augmente ($\chi^2_F(N=3,dl=7)=17.33$; $p<.05$). La fréquence médiane d'apparition du comportement est de 300 à 14°C et ne cesse d'augmenter jusque 20 et 21°C où elle atteint le nombre de 1500. Les résultats étant très comparables à ceux obtenus pour le comportement « fouille avec la bouche » (point suivant), nous ne présentons pas ici de graphique.

3.2.1.5. Fouille avec la bouche

Les fouilles avec la bouche augmentent de manière significative lorsque la température augmente ($\chi^2_F(N=3,dl=7)=19.67$; $p<.01$; **fig.2.9**).

Fréquences de FOUILLES AVEC LA BOUCHE en fonction de la température (liée à la photopériode)

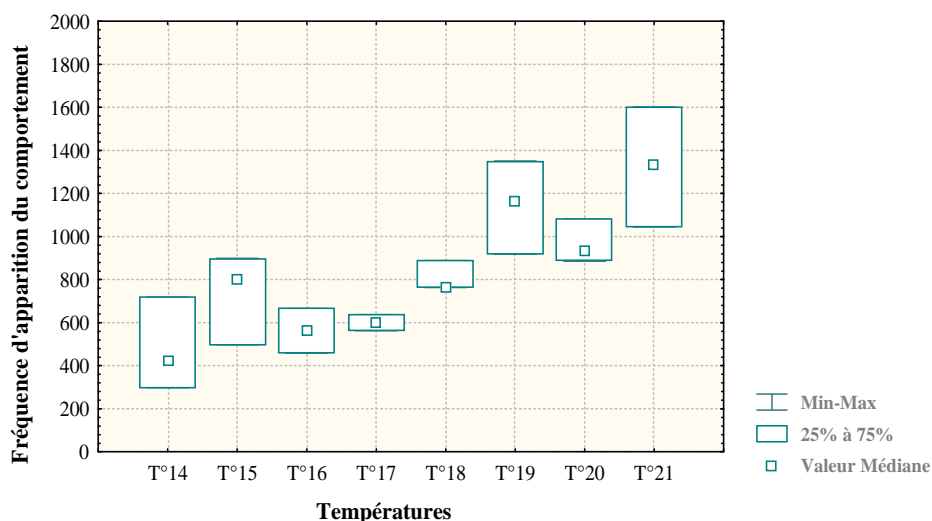


Fig.2.9. Médianes des fréquences d'apparition du comportement « fouille avec la bouche » en fonction des différentes températures (+écarts inter-quartiles et étendues). La fréquence varie de manière significative avec la température ($\chi^2_F(N=3,dl=7)=19.67$; $p<.01$).

Frequencies Median of the "foraging" behaviour unit according to different temperatures (+inter-quartile deviation and dispersions). The frequency differs significantly with the temperature ($\chi^2_F(N=3,dl=7)=19.67$; $p<.01$).

La fréquence passe de +/- 400 à 14°C à +/- 1150 à 19°C pour ensuite continuer à augmenter et atteindre son maximum (+/- 1300) à la température la plus élevée (21°C). Cette augmentation est nettement visible sur le graphique (fig.2.9).

3.2.1.6. Immobile / Nage sur place

Comme on peut le lire sur le graphique (fig.2.10), la fréquence de ce comportement diminue de manière significative lorsque la température augmente ($\chi^2_F(N=3,dl=7)= 14.89; p<.05$). Une forte diminution du comportement s'effectue entre 14°C et 17°C. La fréquence reste alors plus ou moins stable entre 17°C et 21°C. L'immobilité du poisson reflète son inactivité : une diminution de ce comportement avec l'élévation de température est dès lors en accord avec l'hypothèse 1.

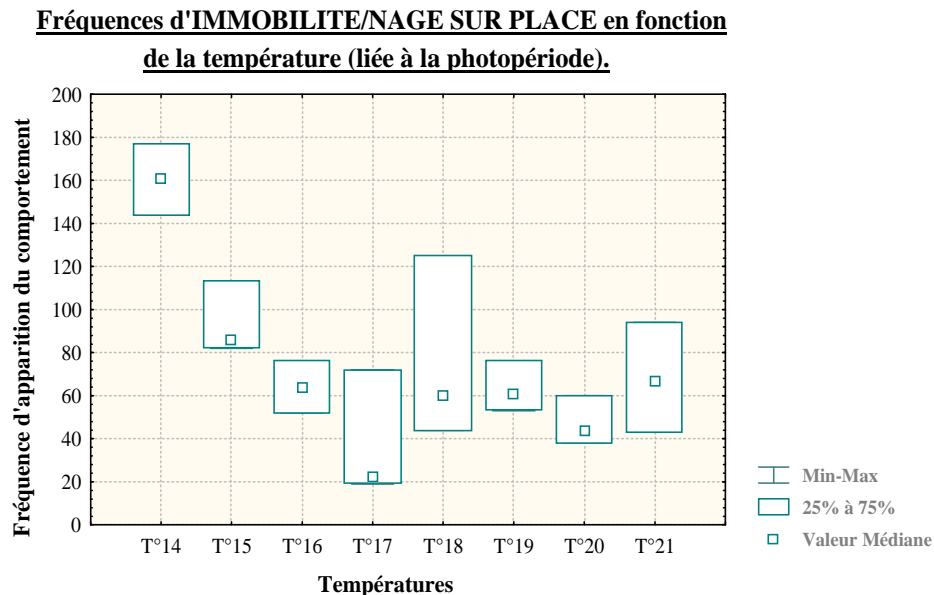


Fig.2.10. Médianes des fréquences d'apparition du comportement «immobile ou nage sur place» en fonction des différentes températures (+écarts inter-quartiles et étendues). La fréquence varie de manière significative avec la température ($\chi^2_F(N=3,dl=7)= 14.89; p<.05$).

Frequencies Median of the “immobile or stationary swimming” behaviour unit according to different temperatures (+inter-quartile deviation and dispersions). The frequency differs significantly with the temperature ($\chi^2_F(N=3,dl=7)= 14.89; p<.05$).

3.2.1.7. Combat de bouches

Les fréquences d'apparition de ce comportement se sont révélées très faibles, pour ainsi dire nulles. Nous n'avons donc pas effectué d'analyse statistique pour ce comportement, celle-ci se révélant inutile. Cependant, nous

avons tenu à relater l'occurrence de ce comportement au travers de nos observations.

Sa fréquence est nulle jusqu'à 20°C, température à laquelle il apparaît 1 fois entre 11h05 et 11h20. Ensuite, il apparaît 20 fois entre 14h05 et 14h20 et 35 fois entre 15h05 et 15h20 à 21°C. Ce comportement est donc apparu dans nos observations uniquement à des températures élevées. La haute fréquence de combats de bouches observée à 21°C est due à un conflit qui a opposé deux individus possédant des territoires voisins très proches. Après cette lutte, un des individus s'est caché durant un long moment, alors que le second semblait avoir annexé une partie de l'autre territoire au sien puisqu'il nageait dans cette zone.

3.2.1.8. Nage en groupe

Ce comportement un peu particulier apparaît en milieu naturel lors de coopérations pour la recherche de nourriture et lors du déparasitage au crépuscule. Les fréquences sont encore une fois très faibles et nous nous contenterons d'en relater nos observations.

La nage en groupe est apparue une fois à 16°C, trente-huit fois à 17°C et trois fois à 18°C durant la dernière observation de la journée (de 15h05 à 15h20) : ces nages pourraient être expliquées comme un comportement social de déparasitage dans la mesure où il apparaît à un moment où la luminosité est faible et imite le crépuscule (*cf.* **tableau 2.1**, section 2.2). Mais nous n'observons malheureusement pas ce déparasitage entre les individus durant la nage en groupe.

A partir de 19°C, si ce comportement apparaît durant la dernière observation de la journée, il ne peut plus être expliqué de cette manière vu que la luminosité ne diminue qu'à partir de 15h30 (*cf.* **tableau 2.1**, section 2.2) ; la dernière observation de la journée ne s'effectuant donc plus durant le crépuscule artificiel.

La nage en groupe s'est produite de manière irrégulière durant une journée à 19°C (24 fois) et un autre jour à 21°C (72 fois). Elle est inexistante à forte luminosité aux autres températures.

Ces apparitions pourraient être expliquées de la seconde manière, c'est-à-dire qu'il s'agirait d'un comportement de coopération dans la recherche de nourriture. Dans ce cas, ces coopérations seraient plus fréquentes à une température plus élevée (ici, entre 19°C et 21°C). Ceci reste une hypothèse qui pourrait être testée mais nous ne nous positionnerons pas sur ce propos car cela nous éloignerait de notre étude.

Tout comme pour le comportement «combat de bouches», nous ne pouvons rien conclure par rapport à notre hypothèse vu l'impossibilité d'une analyse statistique ; nous ne pouvons que réfléchir sur la base qualitative des observations effectuées.

3.2.2. Variations de l'activité en fonction du moment de la journée

Cette section concerne la deuxième hypothèse que nous avons formulée précédemment : il pourrait y avoir une variation de l'activité comportementale générale tout au long de la journée. On s'attend également à ce que le niveau d'activité dans l'aquarium soit plus élevé aux heures de fortes luminosité puisque cette tranche horaire représente le plein jour en milieu naturel et que c'est la période propice à la recherche de nourriture et à l'exploration de l'environnement. Comme déjà précisé précédemment, toutes les observations ont été effectuées à 18°C avec une période de forte luminosité de 6h00.

3.2.2.1. Nage

A partir du graphique (fig.2.11) et des résultats du test statistique, nous pouvons dire que la fréquence d'apparition du comportement «nage» ne varie pas de manière significative en fonction du moment de la journée à 18°C ($\chi^2_{(N=3, dl=6)}=8.1$; $p>.10$). La fréquence d'apparition du comportement «nage» semble rester stable tout au long de la journée, cette fréquence variant entre environ 100 et 260.

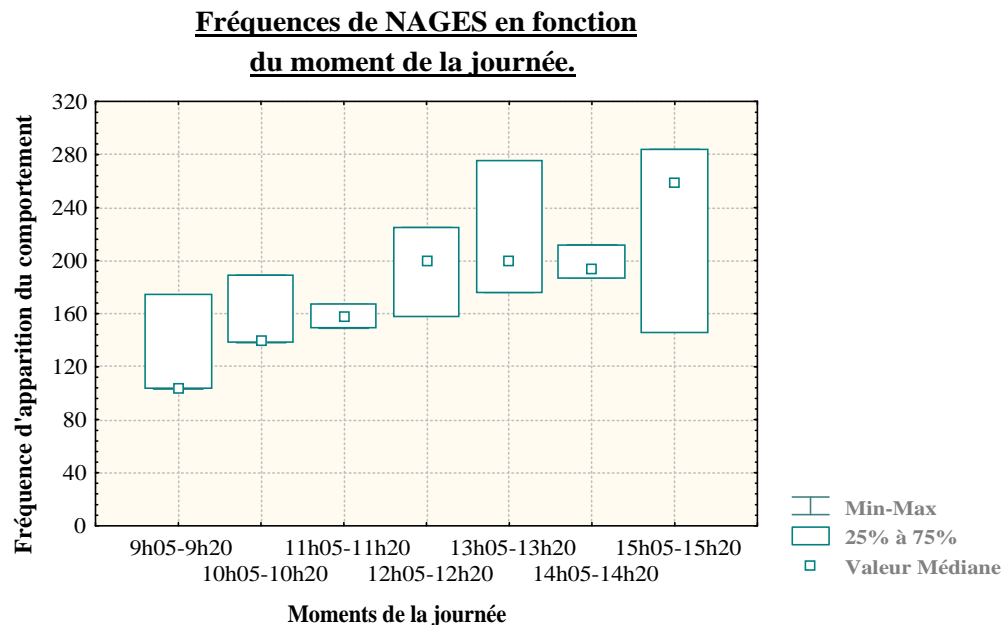


Fig.2.11. Médianes des fréquences d'apparition du comportement «nage» en fonction des différents moments de la journée (+écarts inter-quartiles et étendues). A 18°C, la fréquence ne varie pas de manière significative en fonction du moment ($\chi^2_{(N=3, dl=6)}=8.1$; $p>.10$).

Frequencies Median of the "swimming" behaviour unit according to different daily periods (+inter-quartile deviation and dispersions). At 18°C, the frequency does not differ significantly with the period of the day ($\chi^2_{(N=3, dl=6)}=8.1$; $p>.10$).

3.2.2.2. Mouvement brusque

Comme on peut le lire sur le graphique (**fig.2.12**), la fréquence d'apparition du comportement «mouvements brusques» ne change pas de manière significative selon le moment de la journée à 18°C ($\chi^2_F(N=3, dl=6)=4.65; p>.10$).

Fréquences de MOUVEMENTS BRUSQUES en fonction du moment de la journée.

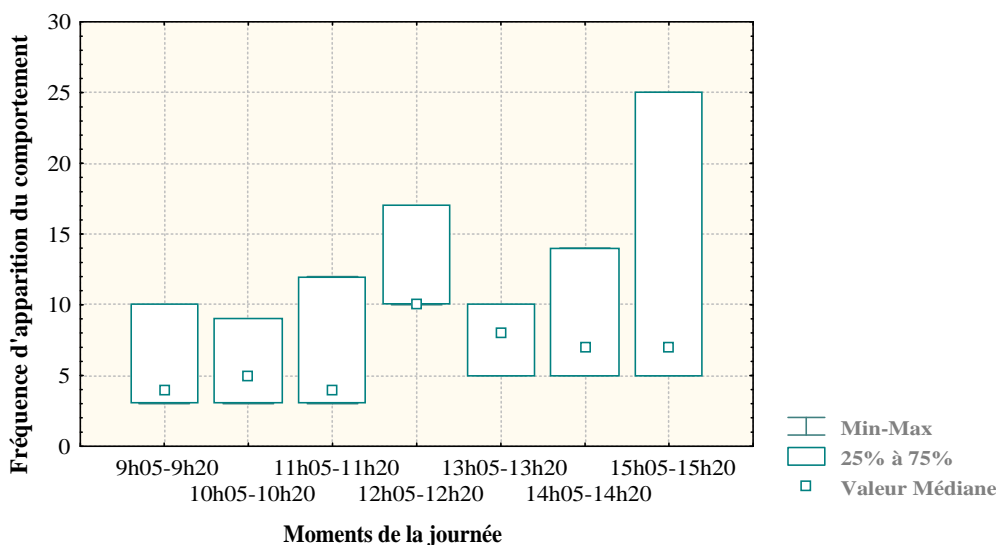


Fig.2.12. Médianes des fréquences d'apparition du comportement «mouvement brusque» en fonction des différents moments de la journée (+écarts inter-quartiles et étendues). A 18°C, la fréquence ne varie pas de manière significative en fonction du moment ($\chi^2_F(N=3, dl=6)=4.65; p>.10$).

Frequencies Median of the "abrupt movement" behaviour unit according to different daily periods (+inter-quartile deviation and dispersions). At 18°C, the frequency does not differ significantly with the period of the day ($\chi^2_F(N=3, dl=6)=4.65; p>.10$).

3.2.2.3. Poursuite / Attaque

La fréquence d'apparition du comportement «poursuite/attaque» ne varie pas de manière significative en fonction du moment de la journée ($\chi^2_F(N=3, dl=6)=9.53; p>.10$) à 18°C (**fig.2.13**).

Ce comportement territorial semble rester assez stable au fur et à mesure que les heures de la journée s'écoulent, les mâles territoriaux défendant leur territoire sans relâche à toute heure du jour.

Fréquences de POURSUITES/ATTAQUES en fonction du moment de la journée.

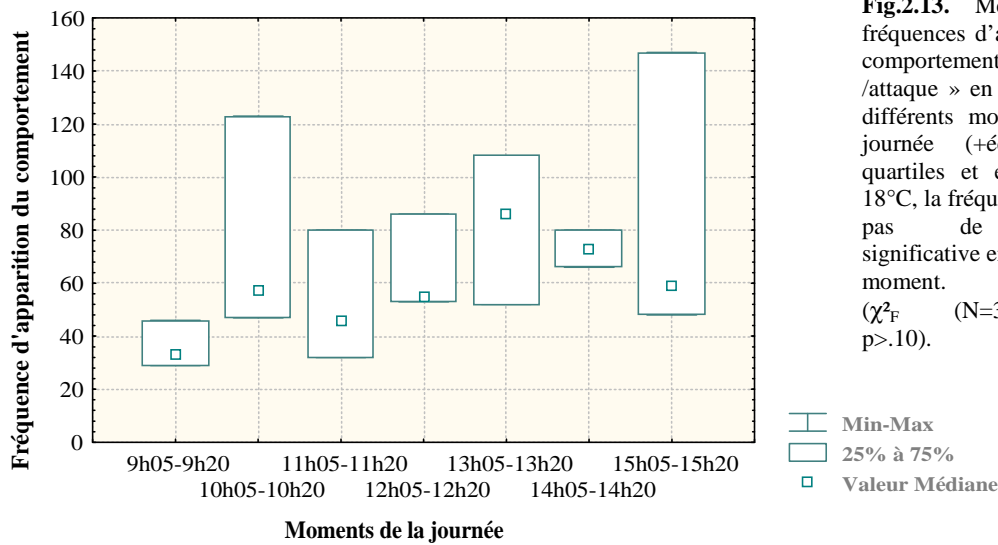


Fig.2.13. Médianes des fréquences d'apparition du comportement « poursuite /attaque » en fonction des différents moments de la journée (+écarts inter-quartiles et étendues). A 18°C, la fréquence ne varie pas de manière significative en fonction du moment. (χ^2_F (N=3,dl=6)=9.53; $p>.10$).

Fig.2.13. Frequencies Median of the “chase-attack” behaviour unit according to different daily periods (+inter-quartile deviation and dispersions). At 18°C, the frequency does not differ significantly with the period of the day (χ^2_F (N=3,dl=6)=9.53; $p>.10$).

3.2.2.4. Inspection

A 18°C, la fréquence d'apparition du comportement «inspection» ne varie pas de manière significative en fonction du moment de la journée (χ^2_F (N=3,dl=6)=8; $p>.20$) (**fig.2.14**). Les individus sont donc autant en quête de nourriture quelle que soit l'heure du jour, il n'y a pas de moment marquant une recherche de nourriture plus importante.

Fréquences d'INSPECTIONS en fonction du moment de la journée.

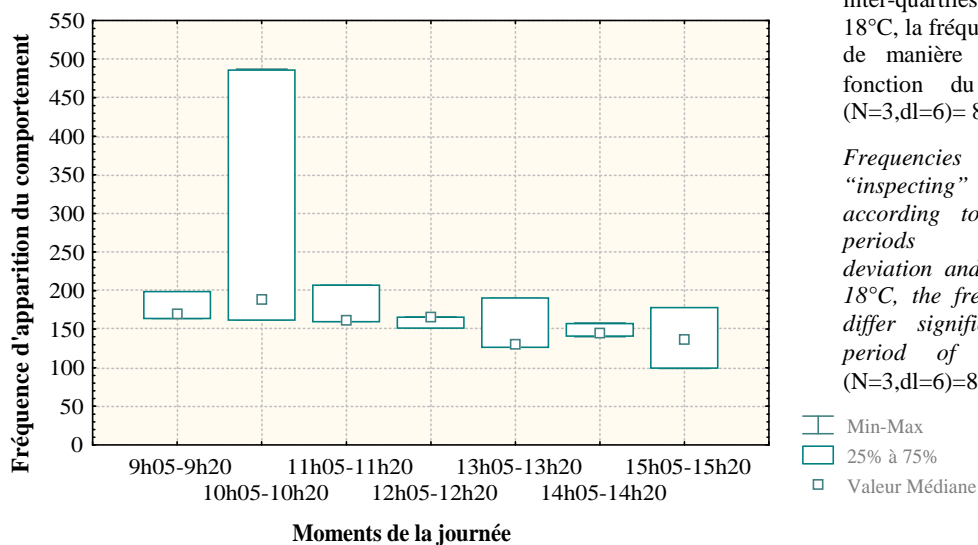


Fig.2.14. Médianes des fréquences d'apparition du comportement «inspection» en fonction des différents moments de la journée (+écarts inter-quartiles et étendues). A 18°C, la fréquence ne varie pas de manière significative en fonction du moment (χ^2_F (N=3,dl=6)= 8 ; $p>.20$).

Frequencies Median of the “inspecting” behaviour unit according to different daily periods (+inter-quartile deviation and dispersions). At 18°C, the frequency does not differ significantly with the period of the day (χ^2_F (N=3,dl=6)=8; $p>.20$).

3.2.2.5. Fouille avec la bouche

Le graphique (**fig.2.15**) illustre bien que la fréquence d'occurrence du comportement «fouille avec la bouche» varie de manière significative en fonction du moment de la journée (χ^2_F (N=3,dl=6)=14.43; $p<.05$) à 18°C.

Le nombre de fouilles semble diminuer au fur et à mesure que la journée passe. La fréquence d'apparition est d'environ 160 entre 9h05 et 9h20 : cette dernière décroît jusqu'à environ 60 entre 15h05 et 15h20. Le niveau d'activité de ce comportement est le plus élevé au passage de l'aube au jour, c'est-à-dire à l'allumage des projecteurs HQI/DayLight imitant le plein jour. C'est le moment où les poissons recherchent la nourriture, celle-ci devient en effet probablement plus facilement repérable grâce à la lumière du jour.

Fréquences du comportement "FOUILLE AVEC BOUCHE"
en fonction du moment de la journée.

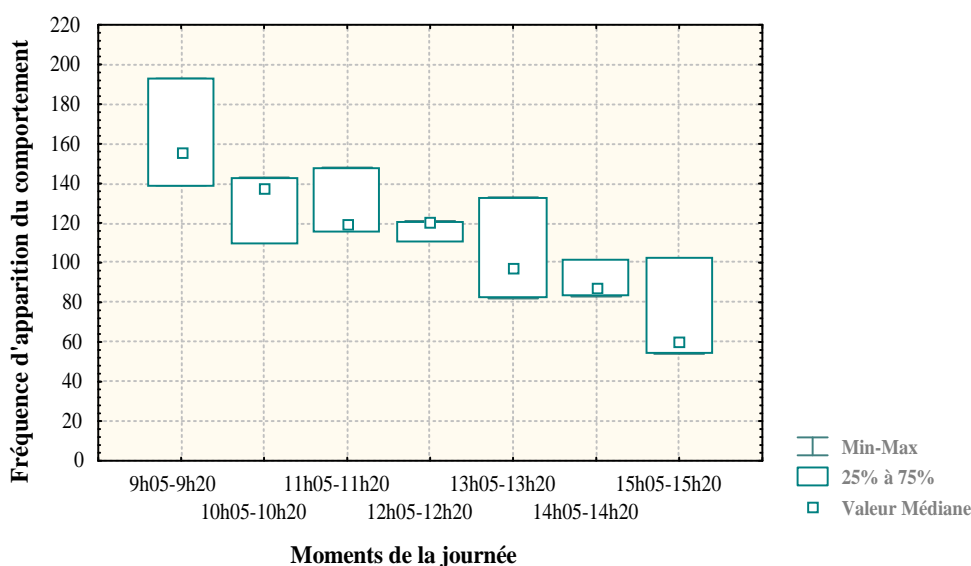


Fig.2.15. Médianes des fréquences d'apparition du comportement «fouille avec la bouche» en fonction des différents moments de la journée (+écarts inter-quartiles et étendues). A 18°C, la fréquence **varie de manière significative** en fonction du moment (χ^2_F (N=3,dl=6)=14.43; $p<.05$).

*Frequencies Median of the "foraging" behaviour unit according to different daily periods (+inter-quartile deviation and dispersions). At 18°C, the frequency **differs significantly** with the period of the day (χ^2_F (N=3,dl=6)= 14.43; $p<.05$).*

3.2.2.6. Immobile / Nage sur place

Sur le graphique (fig.2.16), nous pouvons lire qu'à 18°C, la fréquence d'apparition du comportement «immobile» ne varie pas de manière significative en fonction du moment de la journée (χ^2_F (N=3,dl=6)=11.64; $p>.05$). La fréquence d'apparition du comportement semble rester stable tout au long de la journée. Cette fréquence varie de 1 à 15, ce qui n'est de toute manière pas un nombre important par rapport à la fréquence totale de comportements émis à cette température.

Fréquences d'IMMOBILITE/NAGE SUR PLACE en fonction du moment de la journée.

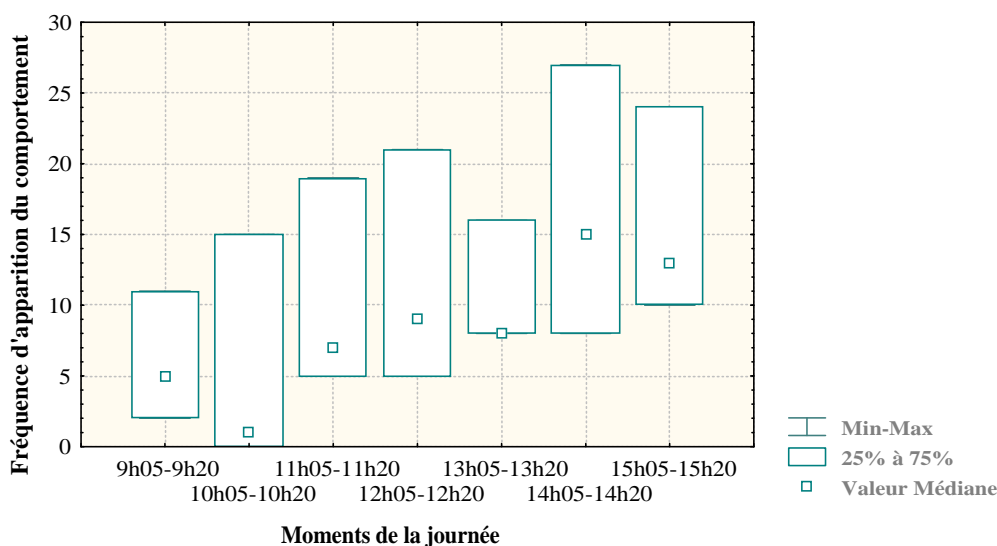


Fig.2.16. Médianes des fréquences du comportement «immobile ou nage sur place» en fonction des différents moments de la journée (+ écarts interquartiles et étendues). A 18°C, la fréquence d'apparition du comportement «immobile» ne varie pas de manière significative en fonction du moment de la journée (χ^2_F (N=3,dl=6)=11.64; $p>.05$).

Frequencies Median of the "immobile or stationary" behaviour unit according to different daily periods (+inter-quartile deviation and dispersions). At 18°C, the frequency of "immobile" behaviour does not differ significantly with the period of the day (χ^2_F (N=3,dl=6)=11.64; $p>.05$).

3.2.2.7. Combat de bouches

Aucun combat de bouches n'a pu être observé à 18°C, les analyses statistiques n'ont donc pas été réalisées.

3.2.2.8. Nage en groupe

Des analyses statistiques n'ont pu être effectuées puisque ce comportement n'apparaît que trois fois entre 15h05 et 15h20 durant un seul jour d'observation à 18°C.

4.- DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La température semble être le facteur abiotique qui a le plus grand impact sur le comportement des poissons. Ceux-ci étant des animaux poïkilothermes, leur température corporelle est étroitement liée à celle de l'environnement dans lequel ils évoluent.

Si un grand nombre d'études ont été menées en laboratoire afin de déterminer les préférences thermiques (Cherry *et al.*, 1975 ; McCauley, 1977 ; Staaks, 1996) ou afin de caractériser les températures optimales pour telle ou telle espèce de poissons (Becker & Genoway, 1979 ; Elliott & Elliott, 1995), peu de recherches ont tenté de caractériser l'effet de l'augmentation de la température sur les comportements non reproducteurs. Néanmoins, la recherche de Lankford et Targett (1994) a par exemple montré que l'augmentation de ce facteur abiotique engendre, chez *Cynoscion regalis*, une augmentation de la vitesse de prise de nourriture.

Par ailleurs, après avoir réalisé une étude expérimentale chez le gardon, le rotengle et la vandoise, Staaks (1996) conclut que la température de l'eau a une influence directe sur leur activité locomotrice. Le gardon, par exemple, augmente la fréquence de ses déplacements lorsque la température augmente. Nos résultats semblent également aller dans ce sens.

Cependant, vu le faible échantillon d'observations à chaque condition (n=3) pour l'effet des variables sur l'activité des poissons, il ne serait pas raisonnable de prétendre avoir démontré que la température de l'eau est de manière certaine le facteur critique qui amorce chez *Symphodus ocellatus* les comportements associés à la reproduction.

Nous avons plutôt mis en évidence des profils comportementaux qui s'avèrent assez tranchés concernant l'effet de la température couplée à la photopériode sur les fréquences de comportements. Si les comportements ciblés avaient tendance à varier en fonction de la température et de la photopériode, peu de variations ont été mesurées selon le traitement « moment de la journée ».

En effet, Si notre hypothèse concernant les effets de la température (couplée à la photopériode) s'est révélée généralement correcte, il n'en a pas été de même pour notre seconde hypothèse de variation de l'activité selon l'heure de la journée, puisque aucun comportement n'a montré de différence significative dans sa fréquence d'occurrence entre les différents moments, sauf pour le comportement «*fouille avec la bouche*». Nous avons en effet obtenu une différence significative pour ce comportement : la fréquence d'apparition de celui-ci diminue assez linéairement au fur et à mesure que la journée passe.

Pourtant, puisque les animaux étaient nourris après nos observations, c'est-à-dire vers 17h00, nous pensons que cette baisse linéaire est simplement due au fait que, la nourriture se faisant de plus en plus rare dans l'aquarium, les poissons

inspectaient visuellement les algues et les rochers sans fouiller avec la bouche. La fouille avec la bouche n'est en effet nécessaire que s'il y a de la nourriture à trouver.

Nous pouvons donc affirmer que nos données divergent des considérations de Taborsky *et al.* (1987). Les profils dégagés par nos résultats montrent bien que la température doit avoir un rôle dans l'apparition des comportements territoriaux.

Ainsi, même si le comportement «*combat de bouches*» n'a pu être traité statistiquement étant donné qu'il était trop rarement observé, les comportements territoriaux n'étant représentés que par un seul comportement («*poursuite ou attaque*»), ces observations exceptionnelles sont très révélatrices. Les données concernant le «*combat de bouches*» sont en effet qualitativement intéressantes et semblent aller dans le même sens que les résultats de la poursuite/attaque.

Une récolte de données supplémentaires serait nécessaire pour confirmer plus solidement cette hypothèse. En ce qui concerne l'hypothèse de variation de l'activité en fonction du moment de la journée, tous les comportements observés à la température de 18°C, excepté le comportement «*fouille avec la bouche*», semblent rester stables tout au long de la journée.

Cette expérience devrait donc être complétée par des observations supplémentaires qui permettraient de renforcer les résultats, l'idéal étant d'arriver à un nombre d'observations suffisant pour pouvoir effectuer une analyse de variance (ANOVA) mixte paramétrique (Howell, 1998) qui permettrait de donner des résultats plus solides et peut-être de mettre à jour un effet d'interaction entre les deux variables (température de l'eau et moment de la journée). Cela demanderait cependant une dépense d'énergie et de temps énorme, vu le nombre de journées d'observation à effectuer à chaque température pour atteindre le minimum permettant ce type d'analyse statistique.

On constate ici toute la difficulté de mettre en place un plan expérimental mais aussi les précautions à prendre lors de l'analyse des résultats, avec le danger permanent de vouloir confirmer les résultats dans le sens de nos hypothèses de départ²⁴. Soulignons, pour conclure, qu'un effet non significatif n'est pas un « mauvais » résultat mais plutôt un nouveau guide pour la suite des recherches.

²⁴ Ce sont ces « attentes du chercheur » qui parfois fragilisent la validité interne d'une recherche.

Chapitre 3

Adaptation et validation du système de vision automatique EthoVision® Color-Pro (v.1.96/dos) pour la caractérisation des comportements chez les poissons

A.- Limites d'utilisation des systèmes de vision automatique

Bien que cela paraisse évident, il ne faut pas oublier, lorsque l'on prépare une expérience dans laquelle on souhaite utiliser un système de vision automatique, de tenir compte du mode de vie du poisson étudié.

Ainsi, si l'on désire réaliser une étude avec un seul individu à la fois dans l'arène, il faut veiller à choisir une espèce aux mœurs plutôt solitaires.

Il faut par ailleurs prendre en compte l'espace dont l'animal a besoin pour exprimer le plus spontanément possible ses comportements habituels.

En outre, la taille, la couleur et la forme de l'animal sont des paramètres importants pour assurer un *tracking* efficace et sans erreur.

C'est ainsi que, suivant une logique comparative qui était d'étudier *Symphodus ocellatus* évoluant dans trois environnements (milieu naturel – mésocosme – aquarium expérimental), nous avons tenté de suivre ses évolutions dans un aquarium expérimental de petite taille (100cmx50cmx60cm), situation contraignante mais inévitable avec un système comme *ETHOVISION*®. Nos premiers essais ont été assez décevants.

En effet, *S. ocellatus* ne présente pas suffisamment de contraste pour être efficacement détecté par le suivi monochrome du système. De plus, quand le poisson est seul dans l'aquarium, il se place dans un coin du bassin et ne bouge plus. La présence de congénères semble indispensable pour le crénilabre ocellé.

La solution était de placer plusieurs individus dans le même aquarium. Dès lors, il fallait résoudre le problème de la détection, le *tracking* monochrome étant devenu ici obsolète²⁵, en utilisant le *tracking* couleur, qui nous l'avons signalé dans l'introduction générale (*point 5.2.3*) nécessite le marquage de l'animal.

Nous avons donc marqué un *S. ocellatus* d'environ 8 cm avec une perle colorée de 1 cm de diamètre (voir **partie B** de ce chapitre pour tous les détails de la procédure de marquage) pour tester ses réactions. S'il a semblé supporter la perle durant les premières heures d'observation, nous l'avons pourtant retrouvé mort le lendemain.

Quelle que soit la cause de la mort (stress ou lésion), il apparaît que nous avons atteint les limites de contrainte supportées par les *S. ocellatus*. La logique comparative ne pouvait être bouclée.

Dès lors, notre choix s'est porté rapidement sur *Chromis chromis*, poisson méditerranéen évoluant dans le même habitat que les *S. ocellatus* (zone côtière rocheuse).

Ce poisson, de plus grande taille, est très contrasté (presque noir) et surtout moins « timide » que le crénilabre ocellé. Il représentait un sujet idéal pour adapter, tester et valider le système *ETHOVISION® Color-Pro, version 1.96* (Noldus Information Technology).

Nous présentons cette étude ci-après, sous la forme d'un projet d'article pour "the *Journal of Fish Biology*" (London, U.K.).

²⁵ Le *tracking* monochrome n'est utilisable qu'avec maximum 2 individus, pour autant qu'ils soient de taille très différente. Dans notre cas, puisque nous voulons suivre des animaux qui nagent dans les 3 dimensions, le problème est pratiquement insurmontable, la caméra face à l'aquarium fournissant une image en 2 dimensions au système. En effet, lorsque le poisson nage, il peut présenter alternativement son flanc, qui est sa plus grande surface, ou sa face qui correspond à sa plus petite surface. On ne voit plus alors qu'une mince ligne. Ainsi, l'animal le plus grand peut apparaître à tout moment plus petit que l'autre. Le système *ETHOVISION®* va donc confondre régulièrement les 2 individus ; les données seront erronées et inutilisables.

B.- Measuring effects of water temperature and fish density on spontaneous swimming activity in groups of Mediterranean damselfish *Chromis chromis* Linné, 1758, with the EthoVision® Color-Pro computerised video tracking system²⁶

M.Y. Ylief¹⁻², C. Sanchez-Colero, P. Poncin¹ and J.-C. Ruwet¹.

¹Laboratory for Biology of behaviour: Ethology and Animal Psychology.

Institute of Zoology “Ed. van Beneden”, University of Liège,
Quai van Beneden 22, B-4020 Liège, Belgium.

²Scientific Research Worker – F.N.R.S. & F.R.F.C. (Belgian National Funds of Scientific Research).

ABSTRACT

In nature, fish are continuously submitted to various external environmental factors (biotic, abiotic) affecting their behavioural responses. We have already conducted studies to determine the effect of environmental variables on sexual behaviour in fish. However, the environment also influences other behaviours involved in reproduction, like swimming activity. Temperature is almost certainly one of the most important environmental effectors influencing swimming activity. In laboratory (aquariums) we used *ETHOVISION®Color-Pro, version 1.96* (Noldus Information Technology), a computerized video tracking system based on digital imaging techniques, to quantify and take into account variables that cannot be measured accurately by usual methods of direct observation.

In a first approach conducted in three experimental aquariums (L100xW50xD48 cm) equipped with 2x30W neon tubes, reduced in an arena of L68xW30xD48 cm with blue plastic plates, three different temperatures (16°C, 21°C, 26°C) were tested in the Mediterranean damselfish *Chromis chromis* (length: 9 cm). To track several individually identified fishes, we used colour markers (fluorescent colour plastic pearls of 1 centimetre) attached under the dorsal fin of the fish. In theory, the colour tracking system can detect up to eight colours, but in practice we only found two colours (fluorescent green and pink) detectable simultaneously in a water environment. Placing the camera in front of the arena, we measured in two individual damselfish (2/4 fishes tracked at each trial) the distance moved (DM), the velocity (V), the social interactions reflected by the distance between the two animals (DO) and the time spent in the defined zones (IZ) of the aquarium (sandy bottom, middle water, near surface), according to water temperature and fish density at 21°C (1, 2 and 4 fishes). It is worth noting that we have tested the potential impact of the pearl on the swimming activity with trials using one fish with and without colour mark

²⁶ This research was supported by the Belgian National Funds of Scientific Research: Grants to Scientific Research Worker - F.N.R.S. 1996-2000, Grants to researchers 1997-1998 n° 1.5.086.98 and Credits F.R.F.C. convention n° 2.4601.00F. This work also received financial support from the University of Liège (Special funds of research 1997).

(monochrome tracking). Each session (track) lasted 1 hour with an image sample rate of 5 samples/s (18000 samples/h).

The pearl has no significant effect ($n=6$) on swimming behaviour (DM, V) and time spent in the defined zones (IZ). Density does not affect significantly the DM, V, IZ, except for the density 4, where fish swims faster near the surface ($n=12$, $p=0.01$). However, densities 2 and 4 influence the DO (larger for density 2) in the arena ($n=12$, $p=0.05$) and when a fish is alone, it stays longer on the bottom ($n=6$, $p=0.04$). The three temperatures tested do not influence the DM, V, IZ, except for 21°C , where fish swims faster near the surface ($n=12$, $p=0.01$), probably an adapted behaviour to escape from birds in nature. An interesting result concerns the DO on the bottom that is inversely proportional to the increase of temperature and highly correlated with this factor ($n=12$, $r=-0.984$). This measure could reflect the increase of social interactions observed with reproductive behaviours in nature, which appear with the elevation of water temperature in June.

Our study illustrates the new possibilities of digital imaging techniques for the understanding of the relations between fish and their biotic and abiotic environment.

1.- INTRODUCTION

As illustrated by numerous studies, fish are sensible to very low variations of external environmental factors. These ones almost always affect behavioural responses of the animals. Most of researches were conducted to determine the effect of abiotic or biotic factors on reproductive behaviours (Elliott *et al.*, 1984; Poncin, 1992; Turner, 1993 for examples). However, environment also influences other behaviours, like spontaneous swimming activities.

Temperature is almost certainly one of the most important environmental abiotic effectors influencing swimming activity, because of its direct impact on the metabolic rate. The density of congeners is a biotic effectors that influences social behaviour.

Researches conducted in aquariums under controlled conditions contributed to determine the effect of different factor exposures on the physiology and the behaviour of swimming activity. Computer sciences offer new techniques with much greater accuracy in the quantification of behavioural parameters. For example, studies in large a tower tank consisted to record physiological and behavioural responses in Atlantic cod *Gadus morhua* equipped with ultrasonic transmitters which allowed the continuous monitoring of their vertical movements and heart rate according to various thermal conditions (Claireaux *et al.*, 1995).

Other techniques of automated observations based on digital imaging techniques, now allow the conception of tools whose behavioural quantification abilities open original prospects (Kaufmann, 1983; Spratt, 1994). In laboratory, computerised video tracking systems such as *EthoVision*[®] (Spruijt *et al.*, 1992) or *BehavioQuanti*[®] (Lorenz *et al.*, 1995) are able to quantify a large number of

variables based on locomotion which usually cannot be measured by usual methods of direct observation. With these computer vision systems, ethologists obtained for each animal parameters based on the locomotors activities.

However, very few researches in fish compared studies with rodents had recourse to these computerised video-tracking techniques. Because of the phenomena of reflection and refraction of light, the aquatic environment does not facilitate the operation of image processing. Moreover, the immobile camera placed either above the aquarium (top view) either beside this one (frontal or lateral view) gives a 2-D input image to measure animals swimming in a 3-D environment.

Nevertheless, a few studies in neuroethology of fish gave encouraging results. Winberg *et al.* (1993) showed with a first version of EthoVision® the relations existing between serotonin (5-HT) in the brain and the spontaneous locomotor activity in the salmon *Salvelinus alpinus*. By the same way, based on the locomotor criterion, Nilsson *et al.* (1993) had succeeded in the quantification of movement reduction and swimming speed reduction in *Carassius carassius*, a phenomena generated by a strong reduction of oxygen in the water. In behavioural endocrinology, Bjerselius *et al.* (1995) studied with the video tracking method the behavioural response of spermiated male goldfish to the sex pheromone 17 α ,20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one in the ambient water. The similar computerised imaging tool permitted to explore odour preference in juveniles of *Salvelinus alpinus* (Olsén & Winberg, 1996). In ecotoxicology, studies of the same type made it possible to measure the impact of certain toxic like the atrazine (Lorenz *et al.*, 1995) or of cyanotoxins on the spontaneous behaviours of exposed fish (Spieser *et al.*, 1996; Baganz *et al.*, 1996).

Another study investigated the horizontal spontaneous swimming activity in isolated Atlantic cod at graded levels of hypoxia at three temperatures (5, 10 and 15 °C) by using a computerised video system monitoring animal activity (Schurmann & Steffensen, 1994).

Most of these works have jointly to analyse only the horizontal locomotors behaviours in one animal, isolated in a small aquarium or to record global parameters of fishes tracked together, without individual measurements. With the help of technical adaptations, it began nevertheless conceivable that we can observe several fishes individually, swimming freely in aquarium (Ylieff *et al.*, 2000).

So, the aim of the present study was to measure behavioural patterns based on horizontal and vertical locomotor activity in-groups of fishes exposed to various thermal and density conditions. Mediterranean damselfish *Chromis chromis* Linné, 1758, the only one member of the large Pomacentridae Family in the Mediterranean Sea was chosen. This fish, well adapted to aquariums, is an interesting species for its social behaviour (it lives in small groups above rocky bottom) and its adaptation to different conditions of temperature, for instance.

In laboratory (aquariums) we used *EthoVision*[®] 1.96 *Color-Pro* (Noldus Information Technology, 1998), a computerised video tracking system based on last algorithm to detect colour markers attach on animals. After the evaluation of different methods of tracking, we investigate the effects of different water temperatures and fish densities on fish activity during 1-hour sessions.

2.- MATERIALS AND METHODS

2.1.- Fish

Mediterranean damselfish *Chromis chromis* L. of both sexes, weighing 6-13 g (7-10 cm) were caught in the Mediterranean Sea with an eel basket around the port of Monaco at the end of April 1999. The water temperature was 18° C. The 28 captured fishes were maintained at the Oceanographic Museum of Monaco in aquarium at this temperature and treated daily with antibiotic during 5 days before to be sending by air at the University of Liège, in our Lab. They were kept in two 600L aquarium at 18° C in a 12L/12D schedule during 1 month before the first experiment. They were fed 3 times a week with frozen *Artemia*.

2.2.- Experimental apparatus

Three experimental aquariums (100cmx50cmx60cm, Length x Width x Depth) of natural aerated seawater (35 ‰) and equipped with a biologic filtration system, were reduced in arenas of L68xW30 with a water depth of 48 cm. We used blue plastic plates on the sides and black gravel on the bottom to obtain a homogenous dark background. The backside of the arena was composed with 2 plates: the first, near the glass side, in blue plastic; the second in transparent Plexiglas. These double walls are placed to avoid fish shadows on the backside, which could be tracked instead of the fish by the system. The 98L-test area was illuminated, by the top of the aquarium to ensure uniform illumination, with two 30W neon tubes connected to a timer. The light was switched on between 07:45h and 19:45h. An air-stone for aeration was placed outside of the arena to do not disturb the video tracking. All these arrangements gave a simple homogenous background, without reflections, against which the fishes were readily detected.

A colour CCD video camera was installed 100 cm in front of the experimental aquarium to measure horizontal movements on the length at different depth of water in each damselfish. A large black curtain was placed between the camera and the aquarium to form a kind of black tunnel. This arrangement is very useful to avoid light reflection of the room on the glass of aquarium, but also, to do not disturb the fishes during data acquisition (**fig.3.1**).

2.3.- The computerised colour video tracking system

2.3.1. Hardware

The colour CCD video camera (Panasonic WV-CP450) with a removable zoom lens (Ernitec 6-12 mm F1.4) blocked on wide lens (6 mm) was connected to the computerised video tracking system installed in an adjacent room. This system consisted of a VIGA+ 32P video colour frame-grabber (digitizer) board (Visionetics International), connected to a Personal Computer DELL-Dimension® (Intel Celeron™, 333 MHz, 64 Mo RAM). In addition to the computer monitor, a colour video monitor (Panasonic WV-CM1470) was used for displaying the input signal coming from the camera, as well as the output produced by the digitizer.

2.3.2. Software

The ETHOVISION®1.96 COLOR-PRO (Noldus Information Technology b.v., The Netherlands), with a new algorithm for colour video tracking (23/X/1998) was used to track the fishes. This system can be used for a wide variety of data acquisition applications, ranging from measurement of the swimming behaviour of a single animal in space (Bjerselius *et al.*, 1995), to automatic recording of the interactions of pairs of individually recognisable fishes (Ylief *et al.*, 2000). EthoVision® give the possibility to choose different object detection methods consist in image processing that refer to finding the target object against the background (other objects and noise in the video image). These methods can be divided in two categories: subtraction and colour tracking. We used the two methods to evaluate advantage and inconvenient of the techniques in our specific study: the first (monochrome video subtraction absolute detection method) to track single fish and the second (colour video tracking detection method) to track pair of fishes in aquarium.

The subtraction method is based on the difference between the digitised picture of an empty arena (the reference image stored in memory and used during the rest of the experiment), a second digitised picture of the empty arena and the digitised picture of the arena with moving animal. The difference leaves data (pixels) for the fish and the noise. This noise is filtered by a threshold operation and the remaining signal is transformed to a binary image of the target (moving object) consisted of pixels of the same value which are directly connected to each other. The main disadvantage is you have to prevent that the camera do not move of 1 mm after the system has taken the reference image and also, that the fish change the background during data acquisition. Advantage is you do not need to mark animal.

The colour tracking method is based on the detection of colour markers attached on the animal. The coordinates of the colour marker then describe the position of an object. The great advantage here is the system does not need a reference image and can track several animals simultaneously. But the problem is

to find adequate markers for fish and hues of markers very different between them, the fish and the background.

Once an object has been detected in the digitised video image, EthoVision® can calculate for every sample (5 samples/second in our experiments) a number of different characteristics (distance travelled, velocity, etc.) for it, based on the X, Y coordinates of the fish or marker's centre of gravity (Noldus *et al.*, 2001).

2.4.- Experimental procedure

2.4.1. Colour marking of fish

12 individually identified fishes of 8.83 +/- 0.20 cm and 11.11 +/- 0.52 g (mean +/- S.E.M.) were colour marked with Nylon plastic floating pearls of 1 centimetre (0.69 g in the air) representing 3 pixels on the digitised image (**fig.3.2**). In theory, the colour tracking system can detect up to eight colours but in practice (with the DOS version 1.96) we only found two colours (grass green and dark pink) detectable simultaneously in a water environment. These pearls bought in a simple toys-store were attached under the dorsal fin (in the dorsal muscle) with blue non-resorbable surgery polyamide monofilament (Flexocrin R: USP 3/0, polyamide 6.6/6 monofil made by B/BRAUN) using a surgical needle under slight general anaesthesia. The fish was placed 5 minutes in a small tank with 2-phenoxy-ethanol (0.3 ml/l) before the surgery. After the intervention (2 minutes), the fish was dived in good oxygenated fresh saltwater.

12 other identified fishes (7.68 +/- 0.10 cm; 7.63 +/- 0.42 g) were tested individually without marker using the subtraction tracking method.

2.4.2. Experiments

The experiments were carried out in June 1999 during the light period between 9:00 and 16:00 h. Fishes were transferred to the 3 experimental aquariums containing water at temperatures similar to that of the acclimation tank, at least 1 day prior to the experiment.

Three experiments were conducted :

Firstly, the potential impact of the pearl on the swimming activity was tested at 21°C with sessions using one fish per experimental arena, with (n=6) or without (n=6) colour mark (monochrome subtraction tracking).

Secondly, effects of fish densities in aquarium on locomotor and social behaviours (1, 2, 4 fishes) were tested at 21°C using colour-tracking method.

Density 1 (n=6), density 2 (n=12) and density 4 (n=12), where 2/4 fishes present in the same aquarium were marked, were successively tested (**fig.3.3**).

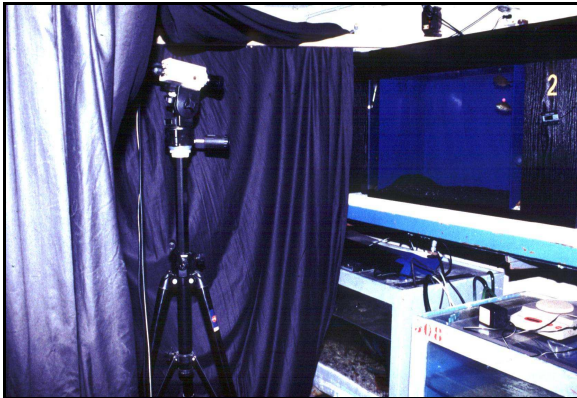


Fig.3.1. A colour CCD video camera was installed 100 cm in front of the experimental aquarium to measure horizontal movements on the length at different depth of water in each damselfish. A large black curtain was placed between the camera and the aquarium to form a kind of black tunnel. This arrangement is very useful to avoid light reflection of the room on the glass of aquarium, but also, to do not disturb the fishes during data acquisition.

Photo: M. Bockiau.



Fig.3.2. 12 individually identified fishes of 8.83 +/- 0.20 cm and 11.11 +/- 0.52 g (mean +/- S.E.M.) were colour marked with Nylon plastic floating pearls of 1 centimetre (0.69 g in the air) representing 3 pixels on the digitised image.

Photo: M. Bockiau.



Fig.3.3. At the density 4, 2/4 fishes swimming in the same aquarium were marked.

Photo: M. Bockiau.

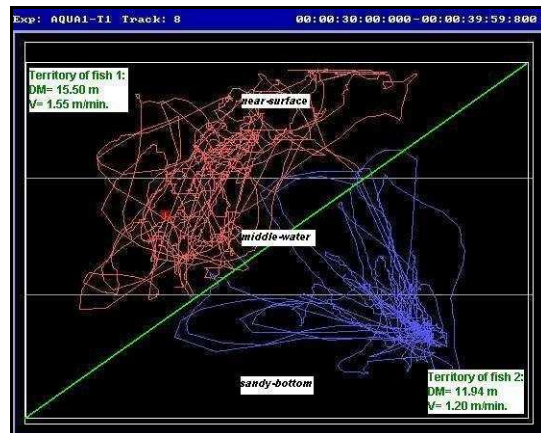


Fig.3.4. We measured in two individuals damselfish (2/4 fishes tracked at each trial) the distance moved (DM), the velocity (V), the social interactions reflected by the distance between the two animals (DO) and the time spent in the defined zones (IZ) of the aquarium (sandy-bottom, middle-water, near-surface).

Thirdly, three different temperatures covering spring and summer periods in Mediterranean Sea (16°C, 21°C, 26°C) were tested. To start this experiment, *C. chromis* were acclimated at 16°C two days minimum prior to be transferred in the test arenas. The same fishes were tested subsequently at 21°C and 26°C, always

with two days of thermal adaptation. For each temperature (n=12), 4 fishes per aquarium swam freely, but only 2 animals were marked to be tracked.

The behavioural parameters calculated for each fish in all the experiments were: (1) the distance moved (total distance travelled during the session) or **DM**, (2) the velocity (swimming speed) or **V**, (3) the time spent in three defined depth zones or **IZ** of the aquarium (sandy-bottom, middle-water, near surface). In the third and two last steps of the second experiment, measurement of the social interactions was evaluated using the mean distance between the two animals tracked (**DO**). Each session (track) lasted 60 minutes with an image sample rate of 18000 samples/hour (5 samples/second).

2.4.3. Statistics

All values are presented as group means +/- standard error (S.E.M.). **DM** is in meters, **V** is in meters/minute, **IZ** is in minutes and **DO** is in centimetres. Statistical analyses between different experimental treatments were compared, according to the experiments, using One Way Repeated Measures ANOVA, Paired t-test, Student t-test or linear regression. Significance level is at the $p \leq 0.05$.

3.- RESULTS

3.1.- Experiment 1

As illustrated in **fig.3.5**, the pearl has no significant effect ($p > 0.05$, Student t-test) on swimming behaviour (**DM**, **V**). Moreover, the time periods spent compared in each defined zones (**IZ**) are not significantly different in fish with or without pearl ($p > 0.05$, Student t-test) (**fig.3.4**). So, like the pearl did not affect the swimming activity, we used the colour tracking method in the other experiments.

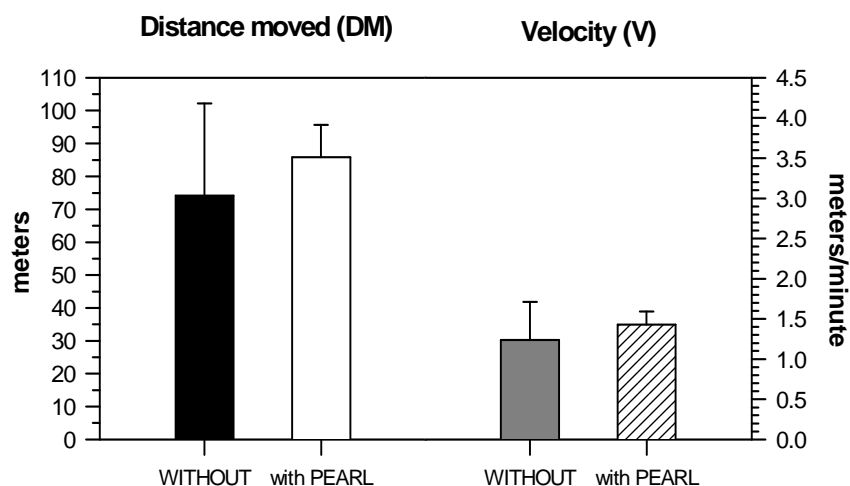
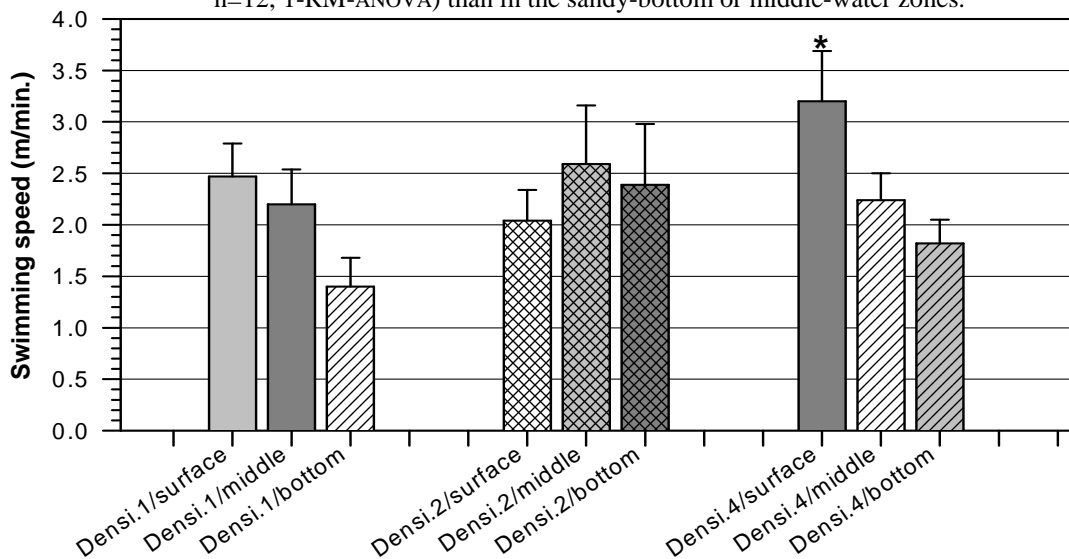


Fig.3.5. Pearl has no significant effect ($p > 0.05$, Student t-test) on swimming behaviour (**DM**, **V**).

3.2.- Experiment 2

Densities 1, 2 and 4 do not significantly affect ($p > 0.05$, One Way Repeated Measures ANOVA) the **DM** in the arena, in each of the three zones compared separately or compared together at a given density. The results do not show difference of swimming speed (**V**) in all of the ANOVAs, except for the density 4, where fish swims faster near the surface ($p = 0.01$, $n = 12$, 1-RM-ANOVA) than in the sandy-bottom or middle-water zones (**fig.3.6**).

Fig.3.6. At density 4, fishes swim faster near the surface ($p = 0.01$, $n = 12$, 1-RM-ANOVA) than in the sandy-bottom or middle-water zones.



Times spent in each defined zones (**IZ**) compared for each densities are not significantly different ($p > 0.05$, 1-RM-ANOVA). However, when a fish is alone (**fig.3.7**), it stays significantly longer on the bottom ($p = 0.04$, $n = 6$, 1-RM-ANOVA).

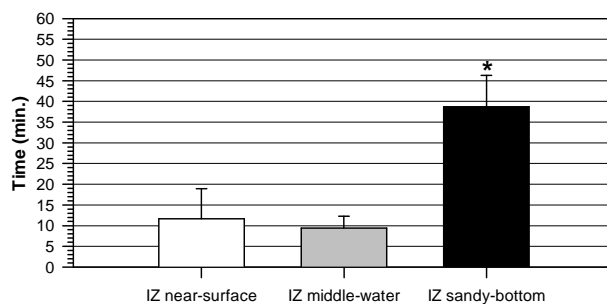


Fig.3.7. When a fish is alone, it stays significantly longer on the bottom ($p = 0.04$, $n = 6$, 1-RM-ANOVA).

Our results show also that density influence significantly the distance between the fishes in the arena. At density 2, the **DO** is larger than at density 4 ($p=0.05$, $n=12$, Paired t-test) in the arena (**fig.3.8**). There is no effect of the zone variable at each density on the **DO** ($p>0.05$, $n=12$, Paired t-test).

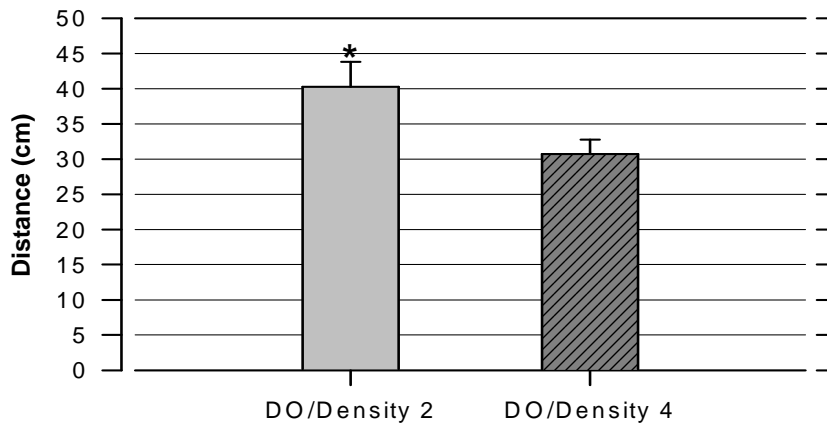


Fig.3.8. Density influence significantly the distance between the fishes in the arena. At density 2, the **DO** is larger than at density 4 ($p=0.05$, $n=12$, Paired t-test) in the arena.

3.3.- Experiment 3

The three temperatures tested (16°C , 21°C , 26°C) do not influence ($p>0.05$, 1-RM-ANOVA) the **DM** in the arena, in each of the three zones compared separately or compared together at a given density. The results do not show difference of velocity **V** in all of the variables compared, except for 21°C , where fish swims faster near the surface ($p=0.01$, $n=12$, 1-RM-ANOVA) than in the other zones (**fig.3.9**).

The time periods spent in each defined zones (**IZ**) compared at the three temperatures and the three zones are not significantly different ($p>0.05$, 1-RM-ANOVA).

An interesting result concerns the distance between the fishes (**DO**) in the arena, mainly on the sandy-bottom zone. The results, largely statistically significant in this zone ($p=0.001$, $n=12$, 1-RM-ANOVA), show that the **DO** that is inversely proportional to the increase of temperature (**fig.3.10**). The **DO** follows the same trends in the entire arena (**fig.3.10**: $P=0.01$, $n=12$, 1-RM-ANOVA), is also highly correlated with the water temperature (**fig.3.11**: $r=-0.984$, $n=12$, linear regression).

Fig.3.9. The results do not show difference of velocity **V** in all of the variables compared, except for 21°C, where fish swims faster near the surface ($p=0.01$, $n=12$, 1-RM-ANOVA) than in the other zones.

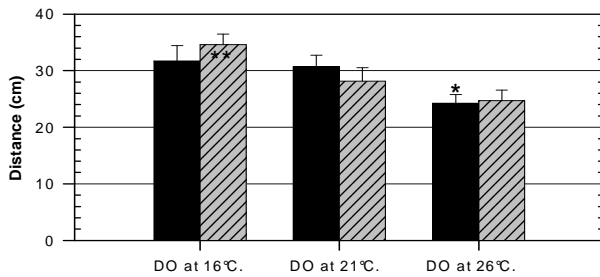
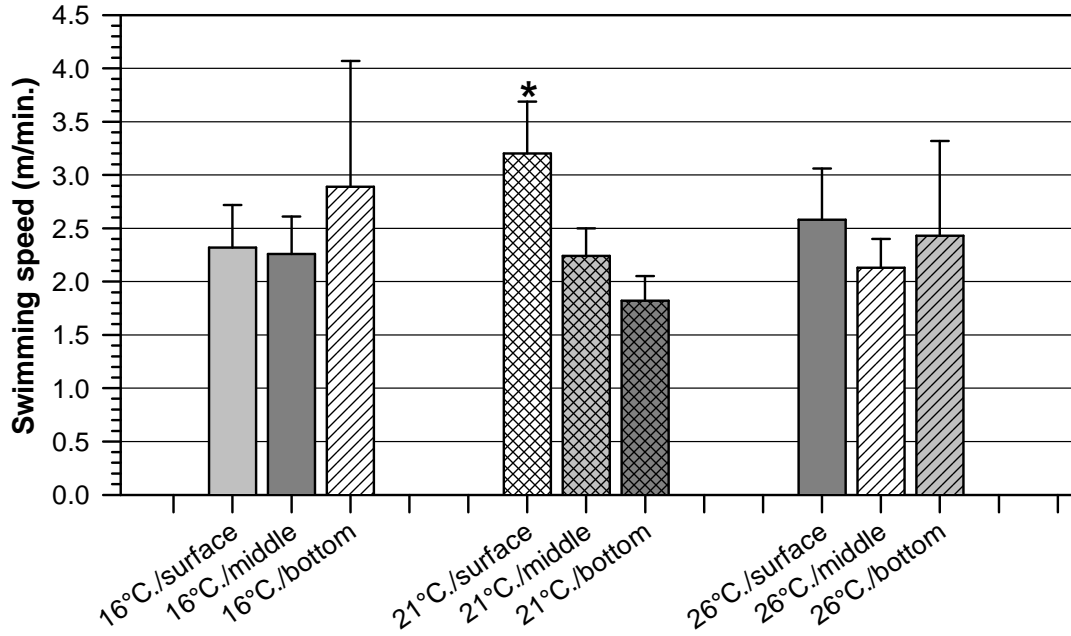


Fig.3.10. The **DO** in the sandy-bottom zone (grey bars) is inversely proportional to the increase of temperature. The results are largely statistically significant in this zone ($p=0.001$, $n=12$, 1-RM-ANOVA).

The **DO** follows the same trends in the entire arena (black bars: $P=0.01$, $n=12$, 1-RM-ANOVA).

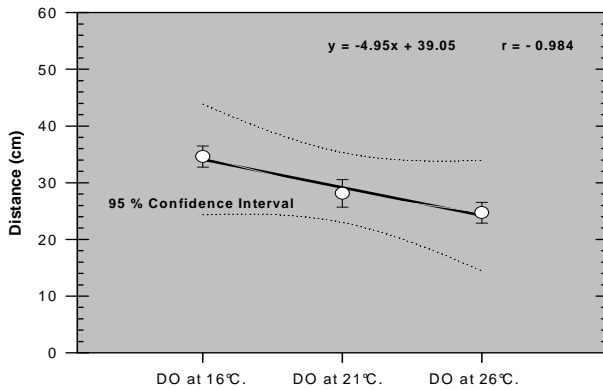


Fig.3.11. The **DO** is also highly correlated with the water temperature ($r=-0.984$, $n=12$, linear regression).

4.- DISCUSSION-CONCLUSIONS

We demonstrated that the three temperatures tested do not influence the DM, V, IZ, except for 21°C, where fish swims faster near the surface, probably an adapted behaviour to escape from birds in nature. In the nature, one can meet *Chromis chromis* from surface until 40 meters depth. During the night, damselfish are resting between the rocks.

The more interesting result concerns the DO on the bottom that is inversely proportional to the increase of temperature and highly correlated with this factor. This measure could reflect the increase of social interactions observed with reproductive behaviours in nature, which appear with the elevation of water temperature in June. The reproductive period is comprised between June and September when the water temperature is minimum 18° C.

At this time, territorial males clean small parts of rock to obtain a substrate for spawning. The **fig.3.4** could illustrates this process. The two tracking plots seem to indicate that each fish delimited its territory in the aquarium.

But in nature, after, the males display characteristic behaviours (signal jump above rocks, rub on nest site) to attract females in the nest (Mapstone & Wood, 1975). We did not observe such behavioural patterns in our experiences conducted at 21°C and 26°C. Finally, in the sea, after released eggs, the female leave the substrate and the nesting male stay to protect and oxygenate eggs until their hatching after 3 or 4 days.

Our study illustrates the new possibilities of digital imaging techniques for the understanding of the relations between fish and their biotic and abiotic environment.

**Discussion générale : conclusions
et perspectives**

L'IMAGERIE NUMÉRIQUE, UNE TECHNOLOGIE AU SERVICE DES SCIENCES DU COMPORTEMENT ET DE L'ENVIRONNEMENT

1.- Conclusions

Nous venons de le montrer tout au long de cette thèse, les possibilités d'application de l'imagerie numérique aux sciences du comportement et de l'environnement sont variées et concernent tant la recherche fondamentale que la recherche appliquée.

En octobre 96, nous avons commencé cette thèse de doctorat ayant pour thème général "l'Utilisation de l'imagerie numérique dans l'étude et la modélisation de profils comportementaux chez les poissons".

Nous l'avons dit au début de ce travail, les techniques issues de l'imagerie numérique concernent deux approches méthodologiques distinctes : l'une concerne la création d'images numériques (donc modifiables à l'envi) à partir de bases de données (techniques de modélisation numérique de terrain), l'autre concerne le traitement numérique d'images, procédé permettant la reconnaissance d'objets caractéristiques par rapport à un modèle de référence (techniques de traitement d'images numérisées, systèmes de vision automatique).

Ainsi, le principe de base de notre programme de recherches, réalisé tant en laboratoire qu'en milieu naturel, se résume en trois points :

1. Premièrement, définir de manière numérique l'habitat des poissons étudiés : variables environnementales physiques, chimiques, biologiques et sociales;
2. Deuxièmement, décrire qualitativement puis quantitativement les profils comportementaux des poissons choisis, selon la nature, l'intensité et la répartition temporelle des activités ciblées : territorialité, construction de nids, déplacements, interactions sociales, parades sexuelles, compétition et agressivité;
3. Troisièmement, mettre en relation les variables des deux premières phases, c'est-à-dire celles des profils comportementaux et celles de l'environnement, par le biais d'une modélisation.

L'objectif final de ce paradigme était d'extraire et de caractériser par des techniques d'imagerie et traitement d'images les profils comportementaux des poissons choisis, étape indispensable si l'on veut par exemple définir les conditions idéales d'environnement pour tel ou tel animal (équilibre psychophysiological). Il serait dès lors possible, en modifiant les variables environnementales (simulation), de pouvoir déterminer ses limites de tolérance à

des perturbations de son milieu (densités excessives entraînant le stress, uniformisation de l'habitat, pollution).

2.- Perspectives

2.1.- La méthode MNT et les S.I.G.

La MNT consistait, lors du début de notre étude, à mesurer en plongée, grâce à un quadrillage prédéfini, les latitudes, longitudes et profondeurs de points équidistants de un mètre ou plus, suivant la précision désirée. Les données sont ensuite encodées dans un PC pour être traitées (méthodes d'interpolations) par le logiciel *SURFER*[®] 32. On obtient alors des images graphiques 3-D en couleur du site de reproduction qui permettent aisément d'analyser une série de paramètres jouant un rôle potentiel sur la répartition des nids sur le site et dans les processus comportementaux de la reproduction (profondeur, orientation, visibilité et proximité des nids, substrat et luminosité des sites, etc.).

La méthode SIG constitue une seconde étape dans notre approche. Le logiciel *IDRISI-GIS* permet en effet, grâce à des bases de données comportementales reliées aux coordonnées spatiales (ici, les coordonnées de la topographie 3-D de notre site d'étude), la réalisation de cartes numériques intégrant les mesures de plusieurs paramètres. Cette technique offre une description quantitative des différentes caractéristiques de l'éventail des environnements choisis par les poissons pendant la saison de reproduction.

Mesures des variables en relation avec la MNT :

Lors de nos séjours de terrain de 1998 et 2000, nous avons collecté des données comportementales qui pourraient nous éclairer sur le succès de certaines répartitions de nids de *Symphodus ocellatus*. Les facteurs abiotiques et des paramètres comportementaux ont été mesurés chaque jour, les comptages de comportements étant réalisés par des échantillonnages de 5 minutes d'observation par nid, nids sélectionnés en fonction de leur position topographique (orientation par rapport à la baie de la Revellata) parmi l'ensemble des nids construits sur le site d'étude (1247 m²) durant les 2 saisons de reproduction.

Facteurs abiotiques (variables indépendantes) mesurés:

- Structure du terrain et de l'habitat (décrite numériquement en 1997);
- Nature des substrats (décrite par transects vidéo en 1997);
- Exposition des zones du site au soleil (luminosité);
- Paramètres physiques de l'eau : la température;
- Paramètres physiques des nids : (1-) la profondeur de construction, (2-) l'exposition du nid à la vue, (3-) son orientation par rapport au nord, (4-) la surface territoriale où est construit le nid, (5-) les distances entre les nids.

Paramètres comportementaux (variables dépendantes) mesurés:

- Interactions sociales : (1-) le nombre de visites de femelles dans le nid, (2-) le nombre de mâles satellites et de mâles parasites près du nid, (3-) le nombre d'interactions agonistiques entre les individus présents près du nid et le mâle territorial.
- Comportements individuels : (1-) le nombre de femelles fécondées par le mâle territorial, (2-) le nombre de pontes fécondées par le mâle territorial.

La seconde étape consistera donc à mettre en relation les densités de nid d'*ocellatus* et leurs paramètres comportementaux mesurés pour les saisons 1998 et 2000 avec les variables environnementales énoncées plus haut. Cela devrait permettre de déterminer les conditions «idéales» d'environnement pour la construction des nids, mais également de déterminer les zones où les nids ont le plus de succès (fréquence de visites de femelles notamment).

2.2.- Validation et exploitation d'une nouvelle technique éthométrique basée sur l'imagerie numérique pour caractériser les effets toxiques (et toxicomanogènes) de xénobiotiques

Recherches réalisées durant l'année 2001 (en cours d'analyse)

*Mesure au moyen d'EthoVision® 2.2.14 Color-Pro pour Windows de l'influence de la température (facteur abiotique) et de la densité de congénères (facteur biotique) sur l'activité de nage et le comportement social chez *Carassius auratus*.*

Fin 2001, deux types d'expérience ont été réalisés :

- Etude de l'influence de la température de l'eau sur les activités comportementales (ayant une composante locomotrice impliquant un déplacement dans l'espace) chez des *C. auratus* évoluant seuls dans les aquariums expérimentaux (t1=14°C/ t2=20°C/ t3=26°C);
- Etude de l'influence de la température de l'eau et de la densité des congénères sur les activités comportementales non reproductrices chez *C. auratus* (expériences réalisées à 14°C, 20°C et 26°C avec 2 poissons par aquarium).

Les variables comportementales mesurées ici sont : les distances de nage parcourues, les vitesses moyennes de nage, les nombres de visites et temps passés dans des zones définies de l'aquarium, les positions dans la colonne d'eau. Lors des suivis d'arènes (aquariums) contenant plusieurs poissons, les fréquences des interactions sociales sont évaluées par les mesures des distances moyennes entre les individus. Chaque *tracking* durait 8 heures (10h-18h).

Après la digitalisation, l'enregistrement et l'analyse numérique des sessions (5 coordonnées de position « x-y » du poisson chaque seconde), nous avons, dans une seconde phase, extrait via le logiciel d'analyse d'*ETHOVISION*[®] les paramètres comportementaux chiffrés. Les résultats sont en cours de traitement et permettront, outre de tester la méthode chez *C. auratus*, de déterminer les conditions idéales (température(s), moment(s) de la journée et nombre de poissons dans la même arène expérimentale) pour mesurer, par exemple, l'impact de xénobiotiques (PCBs, herbicides, etc.) sur les comportements spontanés des poissons exposés.

En effet, l'utilisation à grande échelle d'un nombre toujours croissant de molécules de synthèse a entraîné la contamination généralisée de tous les compartiments de la biosphère par des xénobiotiques que l'on retrouve dans des sites parfois très éloignés de leur lieu d'utilisation. C'est notamment le cas des POPs (« Persistent Organic Pollutants ») comme les PCBs (« Biphényles Polychlorés ») et de nombreux pesticides ou herbicides comme l'atrazine. Par le phénomène bien connu de bioaccumulation, la plupart de ces xénobiotiques rémanents affectent surtout les organismes appartenant aux échelons supérieurs des chaînes alimentaires. En conséquence, dans les écosystèmes aquatiques dulcicoles, l'étude de l'impact à moyen et à long terme des micropolluants organiques d'usage agricole ou industriel sur les populations de poissons mérite une attention particulière.

Si la toxicité aiguë des micropolluants organiques (PCBs, insecticides et herbicides) chez les poissons d'eau douce est bien documentée, leur toxicité chronique et l'impact à long terme des concentrations environnementales ne sont, par contre, pas toujours clairement établis. Les recherches consacrées à l'étude de l'incidence de ces micropolluants rémanents sur le métabolisme de la reproduction ont montré que certains d'entre eux pouvaient agir comme dérégulateurs endocriniens (« endocrine disruptors ») et perturber le comportement reproducteur des poissons contaminés. Des doses sublétales en toxiques peuvent aussi entraîner des perturbations importantes du comportement locomoteur. De plus, des altérations comportementales sévères (augmentation des comportements agonistiques, regroupement sous abri) ont été observées chez le carassin doré en présence de faibles concentrations en polluants (carbofuran). Enfin, plusieurs études ont démontré des altérations de la capacité de reproduction chez différentes espèces de poissons, pouvant se traduire par une modification des activités comportementales qui y sont liées.

Ce n'est que récemment, par le développement de techniques nouvelles telles que les systèmes de vision automatique informatisée (*ETHOVISION*[®] ou *BEHAVIOQUANT*[®] par exemple), que la quantification précise et objective de l'effet de xénobiotiques sur le comportement peut être envisagé dans le cadre d'études écotoxicologiques. Rares sont les travaux qui s'appuient sur de tels systèmes. Ces travaux assez sommaires ont néanmoins eu le mérite de mettre en évidence les effets comportementaux de l'atrazine ou encore des cyanotoxines chez des poissons. Plus abondantes sont les recherches consacrées à l'impact de ces substances sur certaines voies métaboliques essentielles.

Toutefois, aucune recherche n'a encore eu pour but d'intégrer les deux approches visant à déterminer l'impact de concentrations sublétales de xénobiotiques de type « endocrine disruptors » (ou xénooestrogènes) sur le comportement des poissons et d'évaluer, sur les organismes contaminés, leur incidence sur la physiologie et la biochimie de la reproduction.

Dans le cadre d'un projet pris en charge par le F.N.R.S. (convention F.R.F.C. n° 2.4544.02 F), trois laboratoires, le L.E.A.E. (Laboratoire d'Ecologie animale et d'Ecotoxicologie - ULg.- Prof. J.-P. Thomé), le L.E.P.A. (Laboratoire d'Ethologie et de Psychologie animale – ULg. - Prof. P. Poncin) et l'URBO (Unité de Recherches en Biologie des Organismes - FUNDP - Prof. P. Kestemont) se sont associés pour tenter de mettre en évidence et d'analyser, chez une espèce de poisson choisie comme modèle (*Carassius auratus*), les liens existant entre les altérations physiologiques et les troubles psychomoteurs provoqués par certains xénobiotiques (les PCBs et l'atrazine).

Nous proposons de caractériser, au moyen des méthodes d'imagerie numérique, tous les aspects comportementaux (comportements de nage, mouvements brusques, interactions sociales, etc.), y compris les comportements reproducteurs, susceptibles d'être fortement perturbés par les xénobiotiques testés qui agiraient comme dérégulateurs endocriniens et qui auraient par conséquent, notamment, des effets insidieux sur le comportement reproducteur. Les deux autres laboratoires mesureront les paramètres physiologiques et biochimiques : hormones stéroïdes, monooxygénases hépatiques (en particulier l'EROD qui est déjà utilisée dans le cadre du biomonitoring environnemental), etc.

En outre, lorsque les effets des xénobiotiques auront été étudiés en laboratoire sur l'espèce modèle (*Carassius auratus*), nous disposerons des outils pour déterminer sur une espèce sentinelle (par exemple, le chevaine - *Leuciscus cephalus*) l'impact que ces molécules pourrait avoir *in situ* (aux concentrations environnementales) sur les mêmes paramètres. Dans cette optique, le chevaine constitue une bonne espèce sentinelle en fonction de sa distribution généralisée dans les rivières et du fait qu'elle n'est pas l'objet de repoissonnement. Les individus présents dans le milieu naturel y ont donc séjourné toute leur vie et peuvent apporter de précieux renseignements sur le niveau de contamination des rivières.

Par ailleurs, les perspectives d'application des systèmes de vision sont très larges. Une des voies proposées serait d'examiner les symptômes d'abstinence induits chez la souris MNRI par diverses drogues d'abus²⁷ :

Ainsi, en addictologie expérimentale, la recherche sur modèles animaux (souris, rats et singes, principalement) est, depuis une douzaine d'années, particulièrement florissante. Parmi les problèmes qui s'y posent figurent en première ligne la question de la comparabilité qualitative des syndromes d'abstinence induits par les diverses procédures qui permettent de rendre un animal pharmacodépendant à des fins expérimentales.

²⁷ Etude qui serait réalisée au sein du Laboratoire de Psychologie biologique et de Pharmacopsychologie, Prof. E. Tirelli.

Le profil et les caractéristiques « éthométriques » pourraient ainsi fortement varier selon la procédure d'administration chronique de la drogue. On comprend en effet que les symptômes d'abstinence exprimés par suite de l'administration chronique d'une drogue par l'expérimentateur (injections manuelles systémiques) puissent différer si celle-ci a été pratiquée dans un environnement familier ou un contexte nouveau. A cette dimension s'ajoute l'influence du lieu de l'expression du syndrome.

De même, il n'est pas sûr que les symptômes ainsi induits (par l'expérimentateur) soient vraiment comparables à ceux que l'on obtiendrait chez des animaux rendus pharmacodépendants avec la procédure de l'auto-administration de drogue, intraveineuse et automatisée (apprentissage instrumental) ou orale et naturelle (biberons remplis d'une solution de drogue) où un facteur « expérientiel » ne peut qu'intervenir (l'animal se drogue lui-même).

En outre, le même problème de comparabilité se pose avec les symptômes d'abstinence exprimés de manière « précipitée », c'est-à-dire par suite de l'injection d'un antagoniste de la drogue (ce qui n'est pas possible pour toutes les drogues, faute de disposer d'un antagoniste pour chacune d'entre elles).

Curieusement, une seule étude, malheureusement assez sommaire (du groupe de S. Siegel), a tenté une comparaison plus ou moins systématique des syndromes d'abstinence induits par la morphine chez le rat avec certaines de ces procédures ; il y apparaît que l'auto-administration de drogue favoriserait l'expression d'un syndrome plus sévère. Cependant, le caractère quelque peu imparfait et imprécis des techniques de scorage comportemental constitue une limite importante de ce travail.

Nous proposons d'aborder ce problème chez la souris de laboratoire (souche NMRI) traitée chroniquement avec de la morphine, de l'alcool et de la cocaïne grâce aux techniques d'imagerie numérique fournies par le système *ETHOVISION*[®] (version 2.3 Color-Pro pour Windows, *NOLDUS* Information Technology). Ce système, qui permet l'enregistrement et l'analyse automatique des activités locomotrices (*Video Tracking*), des interactions sociales entre deux ou plusieurs animaux, permet en outre chez les petits rongeurs de laboratoire, (évoluant dans deux dimensions de l'espace) la reconnaissance automatique de certains comportements (par exemple, le *rearing* ou « cabrage »). Ces possibilités devraient nous fournir des renseignements hautement fiables.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- ALCOCK J. (1993). *Animal Behavior : An Evolutionary Approach (5thed.)*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts (U.S.A.), 625 p.
- ALTMANN J. (1974). **Observational study of behavior : sampling methods**. *Behaviour*, **49** (3-4): 227-267.
- ANTHOUARD M., DESPORTES C., KENTOURI M., DIVANACH P. et PARIS J. (1986). **Etude des modèles comportementaux manifestés au levier par *Dicentrarchus labrax*, *Diplodus sargus*, *Lithognathus mormyrus*, *Puntazzo puntazzo* et *Sparus aurata*, placés dans une situation de nourrissage auto-contrôlé**. *Biology of Behaviour*, **2**: 97-110.
- ANTHOUARD M., DIVANACH P. et KENTOURI M. (1994). **L'« auto-nourrissage » : une méthode moderne d'alimentation des poissons en élevage**. In: Kestemont P., Muir J., Sévila F. & Williot P.(Eds.), *Measures for success - Metrology and instrumentation in aquaculture management*. CEMAGREF Editions, Acte de colloque (Bordeaux, France, 23-25 march 1994), pp. 285-289.
- BARAS E. (1992). **Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.)**. *Cahier d'Ethologie*, **12**: 125-442.
- BATY R.S., BURROWS M.T., NICKELL L.A., MORLEY S.A., ROWE D.A., GONTAREK S., DOMENICI P. et GIBSON R.N. (1998). **Observing and measuring fish behaviour in the laboratory and field**. In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '98", 2nd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Groningen, The Netherlands, 18-21 August 1998), p. 84. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- BEAUGRAND J.P. (1988a). **Démarche scientifique et cycle de la recherche**. 1-35 In Robert M. (Ed.) : *Fondements et étapes de la recherche scientifique en psychologie (3^{ième}ed.)*. Edisem (Quebec), Maloine (Paris), 436 p.
- BEAUGRAND J.P. (1988b). **Observation directe du comportement**. 277-310 In Robert M. (Ed.) : *Fondements et étapes de la recherche scientifique en psychologie (3^{ième}ed.)*. Edisem (Quebec), Maloine (Paris), 436 p.
- BECKER C.D. et GENOWAY G. (1979). **Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish**. *Env. Biol. Fish*, **4**: 639-644.
- BÉLANGER D. (1998). **Mesure des phénomènes**. 213-227 In Robert M. (Ed.) : *Fondements et étapes de la recherche scientifique en psychologie (3^{ième}ed.)*. Edisem (Quebec), Maloine (Paris), 436 p.

- BENTIVEGNA F. et BENEDETTO F. (1989). **Gonochorism and seasonal variations in the gonads of the labrid *Symphodus (Crenilabrus) ocellatus* (Forsskål, 1775).** *J. Fish Biol.*, **34** (3): 343-348.
- BENTIVEGNA F., BENEDETTO F., BISAZZA A. et MARCONATO A. (1989). **Aspetti istologici e comportamentali della riproduzione di *Symphodus ocellatus*.** *Oebalia. Taranto*, **15** (2): 909-911.
- VAN DEN BERG C.L., VAN REE J.M. et SPRUIJT B.M. (1996). **Disturbances in social behaviour: registered and analyzed by an automated observation system.** In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '96", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- VAN DEN BERGHE E.P. (1988). **Piracy as an alternative reproductive tactic for males.** *Nature*, **334**: 697-698.
- VAN DEN BERGHE E.P. (1990). **Variable parental care in a labrid fish : how care might evolve.** *Ethology*, **84**: 319-333.
- VAN DEN BERGHE E.P. (1991). **Le « Piratage » de nids – un comportement à grand succès chez *Symphodus tinca* (Labridae).** *Rev. fr. Aquariologie*, **18** (3): 83-86.
- VAN DEN BERGHE E.P. (1992). **Parental care and the cost of reproduction in a Mediterranean fish.** *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **30**: 373-378.
- VAN DEN BERGHE E.P., WERNERUS F.M. et WARNER R.R. (1989). **Female choice and the mating cost of peripheral males.** *Anim. Behav.*, **38**: 875-884.
- BERNARD C. (1885). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*. Hachette, Paris (1943) ; Flammarion, Paris (1952).
- BJERSELIUS R., OLSÉN K.H. et ZHENG W. (1995a). **Behavioural and endocrinological responses of mature male goldfish to the sex pheromone 17 α ,20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one in the water.** *Journal of Experimental Biology*, **198**: 747-754.
- BJERSELIUS R., OLSÉN K.H. et ZHENG W. (1995b). **Endocrine, gonadal and behavioral responses of male crucian carp to the hormonal pheromone 17 α ,20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one in the water.** *Chemical Senses*, **20**: 221-230.
- BRINKMAN J. et COOK M.L. (1996). **Movement and motor deficits in macaque monkeys: qualitative and quantitative assessment.** In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '96", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- BUDAEV S.V. (1997). **Alternative styles in the European wrasse, *Symphodus ocellatus* : boldness-related schooling tendency.** *Env. Biol. Fishes*, **49** (1): 71-78.
- BUDAEV S.V. et ZWORYKIN D.D. (1998). **Difference in shoaling behaviour between ocellated (*Symphodus ocellatus*) and long-striped (*S. tinca*) wrasses and its relation to other behavioural patterns.** *Mar. Freshwat. Behav. Physiol.*, **31** (2): 115-121.

- BUDENBERG W.J. (1994). **Video techniques for behavioural data collection.** *Psychology Software News*, **5**: 39-40.
- BUGIANI O., CONSTANTINIDIS J., GHETTI B., BOURAS C. et TAGLIAVINI F. (1991). **Asymmetrical cerebral atrophy in Alzheimer's disease.** *Clinical Neuropathology*, **10** (2): 55-60.
- BUMA M.O.S., MOSKAL J., THOMAS G. et JONGBLOED S. (1996). **Automatic video tracking of multiple animals without the need for marking.** In Program & Proceedings book of "*Measuring Behavior '96*", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996), pp. 38-39. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- BUMA M.O.S., MOSKAL J. et LIANG D. (1998). **EthoVision Multi-Pro : improved animal identification during automatic multi-object tracking.** In Program & Proceedings book of "*Measuring Behavior '98*", 2nd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Groningen, The Netherlands, 18-21 August 1998), pp. 103-104. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- CHANGEUX J.-P. et CONNES A. (1989). *Matière à pensée*. Editions Odile Jacob, Paris, 272 p.
- CHERRY D.S., DICKSON K.L. et CAIRNS J. (1975). **Temperature selected and avoided by fish at various acclimatation temperatures.** *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **32**: 485-491.
- CLAIREAUX G., WEBBER D.M., KERR S.R. et BOUTILIER R.G. (1995). **Physiology and behaviour of free-swimming Atlantic cod (*Gadus morhua*) facing fluctuating temperature conditions.** *Journal of Experimental Biology*, **198**: 49-60.
- CLARKE K.A. (1992). **A technique for the study of spatiotemporal aspects of paw contact patterns, applied to rats treated with a TRH analogue.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **24** (3): 407-411.
- COLGAN P.W. et BROWN J.A. (1988). **Dynamics of nest defense by male centrarchid fish.** *Behavioural Processes*, **17**: 17-26.
- COLGAN P.W. et GROSS M.R. (1977). **Dynamics of Agression in Male Pumpkinseed Sunfish (*Lepomis gibbosus*) over the Reproductive Phase.** *Z. Tierpsychol.*, **43**: 139-151.
- COOLS A.R. et HEEREN D.J. (1996). **Image-analyzing systems for the study of rodent behaviour: spatial and postural transitions of stable configurations in time.** In Program & Proceedings book of "*Measuring Behavior '96*", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- COOLS A.R. et HEEREN D.J. (1998). **Image-analyzing systems for the study of spatial and postural transitions in rats.** In Program & Proceedings book of "*Measuring Behavior '98*", 2nd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Groningen, The Netherlands, 18-21 August 1998), pp. 113-114. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.

- DAVE D. (1990). **Approche comparative des caractéristiques rétiniennes et de leur adéquation au comportement de communication optique chez des poissons d'habitats différents**. Mémoire de Licence en Sciences Zoologiques (non publié), Université de Liège, 58 p.
- DELACOSTE M., BARAN P., LASCAUX J.M., SEGURA G. et BELAUD A. (1995). **Capacité de la méthode des microhabitats à prédire l'habitat de reproduction de la truite commune**. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 337/338/339: 345-353.
- DERRY J.F. et ELLIOTT C.J.H. (1997). **Automated 3-D tracking of video-captured movement using the example of an aquatic mollusk**. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 29 (3): 353-357.
- ELLIOTT J.A.K., BROMAGE N.R. et SPRINGATE J.C.R. (1984). **Changes in reproductive function of three strains of rainbow trout exposed to constant and seasonally changing light cycles**. *Aquaculture*, 43: 23-34.
- ELLIOTT J.M. et ELLIOTT J.A. (1995). **The effect of the rate of temperature increase on the critical thermal maximum for parr of Atlantic salmon and brown trout**. *J. Fish Biol.*, 47 : 917-919.
- ENVISAT (2001). **Caring for the earth – Issue 2**. A publication of the *European Space Agency* (esa), public relations division & of the *Astrium* industries, Bristol (UK), 62 p.
- FAY R.R. (1969). **Behavioral audiogram for the goldfish**. *Journal of Auditory Research*, 9: 112-121.
- FIEDLER K. (1964). **Verhaltensstudien an Lippfischen der Gattung *Crenilabrus* (Labridae, Perciformes)**. *Z. f. Tierpsycho.*, 21: 521-591.
- FERNÁNDEZ DE MIGUEL F. et ARÉCHIGA H. (1994). **Circadian locomotor activity and its entrainment by food in the crayfish *Procambarus clarki***. *Journal of Experimental Biology*, 190: 9-21.
- FONTANA D., POST R.M., WEISS S.R.B. et PERT A. (1993). **The role of D1 and D2 dopamine receptors in the acquisition and expression of cocaine-induced conditioned increases in locomotor behavior**. *Behavioural Pharmacology*, 4: 375-387.
- FUJITA T. et OHTA S. (1990). **Photographic observations of deep-sea infaunal ophiuroids in Suruga Bay, Central Japan: an application of a free-fall system of time lapse cameras and current meters**. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 46 (5): 230-236.
- GALEOTE M.D. et OTERO J.G. (1998). **Cleaning behaviour of rock cook, *Centrolabrus exoletus* (Labridae), in Tarifa (Gibraltar Strait area)**. *Cybium*, 22 (1): 57-68.
- GIDDON D.B., BERNIER D.L., EVANS C.A. et KINCHEN J.A. (1996). **Comparison of two computer-animated imaging programs for quantifying facial profile performance**. *Perceptual and Motor Skills*, 82 (3, part 2): 1251-1264.
- GINOT V. (1995). **EVHA, un logiciel d'évaluation de l'habitat du poisson sous Windows**. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 337/338/339: 303-308.

- GOULDING P., BURJAN A., SMITH R., LAWSON R., SNOWDEN J., NORTHEN B., NEARY D. et TESTA H. (1990). **Semi-automatic quantification of regional cerebral perfusion in primary degenerative dementia using technetium-99m hexamethylpropylene amine oxime and single photon emission tomography.** *European Journal of Nuclear Medicine*, **17** (1-2): 77-82.
- GUTE D., FRAGA C., LAUGHLIN M.H. et AMANN J.F. (1996). **Regional changes in capillary supply in skeletal muscle of high-intensity endurance-trained rats.** *Journal of Applied Physiology*, **81** (2): 619-626.
- HARRIS M.B. (1995). *Basic statistics for behavioral science research*. Allyn and Bacon, A Simon & Schuster company, Needham Heights, Massachusetts (U.S.A.), 500 p.
- HAVELANGE S. et VOSS J. (1993). **Le comportement reproducteur d'un poisson hermaphrodite synchrone : *Serranus scriba* (Linné, 1758).** *Rev. fr. Aquariologie*, **20** (1): 1-4.
- HEEREN D.J. et COOLS A.R. (2000a). **Classifying postures of freely moving rodents with the help of Fourier descriptors and neural network.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **32** (1): 56-62.
- HEEREN D.J. et COOLS A.R. (2000b). **Classifying behavior of freely moving rodents with the help of fuzzy logic.** In Proceedings book of "Measuring Behavior 2000", 3rd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Nijmegen, The Netherlands, 15-18 August 2000), pp. 128-130. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- HEFFNER R.S. et HEFFNER H.E. (1982). **Hearing in the elephant *Elephas maximus* : absolute sensitivity, frequency discrimination and sound localization.** *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **96**: 926-944.
- HENSON-ALONZO S. et WARNER R.R. (1999). **A trade-off generated by sexual conflict : Mediterranean wrasse males refuse present mates to increase future success.** *Behav. Ecol.*, **10** (1): 105-111.
- HENSON-ALONZO S. et WARNER R.R. (2000). **Dynamic games and field experiments examining intra- and intersexual conflict : explaining counterintuitive mating behavior in a Mediterranean wrasse, *Symphodus ocellatus*.** *Behav. Ecol.*, **11** (1): 56-70.
- HERREL A., CLEUREN J. et DE VREE F. (1996). **Kinematics of feeding in the lizard *Agama stellio*.** *Journal of Experimental Biology*, **199** (8): 1727-1742.
- HOLLARD V.D. et DELIUS J.D. (1982). **Rotational invariance in visual pattern recognition by pigeons and humans.** *Science*, **218**: 804-806.
- HOOGERVORST M.J.C., BLOM H.J.M., VAN VOSTENBOSCH C.J.A.H.V. et VAN ZUTPHEN L.F.M. (1996). **Behavioural studies in preference test for housing conditions of mice.** In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '96", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.

- HOWELL D.C. (1998). *Méthodes statistiques en sciences humaines*. De Boeck Université (collection « méthodes en sciences humaines »), Paris, 832 p.
- JACOBS D.W. et TAVOLGA W.N.(1967). **Acoustic intensity limens in the goldfish**. *Animal Behaviour*, **15**: 324-335.
- JANSSENS M. (2000). *Etude in situ de la production primaire des macroalgues d'une baie méditerranéenne et influences dans le cycle du carbone. Baie de la Revellata, Calvi (Corse, France)*. Thèse pour l'obtention du Doctorat en Sciences. Université de Liège, 269 p. (97 fig., 24 tab., 17 photo.).
- JOHNSON I.W., ELLIOTT C.R.N. et GUSTARD A. (1995). **Using the IFIM (Instream Flow Incremental Methodology) to model salmonid fish habitat in the river Allen, England**. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **337/338/339**: 355-363.
- JOUEN F. et LEPECQ J.-C. (1989). **Optical and electronic systems for spatial and temporal analysis of video images**. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **21** (1): 2-10.
- KAUFMANN R. (1983). **VAMP: a Video Activity Monitoring Processor for the registration of animal locomotor activity**. *Journal of Experimental Biology*, **104**: 295-298.
- KIRKPATRICK T., SCHNEIDER C.W. et PAVLOSKI R. (1991). **A computerized infrared monitor for following movement in aquatic animals**. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **23** (1): 16-22.
- KLAPDOR K., DULFER B.G. et VAN DER STAAY F.J. (1996). **A computer-aided method to analyse foot print patterns of rats, mice and humans**. In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '96", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- KLAPDOR K. et VAN DER STAAY F.J. (1996). **Validation of the automatic video tracking system 'EthoVision' in the Morris water escape task**. In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '96", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- KOOLHAAS J.M., KOLE M., SGOIFO A. et DE BOER S.F. (1996). **Relationship between social position and (patho)physiology in male rats: methodological considerations**. In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '96", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- KREBS J.R. et DAVIES N.B. (1987). *An Introduction to Behavioural Ecology (2nd ed.)*. Blackwell Scientific Publications, Oxford (UK), 389 p.
- KRUK M.R. (1996). **Ethological brain research: what to do with all the data?** In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '96", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.

- LANKFORD T.E. et TARGETT T.E. (1994). **Suitability of estuarine nursery zones for juvenile weakfish (*Cynoscion regalis*): effects of temperature and salinity on feeding, growth and survival.** *Mar. Biol.*, **119** (4): 611-620.
- LE BIHAN J., PENNEC S. et COVES D. (1994). **Comptage de larves de bars par traitement numérique d'images.** In: Kestemont P., Muir J., Sévila F. & Williot P.(Eds.), *Measures for success - Metrology and instrumentation in aquaculture management*. CEMAGREF Editions, Acte de colloque (Bordeaux, France, 23-25 march 1994), pp. 163-166.
- LE COARER Y. et DUMONT B. (1995). **Modélisation de la morphodynamique fluviale pour la recherche des relations habitat/faune aquatique.** *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **337/338/339**: 309-316.
- LECLERC M., BOUDREAU P., BECHARA J., BELZILE L. et VILLENEUVE D (1994). **Modélisation de la dynamique de l'habitat des jeunes stades de saumon atlantique (*Salmo salar*) de la rivière Ashuapmushuan (Québec, Canada).** *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **332**: 11-32.
- LEHNER P.N. (1996). *Hanbook of ethological methods (2nd ed.)*. Cambridge University Press (Paperback edition 1998), Cambridge, United Kingdom, 692 p.
- LEJEUNE H. (1989). **L'animal et la gestion du temps.** *Cah. Ethol. appl.*, **9**: 347-374.
- LEJEUNE H. et RICHELLE M. (1982). **Fixed Interval in the turtle dove : a comparison with pigeons and rats.** *Behaviour Analysis Letters*, **2**: 87-95.
- LEJEUNE P. (1985). **Le comportement social des Labridés méditerranéens (Etude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridae méditerranéens des genres *Symphodus* Rafinesque, 1810 et *Coris* Lacépède, 1802).** *Cah. Ethol. appl.*, **5** (2): XII + 208p.
- LEJEUNE P. et MICHEL C. (1986). **L'éclosion synchrone et nocturne des oeufs de *Symphodus ocellatus* (Pisces : Labridae). Une adaptation complémentaire au comportement de nidification.** *Biology of Behaviour*, **11**: 36-43.
- LEJEUNE P. et VOSS J. (1980). **Observation *in situ* des comportements agonistiques territoriaux et reproducteurs du poisson nettoyeur méditerranéen *Symphodus (Crenilabrus) melanocercus* (Risso, 1810).** *Ann. Inst. Oceanogr., Paris (Nouv. Ser.)*, **56** (1): 5-12.
- LÉONARD L. et PONCIN P. (1993). **Influence de la température et de la durée d'éclairement sur les rythmes nycthémeraux d'activité chez *Barbus barbus* et *Barbus meridionalis*.** *Cah. Ethol.*, **13** (2): 181-182.
- LITVAK M.K. et HANSELL R.I.C. (1995). **An inexpensive videoprojection/digitization system for behavioral research.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **27** (3): 326-330.
- VAN LOCHEM P.B.A. et BUMA M.O.S. (1998). **Video tracking : improved methods for identification of animals with color markers.** In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '98", 2nd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Groningen, The Netherlands, 18-21 August 1998), p. 202. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.

- VAN LOCHEM P.B.A., BUMA M.O.S., ROUSSEAU J.B.I. et NOLDUS L.P.J.J. (1998). **Automatic recognition of behavioral patterns of rats using video imaging and statistical classification.** In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '98", 2nd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Groningen, The Netherlands, 18-21 August 1998), pp. 203-204. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- LORENZ R., SPIESER H.O. et STEINBERG C.E.W. (1995). **New ways to ecotoxicology : quantitative recording of behavior of fish as toxicity endpoint.** *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica*, **23** (5): 197-201.
- MARTIN P. et BATESON P. (1993). **Measuring behaviour. An introductory guide (2nd ed.)**. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 240 p.
- MAPSTONE G.M. et WOOD E.M. (1975). **The ethology of *Abudefduf lauridus* and *Chromis chromis*** (Pisces: Pomacentridae) from the Azores. *J. Zool., Lond.*, **175**: 179-199.
- MCCAULEY R.W. (1977). **Laboratory methods for determining temperature preference.** *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **34**:749-752.
- MICHEL C. (2000). **Communication optique et adaptation à l'environnement chez les poissons Labridés. Le cas de deux crénilabres méditerranéens : *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775) et *Symphodus cinereus* (Bonnaterre, 1788).** Dissertation pour l'obtention du Doctorat en Sciences. Université de Liège, XV + 145 p. + 5 Annexes et Annexe principale.
- MICHEL C., HÉLAS T. et VOSS J. (1982). **Le polymorphisme chez les Crénilabres méditerranéens du genre *Symphodus*.** *Rev. fr. Aquariologie*, **9** (1): 23-24.
- MICHEL C., LEJEUNE P. et VOSS J. (1984). **Introduction à l'étude du comportement social et du comportement de communication intraspécifique des poissons Labridés méditerranéens.** *Oceanis*, **10** (5): 539-549.
- MICHEL C., LEJEUNE P. et VOSS J. (1987). **Biologie et Comportement des Labridés Européens (Labres, Crénilabres, Rouquiers, Vieilles et Girelles).** *Rev. fr. Aquariologie*, **14** (1-2): 1-84.
- MICHEL C. et POULICEK M. (1987). **Les mollusques des biocénoses à algues photophiles en Méditerranée. III. Le problème du nid des poissons labridés.** *Cah. Biol. Mar.*, **28**: 1-13.
- MICHEL C. et VOSS J. (1988a). **Communication optique chez les Labridés.** *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège, 57e année*, **4-5**: 379-388.
- MICHEL C. et VOSS J. (1988b). **Limitation du milieu de reproduction en relation avec la disparition des couleurs.** Communication présentée au Colloque de la SFECA, Strasbourg, France, 5-6 novembre 1987. *Bull. SFECA*, **3** (1): 139-141.
- MICHEL C. et VOSS J. (1989). **Influence de la couleur des proies dans le choix de la nourriture chez *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775) Pisces, Labridae.** Deuxième Congrès International d'Aquariologie (1988), Monaco 1989. *Bull. Inst. océano. Monaco, n° spécial 5*: 169-172.

- MICZEK K.A., NIKULINA E., KREAM R.M., CARTER G. et ESPEJO E.F. (1999). **Behavioral sensitization to cocaine after a brief social defeat stress : c-fos expression in the PAG.** *Psychopharmacology*, **141**: 225-234.
- MUIR J.F. et BOSTOCK J.C. (1994). **Measurement and control in aquaculture processes - New directions for the information revolution ?** In: Kestemont P., Muir J., Sévila F. & Williot P.(Eds.), *Measures for success - Metrology and instrumentation in aquaculture management*. CEMAGREF Editions, Acte de colloque (Bordeaux, France, 23-25 march 1994), pp. 15-25.
- MUKHINA T.V., BACHURIN S.O., LERMONTOVA N.N. et ZEFIROV N.S. (2001). **Versatile computerized system for tracking and analysis of water maze tests.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **33** (3): 371-380.
- NELSON J.S. (1994). *Fishes of the World (3^eed.)*. J. Wiley & sons Inc., New York, 600 p.
- NILSSON G.E., ROSÉN P. et JOHANSSON D. (1993). **Anoxic depression of spontaneous locomotor activity in crucian carp quantified by a computerized imaging technique.** *Journal of Experimental Biology*, **180**: 153-162.
- NOLDUS INFORMATION TECHNOLOGY (1998). *EthoVision : Video Tracking, Motion Analysis & Behavior Recognition system*. Reference manual, version 1.95, Wageningen, the Netherlands, 656 p.
- NOLDUS INFORMATION TECHNOLOGY (2002). *EthoVision : video tracking system for automation of behavioral experiments*. Reference manual, version 2.3, Wageningen, the Netherlands, 394 p.
- NOLDUS L.P.J.J. (1991). **The Observer: a software system for collection and analysis of observational data.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **23** (3): 415-429.
- NOLDUS L.P.J.J., VAN DE LOO E.L.H.M. et TIMMERS P.H.A. (1989). **Computers in behavioural research.** *Nature*, **341**: 767-768.
- NOLDUS L.P.J.J., SPINK A.J. et TEGELENBOSCH R.A.J. (2001). **EthoVision : a versatile video tracking system for automation of behavioural experiments.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **33** (3): 398-414.
- NOLDUS L.P.J.J., TRIENES R.J.H., HENDRIKSEN A.H.M., JANSEN H. et JANSEN R.G. (2000). **The Observer Video-Pro : new software for the collection, management, and presentation of time-structured data from videotapes and digital media files.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **32** (1): 197-206.
- OLIVO R.F. et THOMPSON M.C. (1988). **Monitoring animals' movements using digitized video images.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **20** (5): 485-490.
- OLSÉN K.H., GRAHN M., LOHM J. et LANGEFORS Å (1998). **MHC and kin discrimination in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.).** *Anim. Behav.*, **56**: 319-327.

- OLSÉN K.H. et WINBERG S. (1996). **Learning and sibling odor preference in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.)**. *Journal of Chemical Ecology*, **22**: 773-786.
- ONGARATO R.J. et SNUCINS E.J. (1993). **Aggression of guarding male smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) towards potential brood predators near the nest**. *Can. J. Zool.*, **71**: 437-440.
- PARKER N.C. (1984). **Chronobiologic approach to aquaculture**. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **113**: 545-552.
- PARKER R.O.J., CHESTER A.J. et NELSON R.S. (1994). **A video transect method for estimating reef fish abundance, composition, and habitat utilization at Gray's Reef National Marine Sanctuary, Georgia**. *Fish. Bull.*, **92** (4): 787-799.
- PATTERSON D.A. (1995). **Les microprocesseurs en 2020**. 32-36 In: Pour la Science, édition française de « Scientific American », *Les techniques du 21^{ème} siècle*. Pour la Science, **217** (numéro spécial), novembre 1995, 196 p.
- PEAR J.J., SILVA F.J. et KINCAID K.M. (1989). **Three-dimensional spatiotemporal imaging of movement patterns : another step toward analysing the continuity of behavior**. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **21** (6): 568-573.
- PEREIRA P. et OLIVEIRA R.F. (1994). **A simple method using a single video camera to determine the three-dimensional position of a fish**. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **26** (4): 443-446.
- PERRONE M. (1978). **The economy of brood defence by parental cichlid fishes, *Cichlasoma maculicauda***. *Oikos*, **31**: 137-141.
- PILOWSKY I. et KATSIKITIS M. (1994). **The classification of facial emotions: a computer-based taxonomic approach**. *Journal of Affective Disorders*, **30** (1): 61-71.
- POIZNER H. et KRITCHEVSKY M. (1991). **Three-dimensional trajectory analysis of congenital mirror movements in a single subject**. *Perceptual and Motor Skills*, **73** (2): 447-466.
- PONCIN P. (1992). **Influence of the daily distribution of light on reproduction in the barbel, *Barbus barbus* (L.)**. *J. Fish Biol.*, **41** : 993-997.
- PONCIN P. (1996). **Reproduction chez nos poissons**. Le Pêcheur Belge. Editeur: Fédération sportive des Pêcheurs Francophones de Belgique ASBL, Bruxelles (Belgique), 80 p.
- PONCIN P., PHILIPPART J.-C. et RUWET J.-C. (1996). **Territorial and non-territorial spawning tactics in the bream, *Abramis brama* (Teleostei, Cyprinidae)**. *J. Fish Biol.*, **49** : 622-626.
- PONCIN P. et RUWET J.-C. (1992). **L'explication en éthologie : quelques essais de modélisation. L'exemple des poissons**. *Probio-Revue*, **15** (1-2): 71-82.
- PONCIN P. et RUWET J.-C. (1994). **Applications to freshwater aquaculture of the methods used to measure the behaviour of fish: a brief review**. In: Kestemont P., Muir J., Sévila F. & Williot P.(Eds.), *Measures for success - Metrology and*

- instrumentation in aquaculture management*. CEMAGREF Editions, Acte de colloque (Bordeaux, France, 23-25 march 1994), pp. 271-275.
- POUILLY M. et SOUCHON Y. (1995). **Méthode des microhabitats: validation et perspectives**. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **337/338/339**: 329-336.
- POUILLY M., VALENTIN S., CAPRA H., GINOT V. et SOUCHON Y. (1995). **Méthode des microhabitats: principes et protocoles d'application**. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **336**: 41-54.
- QUIGNARD J.-P. (1966). **Recherches sur les Labridés (Poissons Téléostéens Perciformes) des côtes européennes – Systématique et Biologie**. *Naturalia Monspeliensia*, ser. Zoologie, **5**: 7-248.
- RÉMY C. (1994). **L'intelligence artificielle**. Dunod (collection « Mais c'est très simple ! »), Paris, 158 p.
- RICHELLE M. (1991). **Behavioural pharmacology in Continental Europe : a personal account of its origin and development**. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **56**: 415-423.
- RICHELLE M. (1993). **Psychologie générale et psychologie comparée. Malentendus sur les apports du conditionnement**. 37-50 In Richelle M. : *Du nouveau sur l'Esprit ? Et autres questions en suspens*. Presses Universitaires de France (puf), Paris, 262 p.
- RIDET J.M. et BAUCHOT R. (1984). **L'olfaction chez les Téléostéens**. *Cybiurn*, **8** (1): 15-25.
- ROBINSON T.E. et BECKER J.B. (1986). **Enduring changes in brain and behavior produced by chronic amphetamine administration : a review and evaluation of animal models of amphetamine psychosis**. *Brain Research Reviews*, **11**: 157-198.
- ROBLES E. (1990). **A method to analyse the spatial distribution of behavior**. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **22** (6): 540-549.
- ROUSSEAU J.B.I., VAN LOCHEM P.B.A., GISPEN W.H. et SPRUIJT B.M. (2000). **Classification of rat behavior with an image-processing method and a neural network**. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **32** (1): 63-71.
- ROUSSEAU J.B.I., VAN LOCHEM P.B.A., MELDER W., COSTA-FLORENCIO C., GISPEN W.H. et SPRUIJT B.M. (1998). **Classification of rat behavior by a neural network**. In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '98", 2nd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Groningen, The Netherlands, 18-21 August 1998), pp. 343-344. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- ROUSSEAU J.B.I., SPRUIJT B.M. et GISPEN W.H. (1996). **Automated observation of multiple individually identified rats**. In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '96", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996), pp. 86-87. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- RUFF B.P., MARCHANT J.A. et FROST A.R. (1994). **A stereo image analysis system for monitoring size distributions and biomass of farmed fish**. In: Kestemont P., Muir

- J., Sévila F. & Williot P.(Eds.), *Measures for success - Metrology and instrumentation in aquaculture management*. CEMAGREF Editions, Acte de colloque (Bordeaux, France, 23-25 march 1994), pp. 157-162.
- RUSAKOV D.A., STEWART M.G., DAVIES H.A. et HARRISON E. (1995). **Population trends in the fine spatial re-organization of synaptic elements in forebrain regions of chicks 0.5 and 24 hours after passive avoidance training.** *Neuroscience*, **66** (2): 291-307.
- SAGNES P. (1995). **Un outil de prise de données sur une image numérisée et son utilité dans les études relatives aux poissons: exemple d'une application concrète en morphométrie.** *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **337/338/339**: 131-137.
- SAMS-DODD F. (1995). **Automation of the social interaction test by a video tracking system: behavioural effects of repeated phencyclidine treatment.** *Journal of Neuroscience Methods*, **59**: 157-167.
- SANCHEZ C. (1999). *Application d'une méthode automatique d'analyse des profils comportementaux à l'étude des poissons : influence de la température et de la densité chez Chromis chromis*. Mémoire de Licence en Sciences Biologiques (non publié), Université de Liège, 58 p.
- SANTUCCI A.C. (1995). **An affordable computer-aided method for conducting Morris water maze testing.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **27** (1): 60-64.
- SARGENT R.C. et GROSS M.R. (1993). **Williams' Principle: An explanation of parental care in teleost fishes.** 333-361 In : Pitcher, T. J. (Ed.): *Behaviour of Teleost Fishes* (2nded.). Chapman & Hall (Fish and Fisheries Series 7), London, 715 p.
- SCHURMANN H. et STEFFENSEN J.F. (1994). **Spontaneous swimming activity of Atlantic cod *Gadus morhua* exposed to graded hypoxia at three temperatures.** *Journal of Experimental Biology*, **197**: 129-142.
- SCHWARTING R.K.W. (1996). **Measurement of behavioral asymmetries in rodents using automated video image analysis.** In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '96", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- SEELEY R.J. et BROZOSKI T.J. (1989). **Measurement and quantification of stereotypy in freely behaving subjects : An information analysis.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **21** (2): 271-274.
- SELLAMI A. et BRUSLÉ J. (1975). **Contribution à l'étude de la sexualité de la Saupe *Boops salpa* Linnaeus 1758 (Téléostéen Sparidae) des côtes de Tunisie.** *Vie Milieu*, **25** (2): 261-275.
- SÉVILA F., MULLER-FEUGA A. et BELLON-MAUREL V. (1994). **Sensors and instrumentation for the aquaculture production and products.** In: Kestemont P., Muir J., Sévila F. & Williot P.(Eds.), *Measures for success - Metrology and instrumentation in aquaculture management*. CEMAGREF Editions, Acte de colloque (Bordeaux, France, 23-25 march 1994), pp. 121-128.

- SIGLING H.O., GISPEN W.H., VAN ENGELAND H. et SPRUIJT B.M. (1996). **Measurement of attachment behavior in rat pups**. In Program & Proceedings book of "*Measuring Behavior '96*", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- SIGMAPLOT (2001). *SigmaPlot® 2001 for Windows: Exact Graphs for Exact Science (version 7.101)*. User's Guide, SPSS, Inc., Chicago, IL (U.S.A.), 510 p.
- SKAALA OE., JOERSTAD K.E. et FERHOE A. (1993). **A method of observing the spawning behaviour of farmed and wild Salmonids in a natural stream habitat**. *Ices Council Meeting Papers*. Ices, Copenhagen, DK, 15 p.
- SKINNER B.F. (1938). *The Behavior of Organisms*. Appleton-Century-Crofts, New-York.
- SKINNER B.F. (1971). *L'analyse expérimentale du comportement. Un essai théorique (2^{ième} ed.)*. Dessart & Mardaga, Editeurs (collection « psychologie et sciences humaines »), Bruxelles, 406 p.
- SMIT J., ROUSSEAU J.B.I., VAN LOCHEM P. et PLAKKE R. (1996). **Automatic recognition of behavioral patterns in rodents using digital imaging**. In Program & Proceedings book of "*Measuring Behavior '96*", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996), pp. 95-96. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- SMITH K.L. JR., KAUFMANN R.S. et WAKEFIELD W.W. (1993). **Mobile megafaunal activity monitored with a time-lapse camera in the abyssal North Pacific**. *Deep-Sea Research Part I Oceanographic Research Papers*, **40** (11-12): 2307-2324.
- SOUCHON Y. (1994). **Etat d'avancement des recherches sur la modélisation de l'habitat des poissons des cours d'eau en France**. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **332**: 57-71.
- SPIESER O.H., SCHOLZ W., STAAKS G. et BAGANZ D. (1996). **The influence of cyanotoxins on the behaviour of zebrafish (*Brachydanio rerio*): methods and results**. In Program & Proceedings book of "*Measuring Behavior '96*", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- SPINK A.J., BUMA M.O.S. et TEGELBOSCH R.A.J. (2000). **EthoVision color identification : a new method for color tracking using both hue and saturation**. In Proceedings book of "*Measuring Behavior 2000*", 3rd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Nijmegen, The Netherlands, 15-18 August 2000), pp. 295-297. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- SPRATT M. (1994). **An introduction to automated ethology and autonomous systems or the ethology of ethologists**. In: Kestemont P., Muir J., Sévila F. & Williot P.(Eds.), *Measures for success - Metrology and instrumentation in aquaculture management*. CEMAGREF Editions, Acte de colloque (Bordeaux, France, 23-25 march 1994), pp. 277-284.

- SPRUIJT B.M., BUMA M.O.S., VAN LOCHEM P.B.A. et ROUSSEAU J.B.I. (1998). **Automatic behavior recognition : what do we want to recognize and how do we measure it ?** In Program & Proceedings book of "*Measuring Behavior '98*", 2nd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Groningen, The Netherlands, 18-21 August 1998), pp. 264-266. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- SPRUIJT B.M. et GISPEN W.H. (1983). **Prolonged animal observations by use of digitized video displays.** *Pharmacology, Biochemistry & Behavior*, **19**: 765-769.
- SPRUIJT B.M., HOL T. et ROUSSEAU J.B.I. (1992). **Approach, avoidance, and contact behavior of individually recognized animals automatically quantified with an imaging technique.** *Physiology and Behavior*, **51**: 747-752.
- SPRUIJT B.M. et ROUSSEAU J.B.I. (1996). **Consequences of the ongoing automation of the observation and analysis of animal behaviour.** In Program & Proceedings book of "*Measuring Behavior '96*", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996), pp. 100-101. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- STAAKS G. (1996). **Experimental studies on temperature preference behaviour of juvenile cyprinids.** *Limnologica*, **26** (2): 165-177.
- STEINBERG C.E.W., LORENZ R. et SPIESER H.O. (1995). **Effects of atrazine on swimming behavior of zebrafish, *Brachydanio rerio*.** *Wat. Res.*, **29** (3): 981-985.
- SUGIURA A., MIURA M. et MORIKAWA H. (1994). **Development of an analysis system of spinning behaviour of the silkworm using three-dimensional computer graphics.** *Journal of Sericultural Science of Japan*, **63** (6): 499-507.
- SURFER (1996). *SURFER for Windows: Surface Mapping System (version 6.04)*. User's Guide, Keckler D., Golden Software, Inc., Golden, Colorado (U.S.A.), 520 p.
- SUSTR P., SPINKA M., CLOUTIER S. et NEWBERRY R.C. (2001). **Computer-aided method for calculating animal configurations during social interactions from two-dimensional coordinates of color-marked body parts.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **33** (3): 364-370.
- SUSTR P., SPINKA M. et NEWBERRY R.C. (2000). **Automatic computer analysis of pig play.** In Proceedings book of "*Measuring Behavior 2000*", 3rd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Nijmegen, The Netherlands, 15-18 August 2000), pp. 307-308. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- TABORSKY M., HUDDE B. et WIRTZ P. (1987). **Reproductive behaviour and ecology of *Symphodus (Crenilabrus) ocellatus*, a european wrasse with four types of male behaviour.** *Behaviour*, **102**: 82-118.
- TAKKEN W., HUISMAN P.W.T., BUMA M.O.S. et NOLDUS L.P.J.J. (1996). **Three-dimensional video tracking and analysis of the flight of nocturnal anopheline mosquitoes.** In Program & Proceedings book of "*Measuring Behavior '96*", 1st International Workshop on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, 16-18 october 1996). Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.

- TAMBURRI M.N., ZIMMER-FAUST R.K. et TAMPLIN M. (1992). **Natural sources and properties of chemical inducers mediating settlement of oyster larvae: a re-examination.** *Biological Bulletin (Woods Hole)*, **183** (2): 327-338.
- TANG L., MULKENS F., GODRIE S., FRESON L., ZHENG R. et GEERS R. (1998). **Automatic analysis of the behaviour of group-housed pigs by an image collection system.** In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '98", 2nd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Groningen, The Netherlands, 18-21 August 1998), pp. 275-277. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- TEGELENBOSCH R.A.J., BUMA M.O.S., HENDRIKSEN et NOLDUS L.P.J.J. (2000). **EthoVision for Windows: a new video tracking system for automation of behavioral experiments.** In Proceedings book of "Measuring Behavior 2000", 3rd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Nijmegen, The Netherlands, 15-18 August 2000), pp. 313-315. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- TIRELLI E. et JODOGNE C. (1988). **Les modèles animaux dans l'étude du comportement de pharmacodépendance.** *Psychotropes*, **4** (2): 7-14.
- TRAVADE F. et LARINIER M. (1992). **Les techniques de contrôle des passes à poissons.** *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **326/327**: 151-164.
- TURNER G.F. (1993). **Teleost mating behaviour.** 307-331 In : Pitcher, T. J. (Ed.): *Behaviour of Teleost Fishes (2nd ed.)*. Chapman & Hall (Fish and Fisheries Series 7), London, 715 p.
- TWINING C.J., TAYLOR C.J. et COURTNEY P. (2001). **Robust tracking and posture description for laboratory rodents using active shape models.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **33** (3): 381-391.
- WARNER R.R. et LEJEUNE P. (1985). **Sex change limited by parental care : a test using four Mediterranean labrid fishes, genus *Symphodus*.** *Marine Biology*, **87**: 89-99.
- WARNER R.R., ROBERTSON D.R. et LEIGH E.G. (1975). **Sex change and sexual selection.** *Science*, **190** (4215): 633-638.
- WARNER R.R., WERNERUS F.M., LEJEUNE P. et VAN DEN BERGHE E.P. (1995). **Dynamics of female choice for parental care in a fish species where care is facultative.** *Behav. Ecol.*, **6** (1): 73-81.
- WEINSTEIN R.B. (1995). **Locomotor behavior of nocturnal ghost crabs on the beach : focal animal sampling and instantaneous velocity from three-dimensional motion analysis.** *Journal of Experimental Biology*, **198**: 989-999.
- WEISS S.R.B., POST R.M., PERT A., WOODWARD R. et MURMAN D. (1989). **Context-dependent cocaine sensitization : Differential effect of haloperidol on development versus expression.** *Pharmacology, Biochemistry & Behavior*, **34** (3): 655-661.
- WERNERUS F.M. (1985). **Etude des paramètres orientant le choix du partenaire chez *Symphodus melanocercus* (Risso, 1810) et *Symphodus ocellatus* (Forsskäl, 1775),**

- Labridés méditerranéens.** Mémoire de Licence en Sciences Zoologiques (non publié), Université de Liège, 75 p.
- WERNERUS F.M. (1989). **Stratégies d'appariement de Labridés méditerranéens (Etude des mécanismes sous-tendant les systèmes d'appariement de quatre espèces de poissons labridés méditerranéens des genres *Symphodus* (Rafinesque, 1810) et *Thalassoma* (Linné, 1758).** *Cah. Ethol. appl.*, **9** (2): 117-320.
- WERNERUS F.M., LEJEUNE P. et VAN DEN BERGHE E.P. (1989). **Transmission of mating success among neighboring males in the Mediterranean labrid fish *Symphodus ocellatus*.** *Biology of Behaviour*, **14**: 195-206.
- WERNERUS F.M., MICHEL C. et VOSS J. (1987). **Introduction à l'étude de la sélection sexuelle chez *Symphodus ocellatus* (Forsskål 1775) et *S. melanocercus* (Risso 1810), poissons labridés méditerranéens.** *Cah. Ethol. appl.*, **7** (2): 19-38.
- WINBERG S., NILSSON G.E., SPRUIJT B.M. & HÖGLUND U. (1993). **Spontaneous locomotor activity in Arctic charr measured by a computerized imaging technique: role of brain serotonergic activity.** *Journal of Experimental Biology*, **179**: 213-232.
- WITELSON S.F., KIGAR D.L. & MC KANNA J.A. (1992). **A computer-assisted direct-imaging system to obtain numerical densities of neurons in human cortex.** *Brain Research Bulletin*, **29** (3-4): 441-447.
- WOOTTON R.J. (1990). ***Ecology of Teleost Fishes.* (1sted.).** Chapman & Hall (Fish and Fisheries Series 1), London (UK), 415 p.
- XIN H., SHAO J. et HU J. (1998). **Image analysis of swine postural behavior.** In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '98", 2nd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Groningen, The Netherlands, 18-21 August 1998), p. 302. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.
- YAN H.Y. et POPPER A.N. (1991). **An automated positive reward method for measuring acoustic sensitivity in fish.** *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **23** (3): 351-356.
- YLIEFF M.Y. (1995). **Etude in situ de la dynamique de la défense du nid par le mâle territorial (agressions interspécifiques) chez *Symphodus* (C.) *ocellatus* (Forsskål, 1775), poisson labridé méditerranéen.** Mémoire de Licence en Psychologie (non publié), Université de Liège, 70 p.
- YLIEFF M.Y. (2000). **Les stratégies de reproduction chez les poissons labridés méditerranéens.** *Cah. Ethol.*, **20** (1): 113-138.
- YLIEFF M.Y. (2002). **Color markers : fish (technique used to track the Mediterranean damsel fish *Chromis chromis*).** 63-64 In Noldus Information Technology : *EthoVision : video tracking system for automation of behavioral experiments ; Chapter 4 : Setting up your hardware.* Reference manual, version 2.3, Wageningen, the Netherlands, 394 p.
- YLIEFF M.Y., MICHEL C. et VOSS J. (1997a). **Dynamique de défense du nid chez *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775), poisson labridé méditerranéen. I.**

Comportements agonistiques entre le mâle territorial nidificateur et cinq autres espèces de labridés. *Cah. Ethol.*, **17** (1): 49-74.

YLIEFF M.Y., MICHEL C. et VOSS J. (1998a). **Dynamique de défense du nid chez *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775), poisson labridé méditerranéen. II. Comportements agressifs du mâle territorial nidificateur envers des mollusques gastéropodes.** *Cah. Ethol.*, **18** (1): 39-52.

YLIEFF M.Y., PONCIN P., MICHEL C., VOSS J. et RUWET J.-C. (1997b). **Using a numeric imaging tool to model space utilisation modes during reproduction in the Mediterranean labrid fish *Symphodus ocellatus* (Forsskål, 1775): preliminary results.** In Lectures and Poster Abstracts of the 4th Benelux Congress of Zoology (Utrecht, The Netherlands, 14-15 November 1997), p. 14.

YLIEFF M.Y., PONCIN P., MICHEL C., VOSS J. et RUWET J.-C. (1998b). **The use of topographic numeric imaging tools and computerized video tracking systems to study the reproductive behavior in fish: towards a "field-lab" integrative approach.** In Program & Proceedings book of "Measuring Behavior '98", 2nd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Groningen, The Netherlands, 18-21 August 1998), pp. 303-304. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.

YLIEFF M.Y., SANCHEZ-COLERO C., PONCIN P., VOSS J. et RUWET J.-C. (2000). **Measuring effects of different temperatures on swimming activity and social behavior in groups of Mediterranean marine fish with the EthoVision® Color-Pro video tracking system.** In Proceedings book of "Measuring Behavior 2000", 3rd International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Nijmegen, The Netherlands, 15-18 August 2000), pp. 350-351. Wageningen, the Netherlands: Noldus Information Technology.

ZHUYKOV A.YU. (1990). **Conditioned-reflex concentration of nearshore fishes in the Black Sea.** *Journal of ichthyology* (Engl. Transl. of "Voprosy ikhtiologii"), **30** (2):146-152.

ZHUYKOV A.YU. et PANYUSHKIN S. N. (1991). **Use of conditioned-reflex concentration of fish for fishing artificial reefs.** *Journal of ichthyology* (Engl. Transl. of "Voprosy ikhtiologii"), **31** (3):50-54.