

(Communication reçue le 12 mars 1970.)

ÉTUDE CRITIQUE DE L'ANALYSE FACTORIELLE DE LA RIVALITÉ TERRITORIALE CHEZ *TILAPIA MOSSAMBICA* PETERS (Poisson Cichlide) (*)

par Jean BURTON

Aquarium de l'Université de Liège

RÉSUMÉ

Ce travail, en réponse aux questions qui se posent dans l'étude des facteurs internes et de leur hiérarchisation, cherche à analyser une séquence comportementale courte sur la base d'une observation quantitative traitée statistiquement.

L'analyse consiste à décrire trente combats de *Tilapia mossambica* (Poisson Cichlide), pour en compter les mouvements stéréotypés employés. Classés et comptés — par rapport à ceux qui les précèdent ou les suivent — ces mouvements ont laissé apparaître entre eux un lien de corrélation (mesuré par les coefficients α).

Par une méthode d'analyse factorielle (calcul des coefficients de Spearman + extractions des composantes principales + rotation analytique Varimax), on a cherché à rendre compte de ces corrélations primitives par de nouvelles, celles-ci vis-à-vis de facteurs communs moins nombreux.

Cette analyse a permis de faire ressortir trois facteurs causaux communs. Deux sont identifiés comme étant les *témoins* des tendances à l'attaque et à la fuite. Ensuite, un essai d'interprétation du troisième facteur est proposé. Il apparaît qu'on peut lui attribuer un ensemble de causalités dont l'une dépendrait de la maturité sexuelle du poisson, nécessaire pour le genre de combat observé, et l'autre reflétant les situations particulières caractérisées par la similitude de motivation des mâles.

On termine le travail par quelques remarques critiques résumant les difficultés et les promesses rencontrées dans l'application de la méthode testée. On propose enfin une courte réflexion théorique sur l'hypothèse de la double causalité attaque-fuite, responsable du combat chez les animaux.

(*) Contribution du Laboratoire d'Ethologie et Psychologie animales (Prof. J. Cl. RUWET), Institut de Zoologie de l'Université, quai Van Beneden 22, B 4000 Liège, Belgique.

U. B. GENT

INTRODUCTION :

BUT ET NIVEAU DE LA RECHERCHE

Ce travail se propose d'éprouver une méthode et un concept. C'est à N. Tinbergen que nous devons le schéma organisant le comportement animal en niveaux hiérarchiques d'intégration. Les interactions inhibitrices ou facilitantes de tous ces étages entre eux permettent de délimiter des systèmes fonctionnels assurant la réussite du comportement animal dans l'espace et surtout dans le temps. (Il nous semble certain, par exemple, que l'idée de « séquence comportementale » est dérivée de ce schéma.) Cette théorie s'est révélée féconde dans bien des études éthologiques. En particulier, elle est à la base de l'analyse causale du comportement reproductif de la Bouvière (*Rhodeus amarus*) que fit Wiepkema (1961). En effet, cet auteur a pu regrouper l'ensemble des patrons moteurs (F.A.P.) employés par la Bouvière en période de reproduction sous trois pôles principaux : le comportement sexuel, le comportement agonistique et le groupe des comportements non-reproductifs (confort, nutrition ...). Il a ainsi mis en évidence trois axes motivationnels responsables, pour une part plus ou moins nette, de l'apparition de tel ou tel mouvement du groupe qu'il contrôle.

La méthode employée est simple dans son principe. Celui-ci d'ailleurs avait déjà été énoncé par Tinbergen (1959) quand il proposait ses trois méthodes d'étude de la motivation sous-tendant les « mouvements-signaux ». On peut, disait-il, soit étudier un mouvement nouveau, ou une de ses parties, en comparaison avec un mouvement dont on connaît la motivation :

- étudier son association temporelle avec des mouvements de motivation connue,
- étudier le contexte où il apparaît.

C'est la deuxième de ces méthodes que Wiepkema a employée et que nous allons manipuler à notre tour dans un contexte un peu différent.

En pratique, elle consiste à sélectionner un nombre limité de mouvements facilement identifiables et à récolter une information concernant leur fréquence, leur association temporelle (= qui

précède qui?), les modalités externes de leur apparition, etc. De cette étude quantitative, on espère quelques renseignements sur la structure causale dirigeant, dans le temps, l'apparition des mouvements étudiés. Ces conclusions, Hinde (1966) lui-même les accepte, dans la mesure de leur prudence évidemment. « Une association temporelle entre deux mouvements indique qu'ils sont d'une manière ou d'une autre liés causalement et une *hypothèse préliminaire* possible est qu'ils ont part à un facteur causal commun. »

C'est donc à la *vérification de la valeur explicative du concept* de comportement hiérarchisé d'une part et à l'*utilisation critique de l'analyse de l'association temporelle* d'autre part que nous nous sommes attaché. Il nous faut maintenant préciser le niveau de notre enquête.

De façon très précise, nous avons essayé d'analyser le comportement agonistique de *Tilapia mossambica* mâle lors de l'établissement et dans la défense de son territoire. Quelques points particuliers différencient notre étude de celle de Wiepkema. En effet, au lieu de chercher la structure hiérarchique d'une longue période comportementale, nous avons limité notre recherche à un groupe restreint de mouvements déjà identifiés comme ressortissant tous du comportement agonistique. (Exception faite pourtant pour le creusement du nid.) Alors que pour Wiepkema le problème était de chercher la possibilité de rendre compte de toutes les variables observées pendant la période de reproduction à l'aide d'un nombre restreint de variables, supposées « facteurs causaux communs », notre problème, analogue mais non identique, était de chercher si la causalité des différents mouvements employés dans le combat, ne pouvait pas être élucidée à l'aide d'un nombre limité et petit de facteurs responsables. L'action combinée de ceux-ci déterminant la probabilité d'apparition de chacun des mouvements.

Cette possibilité n'est pas pure supposition, car depuis toujours on a décrit le comportement agressif des animaux en termes d'attaque et de fuite. Le conflit entre ces deux motivations s'extérioriserait par des postures et des parures typiques de chaque degré de compromis. Si ce point de vue correspond à quelque chose de réel dans l'animal, il doit être possible de classer

les mouvements employés pour le combat chez *Tilapia mossambica* selon des axes motivationnels tout comme l'avait fait Wiepkema en regroupant, à un niveau d'intégration plus élevé, les mouvements employés par *Rhodeus amarus* en période de reproduction.

Sans présumer des résultats, nous pouvons donc espérer que notre travail, quelle qu'en soit l'issue, nous apportera des éléments pour une compréhension plus fine, et sans doute une application plus prudente des concepts utilisés dans la théorie de la hiérarchisation du comportement.

Bien qu'il soit presque inutile de présenter la famille des Cichlides, tant les travaux à leur sujet sont nombreux, il nous faut pourtant situer maintenant *Tilapia mossambica* pour souligner les raisons de son choix comme matériel servant notre projet.

1. MATÉRIEL

1.1. *Le groupe Tilapia*

La famille des Cichlides, et plus particulièrement l'ensemble *Tilapia*, est classiquement subdivisée en deux grands groupes éthologiques. Cette classification est essentiellement basée sur le comportement parental des espèces envisagées (Baerends and Baerends Van Roon, 1950).

Le premier groupe, appelé « substratum spawner » (Lowe, 1959) ou encore « à famille biparentale » (Baerends, 1952) dont les principales espèces étudiées sont *T. sparmanii* (Du Plessis, 1946; Lowe, 1959; Ruwet, 1961), *T. rendalli* (= *melanopleura*) (De Bont, 1950; Ruwet, 1961; Monfort et Ruwet, 1968), *T. zillii* (Daget, 1962), *T. guineensis* (Voss et Ruwet, 1966) enfin *T. tholoni congica* (Monfort et Ruwet, 1968), est caractérisé par une ponte des œufs sur un substrat découvert et par la garde parentale alternée du mâle et de la femelle. De plus, la stabilité du couple y est très importante; chez *T. guineensis* par exemple, le lien se prolonge au-delà de la garde des jeunes.

Le deuxième ensemble d'espèces, au contraire, est remarquable par la labilité du lien comportemental nécessaire à la reproduction. Ici la ponte est incubée par la femelle, qui assure le dévelop-

pement des alevins jusqu'à résorption du sac vitellin en les oxygénant dans sa bouche. Cette particularité les a désignés comme « female mouth brooder » (Lowe, 1959) ou encore « à famille maternelle » (Baerends, 1952). Nous citerons de ce groupe : *T. macrochir* (De Bont, 1950; Ruwet, 1961), *T. nilotica* et *T. mossambica* (Lowe, 1959; Baerends et Blokzijl, 1963; Peters, 1963, 1965; Destexhe-Gomez et Ruwet, 1967).

Notons enfin que cette belle classification dichotomique ne rejoint pas la complexité de l'organisation parentale chez les Cichlides. En effet, les situations intermédiaires existent. *T. galilea* par exemple (Destexhe-Gomez et Ruwet, 1968) présente une « incubation buccale biparentale » (Fishelson et Heinrich, 1963).

1.2. Choix de *T. mossambica*

Le choix de *Tilapia mossambica* (Peters) a été dicté par des raisons d'ordre pratique. Notre but étant de tester une méthode d'analyse statistique, le premier impératif à satisfaire concernait la quantité suffisante de poissons. Cette condition était remplie par *T. mossambica* élevé avec succès à l'aquarium de l'Institut Van Beneden. D'autres raisons pourtant rendaient ce choix intéressant. L'espèce étant bien connue (Seitz, 1948; Baerends and Baerends Van Roon, 1950; Baerends et Blokzyl, 1963; Neil, 1964), il était possible de choisir avec sûreté les éléments de comportement que nous voulions compter. Utilisant des patrons moteurs reconnus par une induction assez large, nous limitions au maximum les imprécisions d'observation inhérentes à toute première description.

Enfin, le combat de *T. mossambica* présentait un assez grand nombre de mouvements typiques nous laissant espérer une possibilité optimale de classification.

Nous avons donc retenu *Tilapia mossambica* comme matériel valable pour notre type de travail. Disons cependant ici que la disposition au combat chez *T. mossambica* est extrêmement délicate. Même un mâle très territorial est vite effrayé, et d'autant plus facilement qu'il est seul avec son rival. Cette difficulté expérimentale nous a conduit à imaginer des dispositifs

techniques variés ayant pour but de faciliter le combat sans pour autant manipuler les poissons étudiés. Nous les décrirons dans l'exposé des techniques.

1.3. *Distribution et Taxinomie*

La distribution naturelle de *T. mossambica* couvre la côte Est de l'Afrique depuis le Nord du Kenya jusqu'au Sud du Tanganika. Il peuple les eaux calmes associées au système de drainage côtier de cette région (Copley, 1958), mais depuis un certain temps, il a été introduit en Asie du Sud et en Polynésie où il se reproduit très bien dans un habitat tel que les rizières par exemple (Chimits, 1955) et où il constitue un apport en protéine très appréciable.

Selon Neil (1964), les animaux décrits par Baerends and Baerends-Van Roon (1950) et avant eux par Seitz (1948) sous le nom de *Tilapia natalensis*, ont été mis en synonymie au profit de *T. mossambica* qui lui était antérieur. Pour Wickler (1960) enfin, le *T. heudeloti* de Seitz doit être considéré comme un *T. mossambica*.

2. TECHNIQUES

Nos expériences ont été réalisées à l'aide de trente *Tilapia* mâles et femelles, de 10 à 20-25 cm. Il est très difficile de savoir avec précision combien de mâles et de femelles étaient présents dans le stock étudié. En effet, en dehors des mâles résidents dont le changement de parure est caractéristique de l'évolution de la motivation interne (Neil, 1964), il est pratiquement impossible de distinguer un mâle neutre d'une femelle. Les poissons ont été placés dans des aquariums de tailles variées : un de 50-60-150 cm, quatre de 50-60-120 cm, et deux en asbeste, à une seule paroi transparente, de taille plus réduite, 40-50-70 cm.

Pour assurer un ensemble d'observations se rapprochant le plus de celles que l'on peut attendre en situation naturelle, nous avons modifié fréquemment les conditions de rencontre des deux mâles que nous voulions voir combattre. Nous n'avons jamais mis en présence que des animaux de taille sensiblement égale.

Nous avons observé des poissons qui n'étaient pas complètement isolés, c.-à-d., qui, en dehors du combat, pouvaient rencontrer des femelles, qui pouvaient circuler dans tout l'aquarium ou, au contraire, être confinés dans une moitié de l'espace soit avant soit pendant le combat, etc. Pour ce faire, nous avons cloisonné de différentes manières les aquariums où nous désirions assurer les conditions optimales de combat et même ceux qui nous servaient de bacs de réserves.

Cette grande variété dans l'environnement extérieur était requise pour homogénéiser nos mesures. Il fallait obtenir par sommation des différents comptages effectués dans des circonstances particulières, une analyse du combat en général.

Ce comptage a été réalisé en trois étapes. Chaque combat observé était d'abord décrit oralement et enregistré sur bande magnétique. Ensuite, en écoutant l'enregistrement, nous les

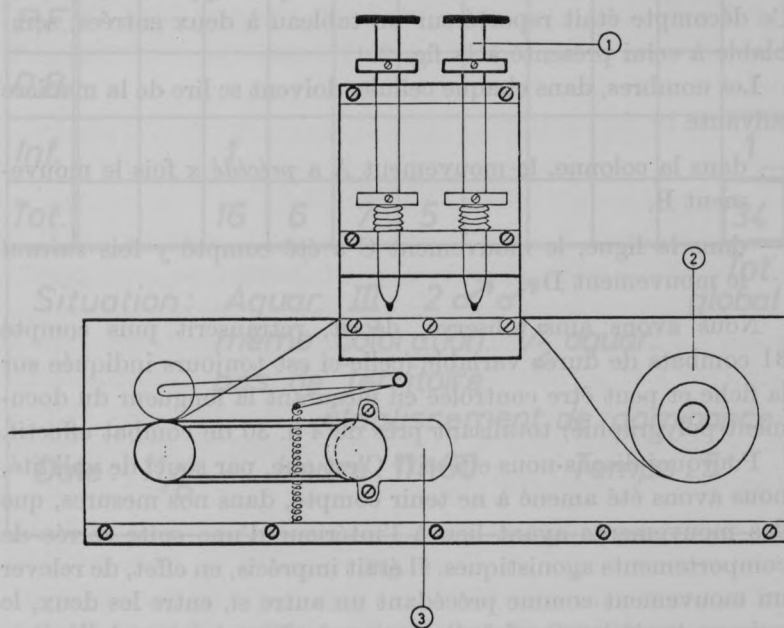


Fig. 1

1. marqueurs attribués à chaque mouvement
2. rouleau de papier
3. moteur synchrone

avons retranscrits sur papier polygraphié. Pour ce faire, sur le polygraphe, à chaque mouvement stéréotypé employé par le poisson, correspond un marqueur de couleur; enfoncé, celui-ci trace une ligne continue sur un papier défilant à vitesse uniforme (fig. 1).

Ainsi, chaque combat observé était transposé sur un document directement lisible et déjà qualitativement interprétable. En effet, la suite temporelle des mouvements y apparaît clairement; de plus, le papier enregistreur se déroulant à vitesse constante, la longueur des traits correspondant à chaque mouvement est une mesure de la durée de celui-ci et fournit des données qui pourraient être traitées ultérieurement pour une étude de l'intensité, de la fréquence absolue ou relative des patrons moteurs, etc.

Enfin, chaque relevé de combat a été analysé en tenant compte de la succession des mouvements les uns par rapport aux autres. Ce décompte était reporté sur un tableau à deux entrées, semblable à celui présenté à la fig. 2.

Les nombres, dans chaque cellule, doivent se lire de la manière suivante :

- dans la colonne, le mouvement A a *précédé* x fois le mouvement B,
- dans la ligne, le mouvement C a été compté y fois *suivant* le mouvement D.

Nous avons ainsi observé, décrit, retranscrit puis compté 31 combats de durée variable (celle-ci est toujours indiquée sur la fiche et peut être contrôlée en mesurant la longueur du document polygraphié) totalisant près de 4 h. 30 de combat effectif.

Pourquoi disons-nous effectif? C'est que, par souci de validité, nous avons été amené à ne tenir compte, dans nos mesures, que des mouvements ayant lieu à l'intérieur d'une suite serrée de comportements agonistiques. Il était imprécis, en effet, de relever un mouvement comme précédant un autre si, entre les deux, le poisson avait eu dix fois l'occasion de faire le tour de l'aquarium. Bien que cela ne soit pas absolument nécessaire (Wiepkema, com. pers.), nous n'avons pris en considération que ce que nous dénommons les « séquences pures de combat ».

	Cr.	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	V.V.	P.F.	C.B.	Inf.	Tot.
Cr.	X										
Ch.		X									
P.L.			5	4	3	4					16
Cer.			5	X	1						6
C.Q.			4	1	2						7
A.L.			1	1	1	1					4
V.V.											
P.F.											
C.B.											
Inf.			1								1
Tot.			16	6	7	5					34

Situation: Aquar. III. 2 ♂♂
même coloration. 1/2 aquar.
pas de territoire.
établissement de dominance
Date: 11/6 Heure: 11h00 Temps: 5'

*Tot.
global*

Fig. 2

Quelles sont les unités comportementales constituant ce combat? Il nous faut maintenant décrire sommairement les patrons moteurs stéréotypés que nous avons choisis comme éléments de notre description et de notre comptage.

3. DESCRIPTION GÉNÉRALE DES MOUVEMENTS DE COMBAT EMPLOYÉS PAR « *TILAPIA MOSSAMBICA* » POUR LA DÉSENSE DU TERRITOIRE ENTOURANT LE NID QU'IL S'EST CREUSÉ

Dès que le T. mâle est sexuellement mûr, il est capable d'assurer l'acquisition d'un espace territorial sur le fond duquel il creuse un trou où il entraînera la femelle lors de l'accouplement. Ces activités se déroulent dans une parure de reproduction ou de territorialité. Au plus fort de sa coloration, lors de la formation du couple (Neil, 1964), le *Tilapia mossambica* est noir, avec les opercules, la membrane branchiostégale et la papille génitale blanches. Surtout les nageoires dorsale, caudale et légèrement les autres, sont lisérées de rouge plus ou moins vif. Dès le début de sa territorialité et jusqu'à ce qu'il la perde, il est coloré de façon variable (cfr. « Dark 1, 2, 3 », de Neil, 1964), mais significative de la stimulation interne de l'animal.

La description des mouvements et la terminologie employée se réfèrent explicitement au travail fondamental de Baerends and Baerends Van Roon (1950) et à l'usage qui en a été fait par Voss et Ruwet (1966).

I. *Établissement du nid*

Creusement : à l'aide d'un mouvement de nage saccadé, le mâle s'enfonce presque à la verticale, la bouche ouverte, dans le substrat. Puis, d'un mouvement vers l'avant, qui le met en même temps à l'horizontale, il enlève le sable du fond pour aller le recracher à la périphérie de son domaine. Le résultat de cette opération répétée est une cuvette plus ou moins large et plus ou moins conique selon la nature du substrat et les possibilités concrètes de chaque situation.

II. *Mouvements de rivalité*

Chasse : le poisson se lance à la poursuite de tout intrus passant près des limites de son territoire. Plus vite l'attaqué fuit-il, plus l'attaquant aura une nage rapide. Si l'intrus ralentit ou s'arrête, le dominant passe à des attitudes dites de combat intraterritorial.

Combat intraterritorial.

Parade latérale : le poisson dresse et étale les nageoires dorsale, caudale et pelviennes. La caudale étant plus ou moins tordue vers le haut dans le plan sagittal de l'animal. Enfin, la membrane branchiostégale est fortement distendue par l'écartement des régions operculaires et l'abaissement de l'arc hyoïdien. Ce mouvement peut durer très longtemps.

Combat de queue : placé côte à côte avec l'adversaire, ou parfois en tête-bêche, le poisson bat de la nageoire caudale et projette ainsi un courant d'eau violent, sans doute douloureux pour la ligne latérale de l'intrus, comme le pense Tinbergen (1951). C'est toujours un mouvement bref.

Cercle : si les deux adversaires sont en tête-bêche, le mouvement par lequel ils cherchent à s'éviter les entraîne dans une figure en rond au cours de laquelle prennent place des coups de queue et des attaques latérales. Cette parade est de longueur variée.

Attaque latérale : l'attaque latérale est lancée perpendiculairement à l'adversaire et s'effectue le plus souvent la bouche ouverte, car l'animal cherche à toucher et à mordre l'intrus sur le flanc ou près de la tête.

Si les deux combattants sont chacun possesseur d'un territoire et s'ils sont de motivation agressive égale, la lutte a lieu aux frontières et donne cours à ce que l'on appelle le combat interterritorial.

Combat interterritorial.

Parade frontale : ici, les poissons sont face à face et avancent l'un vers l'autre à l'aide de la nageoire caudale largement déployée (mais les premiers rayons de la dorsale repliés, contrairement à ce qui se présente dans la parade latérale), la bouche est plus ou moins ouverte. Ce mouvement peut durer, mais il est souvent bref.

Va-et-vient : les deux adversaires, généralement assez éloignés, s'avancent et reculent alternativement avec un léger décalage

temporel qui explique la « valse-hésitation » qui en résulte. Cette parade ne se prolonge pas longtemps, mais peut se reproduire souvent pendant un laps de temps très important.

Combat de bouche : Classiquement, l'attaque frontale se termine par une prise de bouche qui entraîne les deux belligérants vers le fond. C'est aussi parfois la conclusion d'un cercle prolongé. Il est relativement rare chez les *Tilapia* observés dans les circonstances expérimentales que nous avons précisées. C'est aussi le cas de tous les autres mouvements de combat interterritorial, étant donné que la dominance d'un des poissons est rarement synchronisée exactement avec celle de l'autre et qu'elle est respectée sans beaucoup de manifestations du type « combat de frontières ».

Infériorité et fuite : Quand l'intrus (ou très rarement le défenseur) accepte la supériorité de son vis-à-vis, il perd toute coloration et ne réagit plus par aucun des mouvements décrits. Il cherche à fuir dans tout l'aquarium. Le laisser en présence du vainqueur dans un espace restreint entraîne toujours des dommages corporels.

Voilà très schématiquement (notre propos n'étant pas descriptif) les divers mouvements que nous avons observés et comptés. D'après ce que nous avons pu contrôler nous-même sur *T. mosambica*, nous pouvons établir par ces mouvements une table de concordance terminologique (voir page 15).

Dans les tableaux de résultats et parfois dans le corps du texte nous ferons usage des abréviations suivantes : Cr. = Creusement; Ch. = chasse; P.L. = parade latérale; Cer. = cercle; C.Q. = coup de queue; A.L. = attaque latérale; V.V. = va-et-vient; P.F. = parade frontale; C.B. = combat de bouche; Inf. = infériorité et fuite.

Baerends (1950)	Neil (1964)	Voss-Ruwet (1966)	Ce travail
digging	digging	creusement	creusement
chasing	—	—	chasse
lateral display	lateral display	parade latérale	parade latérale
tailbeating	tailbeating	combat de queue	coup de queue
circling	carouseling	cercle	cercle
butting-biting	—	attaque latérale	attaque latérale
frontal display	frontal display	parade frontale	parade frontale
reversing	pendeling	—	va-et-vient
mouthfighting	mouthfighting	combat de bouche	combat de bouche
attitude of infer. rising	—	infériorité	infériorité

PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

Étant donné l'analyse que nous voulons faire, il ne nous paraît pas nécessaire de présenter chacun des 31 combats de façon séparée. L'étude particulière de quelques-uns sera tentée

TABLEAU I

	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	V.V.	P.F.	C.B.	Inf.		
Ch.	34	48	2	10	61	—	—	—	—	155	T_i
P.L.	47	67	56	183	89	—	6	5	11	464	
Cer.	0	67	4	24	26	—	2	9	—	132	
C.Q.	2	225	25	46	7	—	1	—	—	306	
A.L.	88	75	32	26	152	14	7	—	—	375	
V.V.	—	1	1	—	1	14	7	—	—	24	
P.F.	—	5	4	—	2	11	6	—	—	28	
C.B.	—	3	3	—	—	—	4	2	—	12	
Inf.	—	11	2	1	—	—	—	—	6	20	
	171	502	129	290	338	25	28	16	17	1516	
	S_i										N

document.

TABLEAU II

grande différence, certaines corrélations plus ténues que ces mouvements entretiendraient avec tous les autres? Simple possibilité que nous avons voulu vérifier en formant un nouveau tableau où la corrélation d'un mouvement avec lui-même n'entrait plus en ligne de compte. C'est ce qui explique les cases vides de la grande diagonale du tableau II.

Notons qu'une solution empirique est possible mais très délicate. Elle consiste à compter les mouvements longs à partir d'unités de temps choisies expérimentalement pour chaque mouvement. Mais nous introduisons ainsi une mesure de l'*intensité* des mouvements — par l'étude de leur durée — qui risque d'interférer avec l'étude de la *succession* temporelle des mouvements qui nous intéresse seule.

Les tableaux III et IV représentent le premier pas dans le traitement statistique des données expérimentales. Dans chaque cellule, nous avons trois chiffres, de haut en bas : a , a' , α .

a = le nombre de cas observés

$a' = \frac{\sum_i S_i T_i}{N}$ = le nombre calculé si les événements se distribuent au hasard.

$\alpha = a/a' =$ le rapport définissant l'écart entre l'observation et l'hypothèse du hasard.

Cet α est déjà plein de signification. En effet, proche ou égal à un, il indique qu'on ne peut rien dire du lien éventuel entre ces deux mouvements; supérieur à un, il laisse supposer une corrélation positive; inférieur à un, il signale une relation antagoniste probable.

Nous avons donc là une preuve statistique intéressante du bien-fondé de certaines associations qualitatives que l'observateur « naïf » fait spontanément quand il prévoit, par exemple, que ce cercle qu'il observe va se résoudre par un combat de bouche. Ce faisant, il exerce implicitement le calcul d'une probabilité que traduit et précise le rapport statistique.

En d'autres termes, nous pouvons encore dire : le combat de bouche suit, en fait, plus souvent le cercle que ce que l'on peut attendre du hasard, la valeur du « plus souvent » est exprimée par le rapport a/a' supérieur à un.

TABLEAU III

	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	V.V.	P.F.	C.B.	Inf.
Ch.	a 34 a' 17.483 α 1.944	48 51.325 0.935	2 13.189 0.151	10 29.650 0.337	61 34.558 1.765	— 2.556 0	— 2.862 0	— 1.635 0	— 1.738 0
P.L.	47 52.337 0.898	67 153.646 0.436	56 39.482 1.418	183 88.759 2.061	89 103.451 0.860	— 7.651 0	6 8.569 0.700	5 4.897 1.021	11 5.203 2.114
Cer.	0 14.889 0	67 43.709 1.532	4 11.232 0.356	24 25.250 0.950	26 29.430 0.883	0 2.176 0	2 2.437 0.820	9 1.393 6.460	0 1.480 0
C.Q.	2 34.515 0.005	225 101.317 2.220	25 26.038 0.960	46 58.535 0.785	7 68.224 0.102	— 5.046 0	1 5.651 0.176	— 3.229 0	— 3.431 0
A.L.	88 42.298 2.080	75 124.175 0.003	32 31.909 1.002	26 71.734 0.362	152 83.609 1.818	— 6.184 0	2 6.926 0.288	— 3.957 0	— 4.205 0
V.V.	— 2.707 0	1 7.947 0.125	1 2.042 0.489	— 4.591 0	1 5.350 0.186	14 0.395 35.443	7 0.443 15.791	— 0.253 0	— 0.269 0
P.F.	— 3.158 0	5 9.271 0.539	5 2.382 1.678	— 5.356 0	2 6.242 0.320	11 0.461 23.822	6 0.296 20.303	— 0.295 0	— 0.313 0
C.B.	— 1.353 0	3 3.973 0.754	3 1.021 2.938	— 2.295 0	— 2.675 0	— 0.197 0	4 0.221 18.048	2 0.126 15.792	— 0.134 0
Inf.	— 2.255 0	11 6.622 1.660	2 1.701 1.75	1 3.825 0.261	— 4.459 0	— 0.329 0	— 0.369 0	— 0.211 0	6 0.224 26.753

TABLEAU IV

	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	V.V.	P.F.	C.B.	Inf.
Ch.	X	48 44.417 1.080	2 12.763 0.156	10 24.914 0.401	61 18.992 3.211	1.123 0	2.246 0	1.429 0	1.123 0
P.L.	47 45.897 1.024	X	56 41.877 1.337	183 81.745 2.238	89 62.313 1.428	— 3.685 0	6 7.370 0.814	5 4.690 1.066	11 3.685 2.984
Cer.	— 14.798 0	67 46.987 1.425	X	24 26.356 0.910	26 20.091 1.294	— 1.188 0	2 2.376 0.841	9 1.512 5.951	— 1.188 0
C.Q.	2 30.059 0.066	225 15.443 2.357	25 27.426 0.911	X	7 40.810 0.171	— 2.413 0	1 4.824 0.207	— 3.071 0	— 2.413 0
A.L.	88 25.781 3.413	75 81.860 0.916	32 23.523 1.360	26 45.917 0.566	X	— 2.070 0	2 4.140 0.493	— 2.634 0	— 2.070 0
V.V.	0 1.156 0	1 3.670 0.272	1 1.054 0.948	— 2.059 0	1 1.569 0.637	X	7 0.185 37.705	— 0.118 0	— 0.092 0
P.F.	— 2.543 0	5 8.075 0.619	4 2.320 1.723	— 4.529 —	2 3.453 0.579	11 0.204 53.866	X	— 0.259 0	— 0.204 0
C.B.	— 1.156 0	3 3.670 0.817	3 1.054 2.844	— 2.059 0	— 1.569 0	— 0.092 0	4 0.185 21.545	X	— 0.092 0
Inf.	— 1.618 0	11 5.189 2.140	2 1.476 1.354	1 2.882 0.346	— 2.197 0	— 0.129 0	— 0.259 0	— 0.165 0	X

Ce tableau est donc construit sur les données du II.

Mais ce rapport ne révèle que des corrélations entre mouvements pris deux à deux. Nous étudierons par la suite la possibilité de hiérarchiser ces corrélations dans un ensemble où chaque mouvement prendra une place en raison des rapports qu'il a vis-à-vis de tous les autres. Ce sera fait par le calcul du « Spearman's rank correlation » et par l'analyse factorielle.

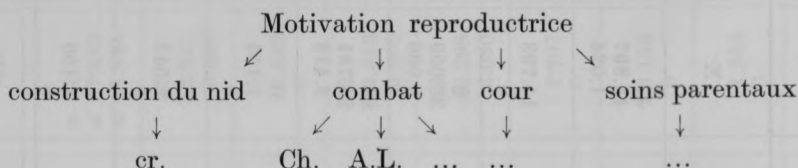
Mais avant cela, nous pouvons déjà éclaircir qualitativement le statut du creusement.

5. ANALYSE DE QUELQUES SÉQUENCES COMPORTEMENTALES INCLUANT LE CREUSEMENT

Sur 31 séquences observées, 6 seulement ont incorporé une activité de creusement. Cette très faible proportion nous a suggéré qu'il fallait traiter ce problème de façon séparée. De plus, des 131 creusements dénombrés, 27 suivaient ou précédaient d'autres mouvements. Cette forte corrélation du patron moteur avec lui-même excluait presque toute analyse d'autres corrélations.

Ces deux observations conjuguées indiquent que la construction du nid relève d'un centre coordinateur spécifique, relativement indépendant de celui — ou de ceux — qui régleraient le comportement agonistique.

Cette conclusion correspond à celle de Baerends and Baerends Van Roon (1950) qui, dans le tableau général des activités comportementales des Cichlides, présentent le Cr. comme un F.A.P. (Fixed Action Pattern) dépendant d'une motivation particulière, « construction du nid », elle-même coordonnée à d'autres dans un complexe, unifié sous le terme de « motivation à la reproduction ». Nous aurions donc le schéma suivant :



Un autre élément vient confirmer cette vue. Dans le combat N° 2, où nous avons 98 creusements en 11 minutes, nous

remarquons que cette activité se déclenche toujours par série, allant parfois jusqu'à 11 et même 17 unités.

Est-il possible de déterminer des relations entre la construction du nid et le combat ? Autrement dit, pouvons-nous compléter le schéma précédent par d'autres flèches ?

Motiv. Reprod.

Nidif. \leftarrow ? \Rightarrow Combat

De quelle nature l'influence ainsi supposée est-elle ? Tout ce que l'on peut dire ici, à partir d'observations très lacunaires, c'est que les deux seules fois où l'activité de creusement a été accompagnée de mouvements de combat, ceux-ci ont été : 7 Ch., 14 A.L., dans le combat 2 ; 2 Ch., 1 P.L., dans le combat 13 ; 2 Ch. dans le combat 25. Il apparaît que la chasse et l'attaque latérale sont privilégiées. Que pouvons-nous conclure ? Rien de ferme, car beaucoup de modèles sont possibles : le creusement « facilite » l'apparition des mouvements les plus violents du combat, mais il n'exclut pas la parade latérale (reconnue comme signe de conflit entre tendances). Dès lors, augmente-t-il la probabilité d'un mouvement d'attaque ou bien diminue-t-il celle d'un mouvement de fuite ? Nous ne pouvons pas trancher. Il faudrait pour cela surprendre l'animal dans des phases nettes de construction et *tester* alors ses capacités de combat avec des leurres variés.

Mais auparavant, il est indispensable d'analyser le combat pour essayer de mettre en évidence ces tendances que l'on postule pour en expliciter la structure. D'ailleurs, même ces deux travaux terminés, le problème du creusement n'en serait pas pour autant résolu. On peut encore l'étudier sous d'autres aspects : peut-il être un mouvement de substitution (Tinbergen, 1940) dans une situation conflictuelle ? Quel est son rôle comme mouvement-signal pour la formation du couple ? La femelle creuse aussi son nid, est-ce une ritualisation, un mouvement synchronisateur ? (Allen, 1934).

Il faut se rendre à l'évidence, notre travail est ponctué de points d'interrogation. La sagesse demande que soit effectuée une sévère sélection.

Ce paragraphe, en outre, met bien en relief les difficultés rencontrées dans l'emploi du schéma de « l'organisation hiérarchique du comportement ». Si cela ne constitue pas une conclusion, on ne peut s'en prendre qu'à la complexité de l'animal vivant.

6. ANALYSE FACTORIELLE

6.1. *Principes de la méthode*

L'association temporelle des mouvements entre eux, déjà mise en évidence par l'étude du rapport α des tableaux III et IV, laisse supposer un ou plusieurs facteurs communs sous-jacents. Sans une interdépendance causale profonde, on ne voit pas pourquoi l'apparition des différents mouvements ne serait pas livrée au hasard. Ces facteurs, postulés par le bon sens, doivent pouvoir être mis en évidence de façon irréfutable. C'est là l'hypothèse de départ et le but de l'analyse factorielle.

Son principe en est clair : si les corrélations entre un grand nombre de variables peuvent être exprimées par des corrélations de ces mêmes variables avec un petit nombre de facteurs, on peut dire que ces facteurs donnent une explication suffisante des corrélations originales. Le tout est de traiter les données de base pour en faire émerger, en quelque sorte, les facteurs communs unifiant la multiplicité des corrélations qui y sont exprimées.

Cette méthode, essentiellement de recherche, a été reconnue utile pour le développement d'hypothèses analytiques en psychologie expérimentale. Pour une étude plus approfondie de la validité de l'usage de cette pratique statistique, dont la technicité nous échappe en grande partie, on lira avec intérêt Fruchter (1954), Thurstone (1952), Henrysson (1957) et d'autres encore, cités par Wiepkema. Pour notre part, nous avons consulté Fruchter (1954) et, en français, Reuchlin (1964) et l'excellente introduction de Debaty (1967).

En pratique, l'analyse comprend deux temps :

1^o Le calcul des coefficients de rang par le « Spearman's rank correlation ».

2° L'extraction des facteurs à partir des nouvelles matrices obtenues par le 1° (Ce deuxième temps lui-même comporte deux moments).

Très longues et fastidieuses, ces deux étapes ont été confiées à la célérité électronique de l'I.B.M. 360/44 du Centre Électronique de Calcul et de Traitement de l'Information de l'Université de Liège.

Enfin, il est *parfois* possible de traduire graphiquement ces facteurs par un système d'axes de coordonnées en référence desquels on peut situer chaque variable étudiée. Les projections de chaque vecteur sur les axes factoriels visualisent la « charge » de ce vecteur en chacun des facteurs, et l'angle qui sépare deux vecteurs est proportionnel à leur corrélation. De plus, la longueur du vecteur est déterminée par la racine carrée de la « communauté » de la variable qu'il représente. (Mathématiquement, cette communauté mesure la variance totale de cette variable ou encore la corrélation du test avec lui-même.)

6.2.1. Calcul des coefficients de corrélation de rang.

Si nous considérons les coefficients des tableaux III et IV, nous pouvons remarquer que leur valeur absolue, dans une colonne ou dans une ligne, accepte une classification selon le rang qu'il occupe. (On attribue aux coefficients de valeur égale un rang moyen.) Ce rangement est effectué par l'ordinateur sur la base des données fournies par les tableaux III et IV.

Une fois que les coefficients ont chacun leur rang, la corrélation entre ces rangs est alors calculée à l'aide du « Sperman's rank correlation » :

$$r_{\text{rang}} = 1 - \frac{6D^2}{N(N^2 - 1)}$$

où D = la différence entre les rangs des valeurs correspondantes des variables.

N = le nombre de paires de valeurs dans les données.

Par exemple :

	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	V.V.	P.F.	C.B.	Inf.
Ch.	1	3	5	4	2	7.5	7.5	7.5	7.5
P.L.	5	8	3	2	6	9	7	4	1
D.	4	5	-2	-2	4	2.5	-0.5	-3.5	-6.5

donc ici, la corrélation des rangs de la ligne P.L. avec ceux de la ligne Ch. sera

$$r = 1 - \frac{732}{720} = -0,01666 \simeq -0,02$$

Si l'on calcule ainsi la corrélation des rangs de chaque ligne (et de chaque colonne) vis-à-vis de toutes les autres lignes (et colonnes), nous obtenons les tableaux suivants (V_1 , V_2 , VI_1 , VI_2).

A ce niveau de l'analyse, nous pouvons déjà faire quelques remarques critiques :

1° La question que nous nous étions posée à propos de la validité du tableau de données incluant la diagonale, semble trouver une réponse dans l'application du t test vérifiant la signification des coefficients calculés. Il apparaît que la suppression de la diagonale permet une analyse plus fine des résultats expérimentaux.

2° Le nombre de coefficients significatifs est relativement faible : 18-21 sur 45 dans le cas le plus favorable. (Nous avons refait le t test pour $P < 0.05$ et le nombre obtenu était pratiquement le même.) Nous ne devons pas nous en faire un reproche personnel, car le travail de Wiepkema, dont nous cherchons à tester la méthode, ne fournit pas plus de 32 coefficients significatifs sur 78. Il s'agit peut-être là d'une faiblesse de l'analyse, qui attribue des rangs égaux, dans deux cellules différentes, à des rapports α parfois fort dissemblables. De plus, nous devons signaler dans certaines lignes, ou colonnes, la forte proportion de rapports α égalant zéro. Bien sûr, l'absence d'information est,

TABLEAU V 1

Coefficients de corrélation de rang entre les lignes (avec la diagonale)

	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	V.V.	P.F.	C.B.	Inf.
Ch.	1								
P.L.	— 0.02	1							
Cer.	0.13	— 0.02	1						
C.Q.	0.49	— 0.07	0.40	1					
A.L.	0.92	— 0.03	0.0	0.57	1				
V.V.	— 0.16	— 0.61	— 0.16	0.22	0.01	1			
P.F.	— 0.17	— 0.64	— 0.13	0.28	— 0.02	0.98	1		
C.B.	— 0.23	— 0.05	0.52	0.35	— 0.07	0.35	0.40	1	
Inf.	— 0.09	0.52	0.08	0.43	0.02	— 0.12	— 0.03	0.08	1

Si nous appliquons le t test sur ce tableau de coefficients, nous obtenons, pour $P < 0.10$ et $n = 9$, que 13 des 45 coefficients sont significatifs (Ce test est utile pour comparer entre eux les tableaux calculés mais ne dit rien de clairement interprétable sur la valeur en soi des coefficients).

TABLEAU V 2

Coefficients de corrélation de rang entre lignes (sans la diagonale)

	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	V.V.	P.F.	C.B.	Inf.
Ch.	1								
P.L.	0.01	1							
Cer.	— 0.21	0.17	1						
C.Q.	0.34	0.15	0.35	1					
A.L.	0.86	— 0.03	— 0.02	0.71	1				
V.V.	— 0.35	— 0.26	0.22	0.78	0.26	1			
P.F.	— 0.37	— 0.51	— 0.07	0.40	0.04	0.98	1		
C.B.	— 0.50	— 0.27	0.54	0.78	0.35	0.83	0.56	1	
Inf.	0.07	0.71	0.42	0.73	0.53	0.19	0.32	0.45	1

(*t* test, $P < 10$, $n = 9$, 17 coefficients significatifs, avec une certaine tolérance 20).

TABLEAU VI 1

Coefficients de corrélation de rang entre colonnes (avec la diagonale)

	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	V.V.	P.F.	C.B.	Inf.
Ch.	1	0.07	— 0.17	0.57	0.70	0.02	— 0.40	0.01	0.28
P.L.		1	— 0.25	0.28	— 0.24	— 0.23	— 0.58	0.12	0.28
Cer.			1	— 0.30	— 0.49	0.27	0.50	0.40	0.45
C.Q.				1	0.47	— 0.20	— 0.40	0.35	0.43
A.L.					1	0.15	— 0.14	0.04	0.01
V.V.						1	0.67	0.15	0.32
P.F.							1	0.50	— 0.05
C.B.								1	0.39
Inf.									1

(t test, $P < 0.10$, $n = 9$, 11 coefficients sur 45).

TABLEAU VI 2

Coefficients de corrélation de rang entre colonnes (sans la diagonale)

	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	V.V.	P.F.	C.B.	Inf.
Ch.	1	0.15	— 0.79	0.45	0.58	— 0.22	— 0.88	— 0.20	0.26
P.L.		1	— 0.36	0.80	— 0.12	0.08	— 0.69	0.35	0.55
Cer.			1	— 0.28	— 0.63	0.54	0.43	0.49	0.24
C.Q.				1	0.54	— 0.04	— 0.33	0.76	0.61
A.L.					1	0.20	— 0.17	0.55	0.57
V.V.						1	0.60	0.30	0.52
P.F.							1	0.50	0.35
C.B.								1	0.75
Inf.									1

(t test, $P < 0.10$, $n = 9$, 18 coefficients sur 45 et avec tolérance, 21).

en soi, une information. Mais, ici aussi, il n'y a pas parité entre les faits suivants :

— nombre de mouvements attendus = 15, nombre observé = 0,
 $\alpha = 0$

— nombre de mouvements attendus = 2, nombre observé = 0,
 $\alpha = 0$.

Le calcul des coefficients de rang ne tient donc pas compte de ces nuances à l'intérieur des cas où il n'y a pas d'observation.

3^o Enfin, il y a parfois des divergences sensibles entre les coefficients jugés significatifs, selon que le calcul est fait sur les colonnes ou sur les lignes. Or, la différence des données est toujours très faible.

Ceci révèle, à notre avis, une limite à signaler. Non pas qu'elle mette directement la méthode en cause, mais parce qu'elle situe son champ d'application.

A condition de trouver un test de signifiante des coefficients très adapté, problème qui représente à lui seul une étude mathématique, la force des conclusions est proportionnelle à la quantité de coefficients représentatifs d'une corrélation bien nette. Dans notre cas, comme dans celui de Wiepkema, celle-ci est faible. En étant sévère, nous limiterons donc la portée de nos conclusions à celle d'une indication sûre concernant la question du nombre de facteurs communs, et à celle d'une indication de recherche pour le problème beaucoup plus délicat de la classification des mouvements par rapport à ces mêmes facteurs. Cette prudence est en effet justifiée puisque c'est à partir des coefficients que l'analyse factorielle proprement dite cherche à faire sortir les facteurs justifiant les corrélations partielles.

Nous pouvons maintenant l'aborder sans craintes.

6.2.2. *Analyse factorielle des coefficients de corrélation de rang.*

Le principe de cette analyse a été expliqué dans l'introduction de ce chapitre, mais il nous faut signaler que les méthodes mathématiques pour la réaliser varient presque à l'infini. Ainsi,

l'auteur suivi au centre de calcul pour établir la programmation en signale quelques dizaines (Horst, P., 1965). Celle que nous avons utilisée est la plus courante à l'heure actuelle, et les deux moments qui la constituent résident dans une extraction des composantes principales (ou « factor loadings ») décrite au chapitre Y de l'auteur cité (« Basic structure successive methods »), suivie d'une nouvelle recherche de facteurs après une rotation de type Varimax (Ch. 18.3, « Successive factor varimax solutions »).

En pratique, les matrices V.2 et VI.2, qui présentaient le plus grand nombre de coefficients significatifs, ont été, en priorité, soumises à l'extraction des composantes principales. L'analyse a été arrêtée après l'apparition de 3. En effet, la quatrième sortante ne représentait plus qu'une partie négligeable de la variance commune. Les communautés (cfr N.B. infra) sont alors calculées et insérées sur la diagonale principale des matrices originelles. Une nouvelle extraction est alors effectuée. Plus précise que la première, elle en diffère pourtant peu.

Ces résultats sont donnés aux tableaux VII et VIII.

TABLEAU VII

*Composantes principales à partir de la matrice VI.2
(entre lignes)*

— 0.067	0.846	— 0.609
— 0.037	0.577	0.747
0.381	0.027	0.419
0.949	0.332	— 0.063
0.548	0.697	— 0.484
0.881	— 0.439	— 0.148
0.647	— 0.560	— 0.192
0.892	— 0.299	0.098
0.666	— 0.487	0.483
6	4	5
3.786	2.478	1.643

N.B. La communauté d'une variable est la somme de ces variances communes indépendantes. La variance commune d'une variable est la proportion de la variance totale qui la met en corrélation avec les autres variables (Fruchter, pp. 45, 47).

TABLEAU VIII

*Composantes principales à partir de la matrice VI.2
(entre colonnes)*

0.667	— 0.541	0.289
0.714	— 0.041	— 0.753
— 0.461	0.720	— 0.295
0.926	0.146	— 0.219
0.751	0.072	0.740
0.022	0.638	0.083
0.447	0.849	0.328
0.520	0.802	— 0.028
0.667	0.630	0.023
15	4	20
3.504	3.089	1.450

Après ces premiers calculs, nous avons quand même soumis les matrices de corrélations V. 1 et VI. 1 à ce même traitement. Les résultats confirmaient cette première analyse en ce qui concerne l'extraction de trois composantes.

Un des résultats est publié au tableau IX.

TABLEAU IX

Composantes principales à partir de la matrice VI.1

0.678	0.451	— 0.310
0.458		
— 0.668	— 0.002	0.727
0.721	0.427	0.316
0.558	0.513	0.085
— 0.463	0.338	— 0.716
		— 0.362
— 0.851	0.512	— 0.315
— 0.199	0.336	0.236
0.091	0.773	0.412
26	4	9
2.934	2.260	1.700

Enfin, les valeurs de ces nouvelles matrices ont été transformées selon la rotation analytique du type Varimax.

Le sens de cette manipulation consiste à faire tourner les axes

principaux, qui restent orthogonaux, afin de chercher autour d'eux un groupement optimum des variables. C'est un point délicat de l'analyse, car on conçoit qu'il n'y ait pas qu'une seule rotation possible. Quoi qu'il en soit, nous avons obtenu les tableaux suivants qui acceptent un début d'interprétation plausible (Tableau X).

Dans ce tableau :

1^o Nous ne tenons pas compte des signes affectés aux coefficients pour la simple raison que la faible sécurité des résultats nous interdit pour l'instant d'attribuer une valeur inhibitrice ou facilitante aux facteurs mis en évidence.

2^o De plus, pour son interprétation, nous ne pouvons prendre que les valeurs fortes, qui tranchent nettement sur l'ensemble des autres.

La présentation synoptique de trois séries de trois facteurs permet quelques remarques.

Nous commencerons par noter les points positifs.

1^o L'analyse factorielle appliquée sur des données expérimentales tenant compte ou négligeant la corrélation des mouvements par rapport à eux-mêmes (= avec ou sans la diagonale principale) permet dans les deux cas l'émergence de trois facteurs.

2^o Si l'on considère dans chacun des tableaux les mouvements limites, tels que : Chasse (Ch.) et Infériorité (Inf.), il est toujours possible d'attribuer à deux facteurs le droit de représenter ce que nous appellerons la tendance à l'Attaque (A.) et la tendance à la Fuite (F.). Cette attribution est confirmée pour quelques autres mouvements. Ainsi, l'Attaque latérale (A.L.), considérée intuitivement comme une marque d'agressivité, porte une charge importante en facteur A. (0.957, 0.483, 0.972). Le Va-et-vient (V.V.) indique une alternance de motivations, elle se retrouve aussi dans les chiffres : A. = 0.760 et F. = 0.502, pour ne prendre que le cas où les charges sont nettes.

3^o Enfin, le point le plus intéressant, parce que relativement inattendu, est la présence d'un troisième facteur. Nous lui gardons pour l'instant une fonction encore indéterminée, et, pour

TABLEAU X
Matrices finales des Facteurs

	d'après IX (colonnes)			d'après VIII (colonnes)			d'après VII (lignes)		
Ch.	0.985	— 0.122	0.123	0.964	0.231	0.135	0.021	0.169	0.352
P.L.	— 0.053	— 0.463	0.885	0.232	0.693	0.683	0.011	0.871	— 0.491
Cer.	0.511	0.691	0.511	0.995	— 0.031	0.094	— 0.154	0.903	0.402
C.Q.	0.805	— 0.440	0.397	0.336	0.431	0.142	0.597	0.485	0.639
A.L.	0.957	0.225	0.185	0.483	0.509	0.712	0.972	0.124	0.200
V.V.	— 0.126	0.291	0.948	0.760	— 0.502	0.412	0.040	0.077	0.996
P.F.	0.209	0.157	0.942	0.843	0.012	0.538	— 0.120	— 0.123	0.985
C.B.	— 0.103	0.931	0.349	0.401	— 0.886	0.233	0.013	0.357	0.934
Inf.	— 0.252	0.968	— 0.016	0.174	— 0.953	0.248	0.337	0.912	0.234
	A	F	X	A	F	X	A	F	X
	33.068 %	31.821 %	35.111 %	42.201 %	40.067 %	17.732 %	25.579 %	31.473 %	42.948 %

cela, l'appellerons X. Représentant des pourcentages importants et très variables selon les tableaux de données de départ, nous l'avons suspecté d'être le témoin du petit nombre de faits expérimentaux concernant un certain nombre de mouvements étudiés. Par ailleurs, la charge importante qu'il donne à quelques mouvements typiques nous a conduit à une nouvelle analyse que nous proposerons en annexe à ce chapitre.

Il faut maintenant souligner les carences de l'analyse factorielle appliquée dans le cadre précis de notre expérimentation. Nous devons nous y attendre après les réserves faites à l'issue du calcul des coefficients de Spearman. L'appréhension se confirme.

a) Variabilité des pourcentages attribués à chaque facteur.

Même dans le cas où les calculs ont été effectués à partir des données sans la diagonale principale, les différents facteurs prennent en charge un pourcentage différent de variables selon que l'on calcule des coefficients de corrélation de rang entre les lignes ou entre les colonnes. Alors que le décompte des mouvements, nous l'avons déjà dit, n'est pas tellement différent selon que ceux-ci se suivent ou se précèdent. (Il suffit de comparer les sommes S et les totaux T marginaux du tableau II.) Cette variabilité découle sans doute du caractère aléatoire de la rotation (Varimax ou autre) et certainement aussi de la disproportion entre la somme des données accumulées pour les cinq premiers mouvements et celle recueillie pour les quatre derniers. Il faut encore remarquer que, dès le début des calculs, c'est-à-dire dès le coefficient α , il y a une source d'imprécision dans le fait que parfois le nombre de mouvements observés n'est pas sensiblement différent du nombre calculé.

b) Quelques mouvements sont décrits par des valeurs importantes pour un ou plusieurs facteurs, au-dessus de 0.500; beaucoup n'atteignent pas ce quorum. Leur interprétation est donc hasardeuse. Dans le même ordre d'idées, il faut signaler que même dans les cas où la charge est lourde, elle n'est pas constante d'une analyse à l'autre.

Par exemple, l'analyse du Cercle (Cer.) est parfaite dans le premier tableau où il participe pour 0.511 de A. et 0.691 de F.,

ce qui souligne l'ambivalence caractéristique que remarque une simple observation qualitative de ce mouvement. Mais dans le deuxième tableau, ce rapport entre A. et F. est aberrant. Dans le troisième enfin, les proportions sont différentes et, ici, le cercle est pris en charge (de façon appréciable) par le facteur X.

Au total, il faut signaler fermement les difficultés de la méthode, tout autant que les promesses. Mais avant de rassembler nos conclusions, nous voudrions encore proposer une analyse supplémentaire.

ANNEXE AU CHAPITRE DE L'ANALYSE FACTORIELLE.

IDENTIFICATION DU FACTEUR X

La présence d'un troisième facteur soulève un problème d'interprétation. Aux deux premiers, nous pouvons accorder le droit de signaler la présence de deux orientations fondamentales, chargées de la causalité interne du combat de *Tilapia mossambica*.

Que pouvons-nous suspecter sous le facteur X ?

Une première remarque s'impose. Il serait simpliste de croire que la causalité d'une activité complexe puisse se partager sagement selon deux pôles neuro-physiologiques que l'on durcirait rapidement en « Centre de l'attaque » et en « Centre de la fuite ».

Nous pouvons donc accepter ce troisième facteur comme une preuve supplémentaire de la complexité du réseau causal responsable du comportement animal. Mais cela est trop évident.

Il nous semble que les circonstances dans lesquelles les combats se produisent sont une indication sérieuse. Nous avons étudié le comportement de combat pour l'établissement et la défense du territoire. Il est donc plausible que ce comportement, pourtant bien spécifique, soit contrôlé, lui aussi, par la motivation plus générale de reproduction et que chaque mouvement soit coloré par une motivation sexuelle.

Il est, à ce point de vue, significatif que la chasse, par exemple, soit peu contrôlée par ce facteur, mais que la Parade latérale, pendant laquelle le mâle déploie ses signes de maturité, soit au contraire bien chargée par celui-ci.

Ces considérations, répétons-le, sont données à titre d'éléments

de recherche, comme nous l'avons fait remarquer explicitement à plusieurs reprises.

Un autre fait a attiré notre attention. C'est celui qui nous a dirigé vers une nouvelle analyse.

Les mouvements de Va-et-Vient, Parade Frontale et Combat de Bouche sont relativement bien dominés par ce facteur. Par exemple, ils portent respectivement 0.996, 0.985, 0.934 (dans le tableau X, d'après VII, selon les lignes), de ce facteur.

TABLEAU XI

	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	Inf.
Ch.	X	a 48 a' 46.10 α 1.04	2 12.66 0.15	10 26.40 0.37	61 19.80 3.08	0 1.19 0
P.L.	47 47.30 0.99	X	56 40.39 1.38	183 84.24 2.17	89 63.18 1.40	11 3.79 2.90
Cer.	0 14.33 0	67 44.58 1.50	X	24 25.53 0.94	26 19.15 1.35	0 1.15 0
C.Q.	2 31.73 0.06	225 98.68 2.28	25 27.10 0.92	X	7 42.39 0.16	0 2.54 0
A.L.	88 27.08 3.24	75 84.20 0.89	32 23.12 1.38	26 48.23 0.53	X	0 2.17 0
Inf.	0 1.71 0	11 5.33 2.06	2 1.46 1.36	1 3.05 0.32	0 2.29 0	X

C'est le calcul des coefficients α qui vont être rangés pour la recherche des corrélations de rang entre lignes et entre colonnes.

Nous avons donc élaboré un nouveau tableau de données sans

tenir compte des observations faites sur ces mouvements pour calculer de nouveaux coefficients de Spearman (Tableaux XII-XIII).

TABLEAU XII

Coefficients de corrélation de rang entre lignes

	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	Inf.
Ch.	1					
P.L.	— 0.26	1				
Cer.	0.89	0.10	1			
C.Q.	0.55	— 0.26	0.89	1		
A.L.	0.70	— 1.21	— 0.06	0.35	1	
Inf.	— 0.05	0.55	0.55	0.75	— 0.05	1

TABLEAU XIII

Coefficients de corrélation de rang entre les colonnes

	Ch.	P.L.	Cer.	C.Q.	A.L.	Inf.
Ch.	1	— 0.65	0.72	0.30	0.74	0.40
P.L.		1	— 0.16	0.30	— 0.51	0.45
Cer.			1	0.63	— 0.13	0.63
C.Q.				1	0.44	0.75
A.L.					1	0.45
Inf.						1

Ensuite, l'analyse factorielle telle que nous l'avons décrite à été appliquée sur ces matrices. Les résultats obtenus sont intéressants (Tableaux XIV et XV).

A la lecture de ces derniers tableaux, il apparaît déjà que la suppression des données concernant les mouvements V.V., P.F., C.B. tend à faire disparaître de l'analyse la troisième composante principale (1.033 et 0.872 donc négligeable).

Pour poursuivre la recherche, nous avons fait subir à la matrice du tableau XV la rotation Varimax. Trois facteurs sont à nou-

TABLEAU XIV

Factor loadings de la matrice XII

0.754	— 0.430	0.553
— 0.066	1.037	0.186
0.967	0.178	0.332
0.959	— 0.040	— 0.277
0.340	— 0.986	— 0.249
0.657	0.539	— 0.532
2	5	17
2.976	2.555	0.872

TABLEAU XV

Factor loadings de la matrice XIII

0.822	— 0.557	— 0.155
— 0.154	0.983	0.163
0.773	0.120	— 0.692
0.796	0.438	0.143
0.633	— 0.485	0.672
0.832	0.474	0.177
5	5	5
3.025	1.943	1.033

veau représentés. Attaque et Fuite sont repérés par la charge qu'ils donnent à la Chasse (Ch.) et à l'Infériorité (Inf.). Quant au facteur X, il ne donne plus de charge significative à aucun mouvement sauf au Cercle (Cer.) et de façon négative à l'Attaque latérale (A.L.). Que pouvons-nous en conclure ?

Puisque la suppression, dans les données de base, des mesures faites sur les mouvements dits de « combat interterritorial » entraîne, dans l'analyse, la forte diminution, et même la suppression, du facteur X, il est raisonnable de suggérer qu'il peut être considéré comme témoin d'une modification physiologique importante qui aurait lieu dans les circonstances où apparaît ce type de combat. Il faut remarquer que ce dernier est caractérisé par le fait que les deux antagonistes sont possesseurs d'un territoire et adoptent l'un en face de l'autre des attitudes identiques.

De plus, la similitude d'attitude chez les deux adversaires a lieu dans le Cercle (Cer.) qui a également une charge nette en facteur X.

Enfin, la Parade latérale, qui est, elle aussi, un mouvement souvent exécuté en même temps par les 2 poissons, est représentée par 0.885, 0.683 et 0.491 de facteur X (dans le tableau X).

Il nous semble qu'il fallait souligner ces convergences, pour donner un contenu plausible à ce facteur.

Nous nous résumerons en disant qu'il signale :

- l'ensemble des autres facteurs neurologiques et hormonaux qui déterminent le comportement reproductif et proprement sexuel.
- la possibilité d'un facteur causal plus déterminé, typique du combat interterritorial et des situations où les deux poissons ont des motivations internes sensiblement égales.

L'étude de ce facteur X termine heureusement l'examen un peu long des résultats de l'analyse factorielle. Il nous révèle combien, d'un côté, le recours à l'outil mathématique, en sciences du comportement, requiert des mises au point minutieuses, et de l'autre, met en relief de façon stimulante le danger qu'il y aurait à s'enfermer dans un langage descriptif conventionnel qui nous exprime plus qu'il ne dévoile le réel.

7. CONCLUSIONS MÉTHODOLOGIQUE ET THÉORIQUE

7.1. *Appréciation de la méthode*

Il est indubitable que la tournure d'esprit requise pour l'emploi critique de cette forme d'analyse, nous a toujours obligé à revenir sur notre vocabulaire, pour lui donner un contenu vérifiable et, si possible, mesurable. Quand cela s'avérait impossible, elle nous contraignait à une prudence que l'on trouvera peut-être parfois excessive.

En soi, cet effort constant mérite de devenir une habitude de travail en éthologie. Celle-ci y gagnera un surcroît de valeur expérimentale, au sens moderne de cet adjectif.

Il reste que l'introduction de l'analyse statistique, comme méthode de recherche sur la causalité du comportement animal, présente beaucoup de difficultés théoriques et pratiques. Validée

en psychologie expérimentale, elle ne l'est pas encore suffisamment en éthologie, au moins pour ce qui est de l'analyse factorielle que nous avons explorée.

Pour l'étude bien particulière d'une séquence comportementale, l'usage de l'analyse par extraction de facteurs communs n'est pas *théoriquement* justifiée (M. Breny, com. pers.). La principale raison en est que nous ne travaillons pas sur une batterie de tests reproductibles dans des conditions expérimentales suffisamment identiques. L'ensemble des corrélations entre l'apparition de deux mouvements n'est qu'une analogie avec l'ensemble des corrélations que le statisticien calcule sur les résultats de tests établis de façon précise pour le problème étudié. Dans ce même ordre de restriction, l'usage des coefficients de corrélation de rang de Spearman est également suspect au théoricien (*).

La validation doit donc être empirique. C'est-à-dire que ce type d'analyse doit être employé avec succès et avec des résultats comparables (dans les limites de fluctuations permises par la méthode) dans plusieurs contextes expérimentaux analogues. Wiepkema l'a employé dans un cas, et les résultats étaient encourageants. Notre usage du même genre d'analyse à un niveau comportemental plus déterminé, et donc plus éprouvant pour l'outil employé, est partiellement positif. Il mériterait certainement d'être réutilisé dans un cadre expérimental identique, par exemple sur la même partie du comportement d'une autre espèce de *Tilapia*. De toute façon, ce travail devrait être fait en collaboration avec un statisticien factoriste qui centrerait sa propre recherche sur la technique mathématique mise en jeu.

Du côté de l'éthologiste, nous voyons une direction possible de recherche. Elle s'efforcerait de se rapprocher de la situation classique qui sert de point de départ à l'analyse factorielle orthodoxe, en imaginant une série de « tests d'aptitude » à l'aide de la pratique du leurre, chère à l'éthologie courante.

Toujours est-il que l'exigence d'objectivité réclamée avec beaucoup d'enthousiasme par les écoles anglo-saxonnes, soulève

(*) Nous nous proposons de traiter à neuf nos données expérimentales en utilisant cette fois le coefficient de Kendall (Kendall's coefficient of concordance).

énormément de questions théoriques qu'il faut chercher à cerner et à résoudre. La confrontation de cette exigence, acceptée dès le début de notre travail, avec les schémas conceptuels habituels nous a permis d'en dépister quelques-unes. Prétendre répondre à toutes, n'est pas de notre seule compétence.

7.2. Quelques remarques théoriques

Elles concernent la causalité profonde des mouvements employés dans le combat.

Il nous semble confirmé que ce groupe de mouvements est caractérisé par la présence de deux tendances. Ce sont ce qu'il est convenu d'appeler l'agression et la fuite (Baerends et al., 1855; Hinde, 1953a; Tinbergen, 1959). Par ailleurs, l'*indépendance* de ces facteurs, qui repose, en fait, sur une hypothèse de travail postulant une représentation à l'aide d'axes orthogonaux, n'est pas formellement prouvée. Notre travail, pourtant focalisé sur le seul comportement agonistique, ne permet pas, par un regroupement très serré des variables autour de ces axes, de justifier l'indépendance nette de ces facteurs représentés par des axes orthogonaux.

Une analyse qui se ferait à partir d'axes dont il faudrait déterminer l'angle d'écartement (celui-ci mesurant la dépendance ou l'indépendance des facteurs entre eux) apporterait des éléments intéressants.

Physiologiquement, il n'est pas nécessaire de postuler des centres d'intégration distincts et antagonistes. Un réseau avec une double polarité qui varierait sous la dépendance d'un système de « feed-back » est aussi un *modèle* concevable. Il est même plus souple et ne nous oblige pas à revenir à l'animal machine de Descartes.

Nous devons donc souligner la nécessité d'enlever toute rigidité au schéma explicatif de Tinbergen concernant la hiérarchisation du comportement. En nous méfiant d'une infra-structure physiologique rigide, nous ne pouvons pas séparer nettement les différents paliers. (Tinbergen ne le fait pas d'ailleurs, mais la simplification est toujours une tentation de théoricien.) Nous n'en voulons pour preuve que l'obligation où nous sommes de tenir

compte, pour l'interprétation des mouvements de combat territorial, de l'influence d'un complexe causal représenté par l'émergence du facteur X lors de notre analyse.

De même, il nous paraît un peu hâtif de vouloir attribuer à chaque mouvement une valeur déterminée du rapport A/F (ou d'un rapport plus nuancé $A_X F$). Les résultats de notre travail ne nous permettent pas en tous cas d'en proposer un.

Cette difficulté ne doit pas nous étonner. La littérature concernant ce point particulier est loin d'être unanime. Le critère classique de l'érection de la nageoire dorsale, souvent employé pour caractériser la valeur de A/F, est lui-même contesté. Dans l'attaque comme dans la fuite, la nageoire dorsale est repliée! C'est d'abord une nécessité hydrodynamique dira Myrberg (1965) : « Fin spreading is not directly controlled by motivational systems but rather is contingent on body preparation made in anticipation of locomotion. That may or may not be under agonistic motivational influence ». Déjà en 1963, Brown and Hunsperger mettaient en question l'hypothèse de base de la théorie attaque-fuite. Nous ne les suivrons pas sans preuves formelles nouvelles, mais la question reste ouverte.

Ce sont là les points essentiels auxquels notre recherche nous a amené à réfléchir. Ils sont importants non seulement par les hypothèses de travail qu'ils interrogent, mais surtout par les promesses qu'ils recouvrent pour le progrès de l'éthologie.

SUMMARY

This work, in response to questions which are posed in the study of internal factors and their hierarchisation, attempts to analyse a short behavioural sequence on the basis of a quantitative observation treated statistically.

The analysis consists of a description of thirty fights of *Tilapia mossambica* (Cichlid fish), to count the fixed action patterns. These movements, classified and counted by relating them to those preceding or following, have shown a correlation (measured by the α coefficients).

With a factorial analysis method (calculated by Spearman's coefficient + factors loading extraction + Varimax analytical rotation), we have sought to account for these primitive correlations by the new ones, those expressed in terms of less numerous common factors.

This analysis shows the three common causal factors. Two were identified as being the evidences of attack and flight tendencies. Next, an attempt to interpret the third factor is proposed. It appears that one can attribute it to several causes, of which one depends on the sexual maturity of the fish, necessary for the kind of fight observed, and the other reflects the particular situation characterized by the similarity of motivation of the males.

The work ends with some critical remarks summarizing the difficulties and the promise encountered in the application of the tested method. The author discusses briefly the double causality attack-flight hypothesis, responsible for animal fight.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, A. A. (1934). — Sex rythm in the Ruffed grouse (*Bonasa simbellus* Linn). *The Auk*, LI, 180-199.
- BAERENDS, G. P. (1952). — Les sociétés et les familles de poissons. *Col. int. du C.N.R.S.*, Paris, 207-219.
- BAERENDS, G. P. and BAERENDS-VAN ROON, J. M. (1950). — An introduction to the ethology of Cichlid fishes. *Behaviour*, suppl. I, 1-242.
- BAERENDS, G. P., BROUWER, R. and WATERHOCK, M. T. (1955). — Ethological studies on *Lebistes reticulatus*. 1^o An analysis of the male courtship pattern. *Behaviour*, 8, 249-335.
- BAERENDS, G. P. and BLOKZIJL, G. T. (1963). — Gedanken über das Entstehen von Formdivergenzen zwischen homologen Signalhandlungen verwandter Arten. *Zeitschr. für Tierpsychol.*, 20, 5, 517-528.
- BROWN, J. L. and HUNSPERGER, R. W. (1963). — Neuroethology and the motivation of agonistic behaviour. *An. Behav.*, 11, 439-448.
- CHIMITS, P. (1955). — Tilapia and its culture. *E.A.D. Fish. Bull.*, 8, 1-35.
- COPLEY, H. (1958). — *Common freshwater fishes of east Africa*. H. F. and Witherby, Ltd., London.
- DEBATY, P. (1967). — *La statistique paramétrique*. Éd. de l'Enseignement, Bruxelles.
- DESTEXHE-GOMEZ, F. et RUWET, J. C. (1967). — Imprégnation et cohésion familiale chez Tilapia spp. *An. de la Soc. Roy. Zool. de Belg.*, 97, 3, 161-173.
- DAGET, J. (1952). — Observations sur la ponte de *Tilapia zillii*. *An. Mag. Nat. Hist. Ser.*, 12, V, 309-310.
- DE BONT, A. F. (1950). — La reproduction en étang des *T. melanopleura* et *macrochir*. *C. R. de la conf. piscic. anglo-belge*, 1940, 303-312.
- DU PLESSIS, S. G. (1946). — Observations on the habits of *T. sparmanii*. *Inland Fisheries Dept. Union of S. Africa Report*, 16, 2 (1945), 8-9.

- FRUCHTER, B. (1954). — *Introduction to factor analysis*. D. Van Nostrand Co, New York.
- FISHELSON, L. and HEINRICH, W. (1963). — Some observation on the mouthbreeding. *T. galilaea*. *Annals and magazine of nat. hist.*, 13, 507-508.
- HENRYSSON, S. (1957). — *Applicability of factor analysis in the behavioural sciences*. Alqvist and Wiksell, Stockholm.
- HINDE, R. A. (1953a). — The conflict between drives in the courtship and copulation of the chaffing. *Behaviour*, 5, 1-31.
- HINDE, R. A. (1955). — A comparative study of the courtship of certain finches (*Fringillidae*). *Ibis*, 97, 706-745.
- HINDE, R. A. (1966). — *Animal behavior*. Mac Graw-Hill, New York.
- HORST, P. (1965). — *Factor analysis of data matrices*. University of Washington. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- LOWE-Mc CONNEL, R. M. (1959). — Breeding behaviour patterns and ecological differences between *Tilapia* spp. and their significance for the evolution within the genus *Tilapia*. *Proc. Zool. Soc. London*, 132, 1-30.
- MILLER, R. J. and HALL, D. D. (1968). — A quantitative description and analysis of courtship and reproductive behaviour in the anabantoid fish *Trichogaster leeri*. *Behaviour*, 32, 85-149.
- MONTFORT, A. et RUWET, J. C. (1968). — Patrons moteurs et mouvements d'expression chez *Tilapia rendalli* et *T. tholloni congica*. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, LXXVII, 1-2, 97-112.
- MYRBERG, A. A. (1965). — A descriptive analysis of the behaviour of the african cichlid fish., *Pelmatochromis guantheri* (Savage). *An Behav.*, 13, 312-329.
- NEIL, E. H. (1964). — An analysis of color changes and social behaviour of *Tilapia mossambica*. *University of California Publication Zoology*, 75, 1, 1-58.
- RUWET, J. C. (1961). — *Contribution à l'étude des problèmes piscicoles au lac de retenue de la Lufira (Katanga)*. Éd. FULREAC, Université de Liège.
- REUCHLIN, M. (1964). — *Méthodes d'analyse factorielle à l'usage des psychologues*, P.U.F. Paris.
- SEITZ, A. (1948). — Vergleichende Verhaltensforschung an Buntbaschen. *Zeitschr. für Tierpsychol.*, 6, 202-325.
- TINBERGEN, N. (1940). — Die Übersprungbewegung. *Zeitschr. für Tierpsychol.*, 4, 1-40.
- TINBERGEN, N. (1951). — *The study of instinct*. Clarendon Press, Oxford.

- TINBERGEN, N. (1959). — Comparative studies of the behaviour of gulls (*Latidae*) : a progress report. *Behaviour*, 15, 1-70.
- THURSTONE, L. L. (1956). — Factor analysis. In : Marx, M. H., *Psychological theory*. Mc Millan, New York.
- VOSS, J. et RUWET, J. Cl. (1966). — Inventaire des mouvements d'expression chez *Tilapia guineensis* (Blkr.) et *T. macroclin* (Blgr.) (Poissons Cichlides). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 96, 2-3, 145-188.
- WIEKLER, W. (1960). — Belegexemplare zu Ethogramme. *Zeitschr. für Tierpsychol.*, 15, 427-446.
- WIEPKEMA, P. R. (1961). — An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling (*Rhodeus amarus* Bloch). *Arch. Neerl. Zool.*, 14, 2, 103-199.

En étudiant des solutions de différents produits, nous constatons la présence de sucre dans la saque des oeufs immédiats, latéraux et antérieurs, ainsi que dans celle des oeufs dorsaux des Rotifères. Dans les oeufs des rotifères, dont la saque comprend deux ou trois enveloppes concentriques, comme dans certains oeufs antérieurs à double enveloppe, le sucre est toujours localisé dans l'enveloppe la plus interne, notamment dans celle qui entoure directement l'embryon.

(English summary at the end of the article.)

La méthode enzymatique d'identification et de dosage de la saque (JACQUES, 1965) a été appliquée par l'un de nous pour analyser la composition chimique de la saque des oeufs de certains Rotifères (Derocheux et MAIR, 1967).

Les oeufs particulièrement étudiés de *Brachionus calyciflorus* sont entourés d'une seule enveloppe composée, au moins partiellement, de sucrose. Ce polysaccharide représente 12,6% du poids sec de l'oeuf (embryon compris).

L'oeuf himself est entouré d'une saque composée de deux enveloppes concentriques. L'externe, très épaisse, est rapidement hydrolysée par la saque à 100° C. L'interne, très mince, résiste à ce traitement mais, par contre, se dissout à peu près complètement dans une solution de chitinease purifiée.

(*) Originaire de Rochester au P.N.R.S.